

DINÁMICA ESPACIO-TEMPORAL DE CUATRO ESPECIES DE *Staurastrum* (Meyen 1829, emend. Ralfs 1848) EN UN EMBALSE EUTRÓFICO COLOMBIANO

Ana Margarita Loaiza Restano¹, John Jairo Ramírez Restrepo^{2*}, Ricardo Omar Echenique³, Amparo Vallejo A.⁴ & Lina Yoana Ortiz M.⁵

¹ Instituto de Botânica. Av. Miguel Estefano, 3031, Caixa Postal 400501051, São Paulo, Brasil.

² Universidad de Antioquia, Instituto de Biología, Grupo de Limnología Básica y Experimental, apartado 1226, Medellín, Colombia.

³ Universidad Nacional de La Plata, Departamento Científico Ficología, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, La Plata, Argentina.

⁴ Universidad de Antioquia, Departamento de Matemáticas, apartado 1226, Medellín, Colombia.

⁵ Universidad de Antioquia, Facultad de Ciencias Económicas. Departamento de Matemáticas y Estadística, apartado 1226, Medellín, Colombia.

Emails: margarit_ana@yahoo.com.ar, johnra77@gmail.com*, rechen@fncym.unlp.edu.ar, avallejo@yahoo.com, lyom03@gmail.com

RESUMEN

Se estudió la dinámica de cuatro especies del género *Staurastrum* en el embalse Riogrande II (6° 35' 57" y 6° 28' 79" N y los 75° 32' 17" y 75° 25' 85" O), un embalse eutrófico colombiano, en las escalas espacial y temporal. Las estaciones de muestreo fueron cinco: Presa, Río Grande abajo, Río Chico abajo, Río Chico arriba y Quebrada Las Ánimas. Los muestreos se realizaron cada diez días entre julio de 2002 y julio de 2003. *Staurastrum* es una desmida característica de ambientes oligotróficos con pH generalmente bajo; sin embargo, el embalse evaluado es eutrófico. La especie más abundante y más ampliamente distribuida fue *S. paradoxum*. Los resultados muestran que las cuatro especies fueron altamente dinámicas en el tiempo (CV > 100%) y se distribuyeron contagiosamente en el espacio hacia la estación de mayor eutrofia (Río Chico arriba), principalmente *S. gracile* (k medio = 2). *S. paradoxum* presentó un valor de similitud muy pequeño (0.18) con respecto al grupo formado por *S. gracile*, *S. tetracerum* y *S. longipes*. El CO₂ libre (R = 0.83), la pluviosidad (R = 0.62) y la clorofila *a* (R = 0.58) incidieron positivamente en la ecología de las especies estudiadas; y negativamente el gradiente lumínico (R = - 0.68). Ninguna de las formas de nutrientes consideradas se asoció significativamente con las variaciones de sus densidades. El comportamiento de las especies se explica por la Teoría del no equilibrio de Harris (1978), donde la estocasticidad del ambiente hace menos severa la competencia entre ellas. La fuerza que dirige la dinámica de estos desmidos es la atelomixis parcial del embalse, que permite que estas microalgas permanezcan en suspensión en la columna de agua. Se constituyeron, dos grupos de especies con estrategias ecológicas combinadas de aprovechamiento del ambiente: el primero, *S. gracile*, se clasificó como un estratega de la forma transicional R-S, mejor adaptado a las estaciones más eutrofizadas (Río Chico y Río Grande), mientras que la tríada *S. longipes*-*S. paradoxum*-*S. tetracerum* se ajustó más a la estrategia transicional C-S.

Palabras clave: Colombia; embalse tropical; dinámica espacio-temporal; *Staurastrum* spp.; atelomixis.

ABSTRACT

SPATIO-TEMPORAL DYNAMICS OF FOUR SPECIES OF *Staurastrum* (Meyen 1829, emend. Ralfs 1848) IN A COLOMBIAN EUTROPHIC RESERVOIR. Dynamics of four species of *Staurastrum* (Meyen 1829, emend. Ralfs 1848) in Riogrande II reservoir (6 ° 35 '57" - 6 ° 28' 79" N; 75th 32 '17" - 75 ° 25' 85" W) in the spatial and temporal scales were carried out. Sampling stations were five: Dam, Río Grande downstream, Río Chico downstream, Río Chico upstream and Ánimas. Samples were taken every ten days between July 2002 and July 2003. *Staurastrum* is a characteristic desmid of oligotrophic environments with low pH; however, the reservoir evaluated is an eutrophic one. The most abundant and widely distributed was

S. paradoxum. The results show that these four species were highly dynamic over time ($CV > 100\%$) and contagiously distributed in space up to the most eutrophic station (Río Chico upstream), mainly *S. gracile* (k mean = 2). *S. paradoxum* showed a very small similarity value (0.18) with respect to the group formed by *S. gracile*, *S. tetracerum* and *S. longipes*. Free CO_2 ($R = 0.83$), rainfall ($R = 0.62$) and chlorophyll a ($R = 0.58$) impacted positively on the ecology of the species studied; and negatively light gradient ($R = -0.68$). None of the forms of nutrients considered was significantly associated with changes in their densities. The behavior of species is explained by Harris' non-equilibrium theory' where environmental stochasticity makes less severe the competition between them. The driving force behind the dynamics of these desmids is the partial atelomixis which allows these algae to stay suspended in the water column. They formed two groups of species with mixed ecological strategies to use the environment: first, *S. gracile*, was classified as a transitional form strategist R-S, better adapted to more eutrophic stations (Rio Chico and Rio Grande), while the triad *S. longipes*-*S. paradoxum*-*S. tetracerum* adjusted more to the C-S transitional strategy.

Keywords: Colombia; tropical reservoir; space-temporal dynamics; *Staurastrum* spp.; Atelomixis.

INTRODUCCIÓN

Existen pocos estudios cuantitativos de la periodicidad y crecimiento poblacional del grupo algal de las desmidiáceas (Brook 1981, Happey-Wood 1988). El conocimiento de los aspectos ecológicos del género *Staurastrum* (Meyen, 1829, emend. Ralfs 1848) es reducido debido a que la variedad de sus características morfológicas hace que se presenten múltiples desacuerdos en su taxonomía (Prescott *et al.* 1972, 1975, 1977, 1981, 1982, Brook 1981, Croasdale *et al.* 1994). Dado que según Brook (1981) gran parte de la atención ha sido puesta en desmidiáceas de Norteamérica, África y Península de Indochina, poco se sabe acerca de la biología y ecología de las desmidiáceas de la zona neotropical; algunos estudios se registran en Chile (Theoduloz & Parra 1984), Argentina (Yacobson 1960, Tell *et al.* 1994, Seeligmann & Tracanna 2009), Brasil, Venezuela (Yacobson 1974, 1980, Carvajal & Zoppi 1989, González & Riehl 1992, Bernal *et al.* 2005) y Colombia (Coesel 1897, 1992, 1996, 1998, Coesel *et al.* 1988, González & Mora-Osejo 1996, Duque & Donato 1996, Núñez-Avellaneda & Duque 2000). Al igual que sucede con el resto del fitoplancton neotropical, la información actual es más bien descriptiva, pocas veces analítica (Lewis 1987, Ramírez 1989) y referida al estudio de asociaciones de muchas especies (Barbosa *et al.* 1995, López-Muñoz 2002, Bustamante 2006; Ramírez *et al.* 2000, entre otras).

Las desmidiáceas en general y el género *Staurastrum* en particular, se presentan en aguas con

pH ácido y con poca o ninguna contaminación. Según Brook (1965), 27 de los 46 taxones de desmidiáceas son indicadores de oligotrofia; *Staurastrum* es uno de ellos (Palmer 1969, Williams 1969 en Cole 1988). En contraste, el embalse Riogrande II es un embalse eutrófico debido al continuo aporte de nutrientes proveniente de los vertidos de aguas residuales de los municipios de la zona de influencia (principalmente de Entreríos, Donmatías y San Pedro), o del exceso de fertilizantes usados en la agricultura (Mazo 2008, Ramírez *et al.* 2011, Johnson *et al.* 2011). Este evento se traduce en una tensión sobre el ecosistema acuático, y supondría la ausencia de algún organismo, o la presencia única y masiva de especies indicadoras de eutrofia. Sin embargo, los hallazgos presentados en este estudio revelan que especies características de sitios oligotróficos pueden habitar en ambientes eutróficos, como es el caso de algunas especies de la familia Desmidiaceae, y en especial *S. paradoxum*, que pertenece a las especies clave de este sistema durante la mayor parte del año conjuntamente con *Ceratium furcoides* (Bustamante 2006), *Synedra montana*, *Schroederia setigera* y *Microcystis wesenbergii*.

Se hipotetizó que, si por su tamaño relativo, la velocidad de crecimiento de las cuatro especies investigadas de *Staurastrum* – *S. gracile* Ralfs 1845 ex Ralf 1848, *S. longipes* (Nordst.) Teiling 1946, *S. paradoxum* Meyen 1828 ex Ralf 1848, y *S. tetracerum* (Kütz.) Ralfs 1845 ex Ralf 1848 – es lenta; y si la densidad aumenta diferencialmente tanto en el espacio como en el tiempo aprovechando las condiciones más favorables; entonces estos organismos tienen una distribución espacial y temporal

regida por altos coeficientes de variación, disposición de contagio, tiempos de duplicación relativamente largos, estrategias S, mayores densidades en las estaciones de muestreo menos productivas y menores en las más productivas y adaptaciones a la baja penetración de luz.

MÉTODOS

Embalse Riogrande II

El embalse Riogrande II se sitúa al NO de Colombia en la cuenca del Río Grande (6° 35' 57" - 6° 28' 79" N; 75° 32' 17" - 75° 25' 85" O). Se encuentra a una altura media de 2270 metros y posee un área superficial de $12 \times 10^4 \text{m}^2$, un volumen de $220 \times 10^6 \text{m}^3$, profundidades máxima y media de 42.0 y 37.9m, y una longitud máxima de 10km (Figura 1). Es un embalse ecuatorial sometido a estacionalidad regida por la pluviosidad y el régimen de vientos, y expuesto a altas cargas de nutrientes provenientes principalmente de los municipios de Belmira, Donmatías, Entreríos, San Pedro y Santa Rosa por lo que presenta claros signos de eutrofia en las diferentes estaciones de muestreo, especialmente en las estaciones correspondientes al Río Chico y en particular «Río Chico arriba» (Mazo 2008, Ramírez *et al.* 2011, Johnson *et al.* 2011).

Sus aguas, aunque altamente turbias, poseen excelente calidad química (sólidos disueltos máx. 18 mg.l⁻¹). Son aguas muy blandas ($5 \text{ mg CaCO}_3 \cdot \text{l}^{-1}$), con altas concentraciones de hierro. Su tiempo medio de retención es de 72.8 días lo que lo categoriza como

un embalse de la clase B o embalse de retención intermedia (entre 10 y 100 días) y que puede desarrollar estratificación térmica con separación vertical de las capas superficiales mezcladas por el viento, una mezcla intensiva de los estratos más profundos y presencia definida de las zonas ribarina, de transición y lacustre (EEPPM 1994, Porras-Zapata *et al.* 1997, Straškraba *et al.* 1993, Straškraba 1999), y profundamente estratificado (Straškraba 1999). Durante el periodo de muestreo el embalse presentó valores medios altos de clorofila *a* activa, fósforo soluble reactivo, nitratos; y bajos del coeficiente de atenuación y transparencia, así como perfiles verticales de conductividad y CO₂ total con incrementos hacia el fondo, y disminución de pH y oxígeno hacia esta profundidad en las cinco estaciones muestreadas (Mazo 2008).

Se ubicaron cinco estaciones de muestreo que comprenden la mayor cobertura del embalse y la influencia de los tres afluentes más importantes en el embalse: Río Grande, Río Chico y Quebrada Las Ánimas (Figura 1).

Estación 1 (Presa): Ubicada a 1km de la estructura en tierra, con una profundidad entre 35 y 40m.

Estación 2 (Río Grande abajo): Localizada aguas abajo del río Grande, representa una zona transicional del embalse. Su profundidad varía entre 30-35m. El Río Grande recibe aportes de los municipios de Santa Rosa de Osos y Entreríos.

Estaciones 3 y 4 (Río Chico abajo y Río Chico arriba): Situadas en el límite de entrada del río hacia su represamiento y en la parte alta del mismo. Presentan una profundidad promedio entre 25 y 30m. La estación 3 representa también una zona



Figura 1. a. Mapa del embalse Riogrande II mostrando la ubicación de las estaciones de muestreo. b. 1- Presa, 2- Río Grande abajo, 3- Río Chico abajo, 4- Río Chico arriba, 5- Quebrada Las Ánimas.

Figure 1. a. Riogrande II reservoir's map showing the location of sampling stations. b. 1 - Dam, 2 - Rio Grande downstream, 3- Rio Chico downstream, 4 - Rio Chico upstream, 5 - Las Animas stream.

transicional del embalse, luego de la entrada del río Chico al sistema. El río Chico recibe aportes de los municipios de Belmira y San Pedro.

Estación 5 (Animas): Dispuesta a 1km de la torre de captación y en la entrada de la quebrada Las Ánimas, esta estación simboliza la zona ribereña que aporta el menor caudal al embalse. Es la estación con menor profundidad, ya que oscila entre 12 y 15 m. Esta quebrada, situada al suroriente del embalse, recibe aportes de los municipios de Donmatías y Girardota.

Los fitopláncteres acompañantes más representativos fueron *Anabaena utermöhl*, *Microcystis wesenbergii*, Chlorococcales spp., *Chlamydomonas* spp., *Ceratium furcoides*, *Cryptomonas* cf. *brasiliensis*, *Monoraphidium komárkovae*, *Nephrocytium agardhianum*, *Schroederia setigera* y *Synedra montana*. En el zooplancton fueron *Asplanchna girodi*, *Bosmina longirostris*, *Campanella umbellaria*, *Polyarthra vulgaris* y *Tropocyclops prasinus*.

MUESTREO

Entre julio de 2002 y julio de 2003 en las cinco estaciones anteriormente mencionadas, y a intervalos de 10 días, se llevaron a cabo un total de 36 muestreos. Los nutrientes fueron las únicas variables medidas mensualmente en cada estación; las demás variables fueron medidas al momento de los muestreos biológicos.

Las variables climatológicas estimadas fueron temperatura del aire (termómetro de escala centígrada), precipitación pluvial (EPPM), y velocidad y dirección del viento (anemómetro, rosa de los vientos y veleta de tela).

Transparencia del agua (disco de Secchi $\phi = 20\text{cm}$), turbidez (turbidímetro), atenuación de la radiación superficial incidente (datalogger Licor), perfiles de temperatura y oxígeno (termistor YSI), conductividad eléctrica (conductímetro WTW) y sólidos suspendidos totales (gravimétrico) constituyeron las variables físicas evaluadas en este trabajo.

Los perfiles de temperatura y oxígeno disuelto se llevaron a cabo a cada 0.50m en los primeros 4m. A partir de allí, se registraron a cada metro hasta el fondo. Las muestras de agua para estimar la turbidez y la conductividad eléctrica se extrajeron de cinco

profundidades en cada una de las cinco estaciones de muestreo (sub-superficie, 10%I₀, 1%I₀, mitad de la columna de agua, y un metro arriba del fondo. Las muestras de agua fueron extraídas con una botella tipo Schindler (v = 5L).

Las variables químicas medidas fueron: pH (peachímetro), CO₂ total, CO₂ libre, HCO₃⁻, CO₃²⁻ (Mackereth *et al.* 1978), alcalinidad total (potenciometría), nitrógeno total (kjeldhal), N-NH₄⁺ (nesslerización), N-NO₂⁻ (nafta-etilen-diamino-dihidrocloro), N-NO₃⁻ (reducción cadmio-cobre), fósforo soluble reactivo (P-PO₄³⁻, ácido ascórbico), y demanda bioquímica de oxígeno, DBO (incubación a temperatura controlada). La estabilidad relativa de la columna de agua (ERCA) se calculó según lo establecido por Padisák *et al.* (2003).

LABORATORIO

La densidad de las cuatro especies de *Staurastrum* y las concentración de clorofila *a* activa (Lorenzen 1967, Sartory & Grobbelaar 1984), se evaluaron en muestras integradas recogidas dentro de la zona fótica (subsúperficie, 10% I₀ y 1% I₀) de cada una de las estaciones de muestreo y fijadas *in situ* con KI-I₂-ácido acético. La determinación de las cuatro especies estudiadas fue realizada por el Dr. Ricardo Echenique de la Universidad de La Plata, Argentina, con base en las claves de West & West (1912, 1923) y confirmadas por el Dr. Carlos E. de Mattos Bicudo del Instituto de Botânica de São Paulo, Brasil.

Para el análisis cuantitativo se utilizaron cámaras de sedimentación de Utermöhl de 25ml, pero cuando el número de individuos por campo fue muy bajo, se emplearon cámaras de 50 y 100ml. En ellas se contaron 35 campos previamente aleatorizados, con un objetivo de 40X, en un microscopio binocular invertido Leitz Wetzlar-Diavert. La sedimentación y el conteo de los organismos se realizaron de acuerdo con las recomendaciones de Lund *et al.* (1958) y Wetzel & Likens (2000). La abundancia de las especies se expresó como densidad en ind.ml⁻¹ (Ros 1979).

ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Los datos de densidad *Staurastrum* fueron sometidos a análisis descriptivo y exploratorio usando

estadísticos de tendencia central (media aritmética) y dispersión absoluta (desviación estándar) y relativa (coeficiente de variación de Pearson = CV%). Para evitar el efecto de los ceros en las transformaciones logarítmicas, se adicionó un valor de 0.5 a los valores de las densidades de cada especie. Se construyeron además diagramas planos y tridimensionales usando el programa SURFER, versión 5.0.

La significación estadística de las diferencias de densidad entre tiempos de muestreo y estaciones para cada especie se cuantificó utilizando una de las modalidades del Análisis de Varianza de dos vías, conocida como Diseño de Bloques.

Para determinar la condición trófica del embalse en cada estación se calculó el índice de estado trófico (IET) (Toledo *et al.* 1983) con base en profundidad Secchi (PS) en metros, la concentración de clorofila *a* activa ($\mu\text{g.l}^{-1}$) y la concentración de ortofosfatos P.P.O_4^{3-} ($\mu\text{g.l}^{-1}$). Con ellos se computó un valor promedio (IETp) y con él se caracterizó cada estación. El criterio de aplicación de este índice es que si el valor del IET individual o el del IETp es menor que 44, entonces el medio es oligotrófico; es eutrófico cuando es mayor de 54, y es mesotrófico cuando está entre estos dos valores.

Se usó además el valor del coeficiente de atenuación de luz (K) calculado con la ecuación propuesta por Poole & Atkins (1929). Con los valores resultantes para cada estación se calificó el estado trófico utilizando los rangos citados por Esteves (1998).

Tabla 1. Estado trófico de un cuerpo de agua según el coeficiente de atenuación (K).

Table 1. Trophic state of a body of water as the attenuation coefficient (K).

Tipos de lagos	K (m^{-1})	Límites
Lagos oligotróficos	0.19	0.10 – 0.28
Lagos mesotróficos	0.53	0.28 – 0.90
Lagos eutróficos	1.86	0.97 – 3.20
Lagos ricos en sustancias húmicas	2.51	0.81 – 4.51
Lagos turbidos	6.70	0.34 – 35.30

Con el mismo fin se utilizaron los ámbitos propuestos por Contreras *et al.* (1994) para la concentración de clorofila *a*. Los límites para este índice se especifican en la siguiente Tabla.

Tabla 2. Índice de estado trófico (IET) según los niveles de clorofila *a* activa.

Table 2. Trophic state index (ETI) based on chlorophyll levels to active.

Categorías	Intervalo en la [Cl <i>a</i> activa]	Índice trófico
Ultraoligotrófico	0.0 – 0.122	0 – 9
α Oligotrófico	0.123 – 0.340	10 – 19
β Oligotrófico	0.350 – 0.940	20 – 29
γ Oligotrófico	0.950 – 2.60	30 – 39
α Mesotrófico	2.70 – 7.20	40 – 49
β Mesotrófico	7.30 – 20.0	50 – 59
α Eutrófico	21.0 – 55.0	60 – 69
β Eutrófico	56.0 – 155.0	70 – 79
γ Eutrófico	156.0 – 425.0	80 – 89
Hipereutrófico	> 426.0	> 90

La ecología poblacional de las especies estudiadas se dilucidó cuantificando diferentes atributos de las mismas. Así, la tasa de crecimiento de cada especie en cada estación se obtuvo en un gráfico acumulativo de densidad-tiempo que se ajustó a una ecuación exponencial cuya pendiente es la tasa mencionada en ind.d^{-1} . Una vez obtenida, se calculó el tiempo de generación ($t_g = \text{Ln}2/r$, en días), la tasa de renovación ($t_r = \text{tg}^{-1}$), entendida como el número de veces que la población se divide por día.

La dinámica de la especie en cada estación se midió con el coeficiente de variación de Pearson, que por ser un evaluador estadístico de la dispersión alrededor de un valor medio, puede ser usado para tal efecto (Lewis 1977). Se conviene que en las estaciones donde el CV sea mayor, la dinámica de la especie – entendida como los cambios de densidad a través del tiempo – es alta.

El índice de dispersión (ID) se usó para establecer el tipo de disposición de cada una de las cuatro especies en una escala determinada – el tiempo en este caso. Sus valores se obtuvieron a partir de la razón varianza-media de sus densidades (Ludwig & Reynolds 1988). Si la disposición temporal de la especie se ajustaba a la denominada distribución binomial negativa, se calculó el parámetro adimensional *k* que determina el grado de contagio del taxon. La regla de decisión al respecto establece que si *k* tiende a cero, entonces la especie posee el máximo grado de apiñamiento.

La sobreposición de las cuatro especies de *Staurastrum* en la escala temporal, fundamento de

lo mostrado para la Figura 11, se obtuvo utilizando el índice de similitud de Gower y la estrategia de ligamiento medio UPGMA (Unweighted Pair Group Method Using Arithmetic Average). Los cálculos respectivos se llevaron a cabo con el programa MVSP versión 3.0. En la matriz que sirvió de base para los cálculos, las filas correspondían a las especies (4) y las columnas a los muestreos (36).

Para establecer la relación entre las variables ambientales y la densidad por estación, se realizó un análisis de correlación múltiple con el fin de detectar variables redundantes y disminuir así la dimensionalidad. Para los perfiles de temperatura hídrica, conductividad, luz, pH, alcalinidad, oxígeno y Carbono Inorgánico Disuelto se estableció una tasa de cambio con la profundidad (m^{-1}) mediante la pendiente estimada. Dicho valor fue el que se tomó en cuenta para llevar a cabo el Análisis de Correspondencias Canónicas (ACC) con el programa estadístico CANOCO (Canonical Correspondence) versión 4.5 (Ter Braak

& Šmilauer 2002). El análisis se complementó con la adición de otra variable suplementaria —la densidad de especies zooplanctónicas y fitoplanctónicas ($ind. ml^{-1}$) presentes en las mismas muestras— con el fin de determinar cuál era el efecto sobre los *Staurastrum*. Se hace la aclaración que en el resultado final del ACC las variables temperatura, CO_2 total, ERCA, alcalinidad, dirección y velocidad el viento, no se tomaron en cuenta, pues no mostraron relación significativa ni con los ejes ni con la densidad de las especies.

RESULTADOS

EL EMBALSE

Todos los índices usados corroboran la condición eutrófica de las cinco estaciones del embalse, siendo Río Chico arriba la que presentó los mayores valores de todos los índices y, por tanto, la más eutrófica (Tabla 3).

Tabla 3. Media y dispersión absoluta de las variables requeridas para evaluar el estado trófico del embalse Riogrande II para el año de muestreo.
Table 3. Mean and absolute dispersion of the variables required to evaluate the trophic status of Riogrande II reservoir for the sampling year.

Índice	Presa	Río Grande abajo	Río Chico abajo	Río Chico arriba	Ánimas
Cl <i>a</i> ($\mu g.l^{-1}$)	18.4	38.4	24.9	107.1	23.6
Categoría trófica	βM	αE	αE	βE	αE
IET [Cl <i>a</i>]	59.8	67.1	62.8	77.4	62.3
Categoría trófica	E	E	E	E	E
IET (PS)	46.0	48.5	45.9	50.5	46.1
Categoría trófica	E	E	E	E	E
K (m^{-1})	1.2	1.5	1.2	1.7	1.2
Categoría trófica	E	E	E	E	E
IET (P.P.O ₄ ⁻³)	69.4	70.4	76.6	86.4	72.9
Categoría trófica	E	E	E	E	E
IETp no ponderado	58.4	62.0	61.8	71.4	60.4
Categoría trófica	E	E	E	E	E

LAS ESPECIES

La flora desmidial del embalse Riogrande II es bastante pobre, encontrándose sólo cuatro especies de *Staurastrum*. Las dimensiones corporales de los *taxa* en estudio se ajustaron a los rangos citados en la literatura; no obstante, *S. tetracerum* presentó una variación tres veces mayor en el promedio de su tamaño, observada en los meses de octubre de

2002, y febrero, marzo y mayo de 2003. En algunos meses del año se observaron fisiones en las cuatro especies (septiembre, noviembre, diciembre, y desde mediados de marzo hasta mitad de julio); sin embargo, no se encontró zigospora para ninguna de ellas. Adicionalmente, se notó que en ciertas épocas del año (octubre y enero) algunos hongos, posiblemente de la División Chytridiomycota, epifitaron a las especies, principalmente a *S. paradoxum* (Tabla 4).

Tabla 4. Dimensiones medias de las especies de *Staurastrum* encontradas en el embalse Riogrande II.
Table 4. Average dimensions of *Staurastrum* species found in reservoir I Riogrande II.

Especie	Célula cpr (μm)	Célula spr (μm)	Istmo (μm)
<i>S. paradoxum</i>	49.3 \pm 12.4 x 38.6 \pm 10.6	13.8 \pm 3.6 x 22.7 \pm 6.9	8.8 \pm 2.3
<i>S. gracile</i>	36.1 \pm 4.6 x 27.6 \pm 7.3	13.3 \pm 1.6 x 20.5 \pm 1.8	5.8 \pm 1.1
<i>S. tetracerum</i>	45.9 \pm 5.2 x 45.5 \pm 10.8	10.6 \pm 1.8 x 14.2 \pm 5.7	6.1 \pm 0.8
<i>S. longipes</i>	47.1 \pm 11.2 x 43.8 \pm 11.6	12.2 \pm 2.7 x 19.2 \pm 3.6	5.7 \pm 1.0

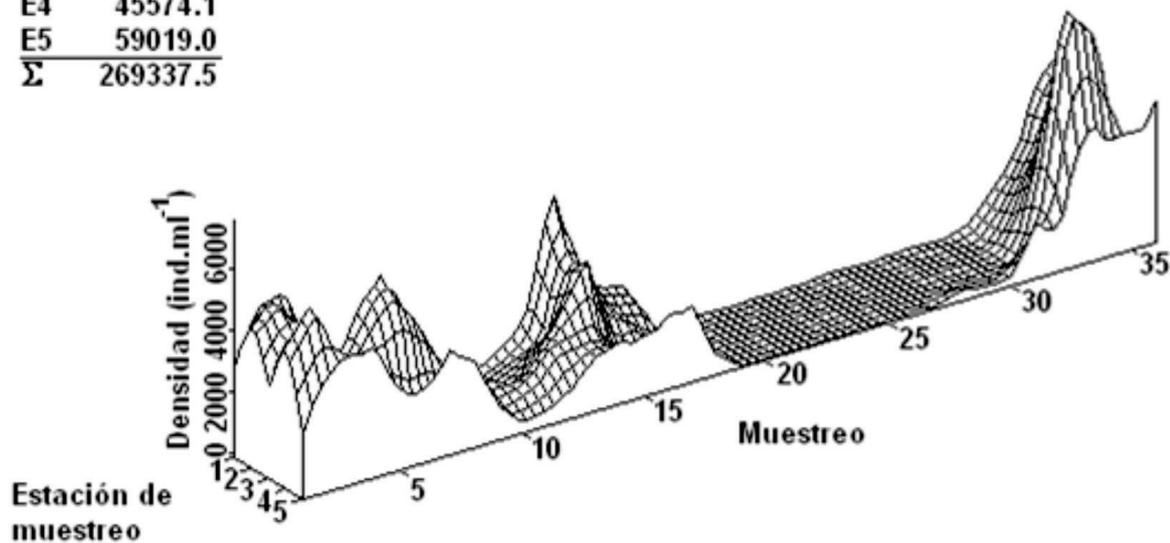
ECOLOGÍA DE LAS ESPECIES

S. paradoxum fue la especie dominante; su densidad absoluta fue 19 veces la de *S. gracile*, 39 la

de *S. tetracerum* y 53 la de *S. longipes*; exhibió varios picos: a finales agosto y septiembre de 2002 y julio de 2003 e inicios de diciembre en todas las estaciones de muestreo (Figura 2).

Densidad ($\text{ind.}\mu\text{m}^{-3}$)

E1	61111.5
E2	57113.7
E3	46519.2
E4	45574.1
E5	59019.0
Σ	269337.5



E1: Presa E2: Río Grande E3: Río Chico abajo E4: Río chico arriba E5: Ánimas

Figura 2. Diagrama tridimensional para la variación de la densidad de *S. paradoxum* entre las estaciones y los tiempos de muestreo en el embalse Riogrande II. Total de muestreos: 36. Entre uno y otro muestreo hubo un intervalo aproximado de 10 días.

Figure 2. Tri-dimensional diagram for the variation of the density of *S. paradoxum* between stations and sampling times in the reservoir Riogrande II. Total number of samples: 36. Between one and other sampling there was an interval of approximately 10 days.

Los episodios de mayor densidad de *S. gracile* sucedieron a finales del mes de abril o principios de

mayo de 2003, y a mediados del mes de junio 2002 (Figura 3).

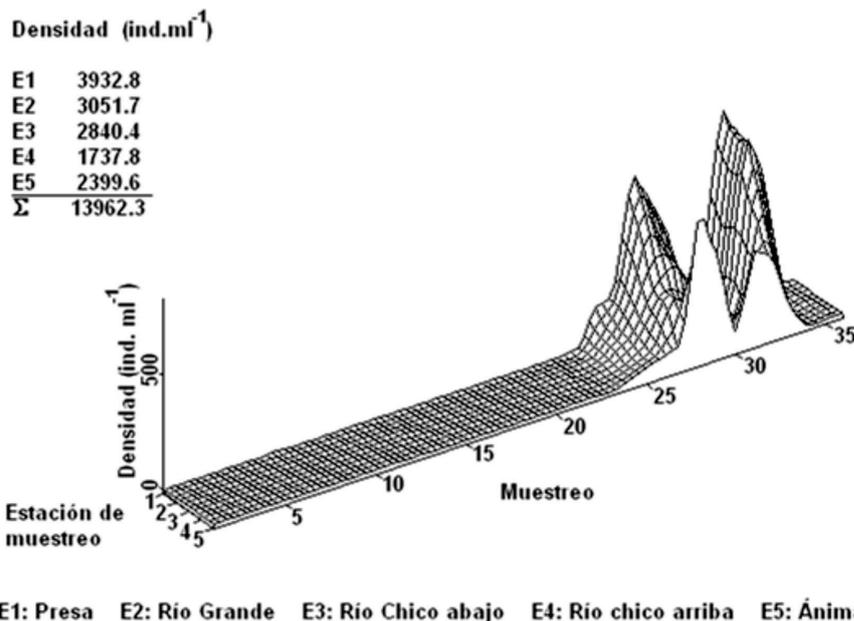


Figura 3. Diagrama tridimensional para la variación de la densidad de *S. gracile* entre las estaciones y los tiempos de muestreo en el embalse Riogrande II. Total de muestreos: 36. Entre uno y otro muestreo hubo un intervalo aproximado de 10 días.

Figure 3. Tri-dimensional diagram for the variation of the density of *S. gracile* between stations and sampling times in the reservoir Riogrande II. Total number of samples: 36. Between one and other sampling there was an interval of approximately 10 days.

S. tetracerum, al igual que *S. longipes* mostró tres picos (Figuras 4 y 5), coincidiendo ambos en un sólo momento a comienzos de julio de 2003. *S. tetracerum* mostró otros dos picos menores a finales de diciembre de 2002 y mediados de abril

de 2003, y *S. longipes* los presentó en septiembre y diciembre de 2002. Nótese la similitud en la variación temporal de *S. gracile*, *S. tetracerum* y *S. longipes*. Obsérvese además la semejanza en sus valores de densidad.

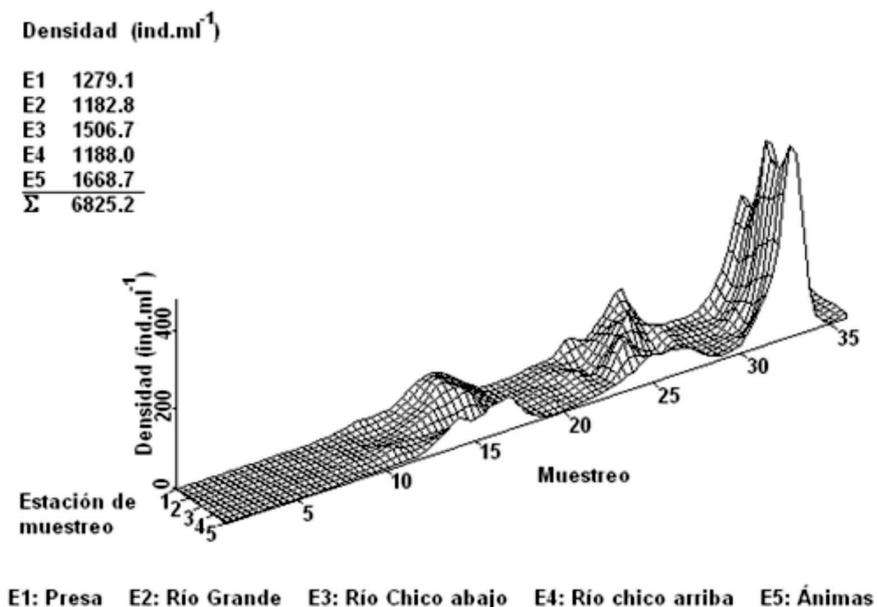


Figura 4. Diagrama tridimensional para la variación de la densidad de *S. tetracerum* entre las estaciones y los tiempos de muestreo en el embalse Riogrande II. Total de muestreos: 36. Entre uno y otro muestreo hubo un intervalo aproximado de 10 días.

Figure 4. Tri-dimensional diagram for the variation of the density of *S. tetracerum* between stations and sampling times in the reservoir Riogrande II. Total number of samples: 36. Between one and other sampling there was an interval of approximately 10 days.

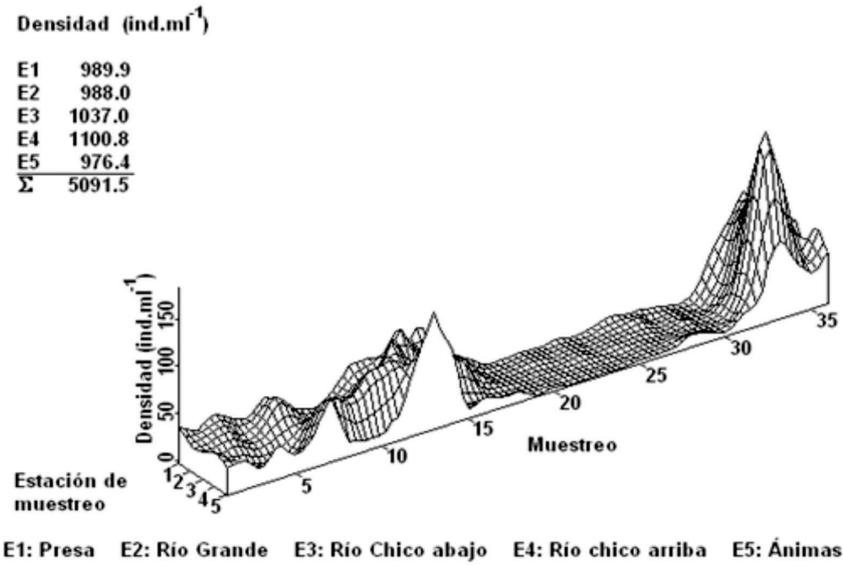


Figura 5. Diagrama tridimensional para la variación de la densidad de *S. longipes* entre las estaciones y los tiempos de muestreo en el embalse Riogrande II. Total de muestreos: 36. Entre uno y otro muestreo hubo un intervalo aproximado de 10 días.

Figure 5. Tri-dimensional diagram for the variation of the density of *S. longipes* between stations and sampling times in the reservoir Riogrande II. Total number of samples: 36. Between one and other sampling there was an interval of approximately 10 days.

S. paradoxum presentó una tasa media de crecimiento de 0.05 ind.d⁻¹, correspondiente a un tiempo de generación medio de 3.9 días y a una tasa de renovación media de 0.26 ind.d⁻¹ ó 1.8 duplicaciones por semana. El valor de la tasa de crecimiento de *S. gracile* fue de 0.22 ind.d⁻¹, para un tiempo de generación medio de 2.3 días y una tasa de renovación media de 0.43 ind.d⁻¹ (≈3 duplicaciones semanales). La tasa

promedio de crecimiento de *S. longipes* fue menor que la de *S. tetracerum* (0.07 y 0.17 ind.d⁻¹, respectivamente). *S. tetracerum* tuvo un tiempo de generación medio de 2.4 y una tasa de renovación media de 0.4 ind.d⁻¹ o de 2.8 duplicaciones por semana, muy similar a *S. gracile*. Entretanto, *S. longipes* presentó un tiempo de generación medio de 3.4 días y una tasa de renovación media de 0.3 ind.d⁻¹ (≈2.1 duplicaciones por semana) (Tabla 5).

Tabla 5. Valores medios de la tasa de crecimiento (r), el tiempo de generación (T_g) y la tasa de renovación (T_r) para cada una de las especies en las diferentes estaciones de muestreo.

Table 5. Mean values of growth rate (r), generation time (T_g) and turnover rate (T_r) for each species at different sampling stations.

Estación		<i>S. paradoxum</i>	<i>S. gracile</i>	<i>S. tetracerum</i>	<i>S. longipes</i>
Presa	r	0.05	0.21	0.18	0.06
	T_g	3.77	2.24	2.41	3.47
	T_r	0.27	0.45	0.42	0.29
Río Grande	r	0.04	0.21	0.18	0.07
	T_g	3.94	2.27	2.44	3.38
	T_r	0.25	0.44	0.41	0.30
Río Chico abajo	r	0.04	0.20	0.18	0.07
	T_g	3.85	2.30	2.40	3.30
	T_r	0.26	0.44	0.42	0.30
Río Chico arriba	r	0.03	0.18	0.16	0.07
	T_g	4.07	2.41	2.52	3.34
	T_r	0.25	0.42	0.40	0.30
Ánimas	r	0.05	0.19	0.18	0.07
	T_g	3.72	2.34	2.41	3.37
	T_r	0.27	0.43	0.41	0.30

Con contadas excepciones, los valores de los coeficientes de variación de la densidad fueron superiores al 100% lo que corresponde a especies altamente dinámicas en la escala anual en cada estación de muestreo. La especie con el mayor CV en todas las estaciones fue *S. gracile* (media: 222.5%), la de menor CV fue *S. longipes* (media: 96.4%) seguida de *S. paradoxum* (media: 113.6%) y *S. tetracerum* (media: 186.8%). Todas las especies presentaron un leve aumento del CV hacia la estación Río Chico arriba (Figura 6).

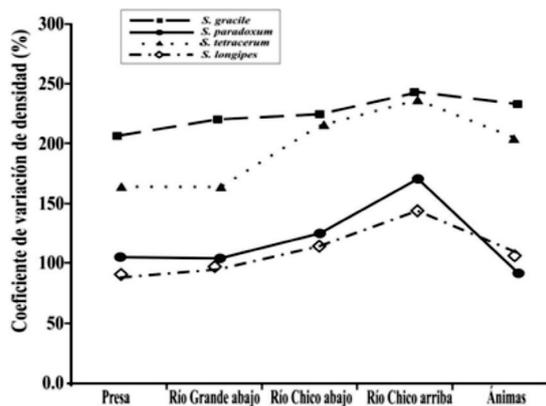


Figura 6. Variación de la dinámica temporal estimada mediante el coeficiente de variación de las cuatro especies de *Staurastrum* en cada estación de muestreo.

Figure 6. Variation of the temporal dynamics estimated by the coefficient of variation of four species of *Staurastrum* in each sampling station.

Todas las especies presentaron una disposición temporal de contagio en la escala espacial. La especie que presentó el mayor índice de agrupamiento fue *S. gracile* (k medio = 0.2), seguida de *S. tetracerum* (k medio = 0.31). Las especies menos agrupadas en la escala temporal fueron *S. paradoxum* (k medio = 0.38) y *S. longipes* (k medio = 0.95) (Figura 7). La especie de mayor apiñamiento fue *S. gracile*; la de menor fue *S. longipes* que, a su vez, fue el taxón que mostró la menor densidad y el menor CV. Nótese que *S. gracile* presentó una dinámica (Figura 6) bastante similar entre estaciones, además de un alto grado de contagio (Figura 7) en todas ellas.

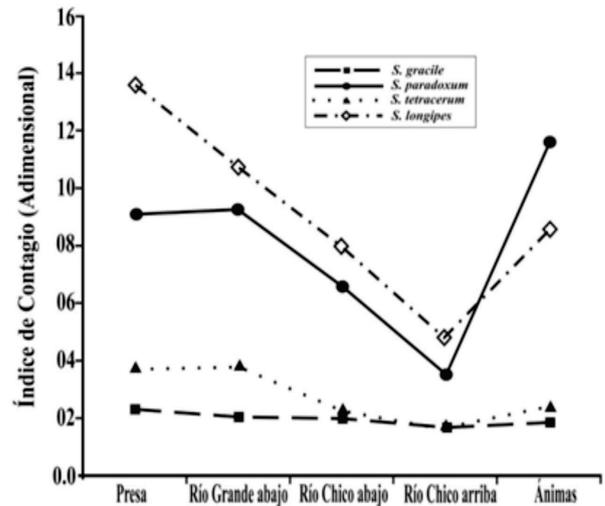


Figura 7. Variación temporal del índice de contagio (k) de las cuatro especies de *Staurastrum* en cada estación de muestreo.

Figure 7. Temporal variation of crowding rate (k) of the four species of *Staurastrum* at each sampling station.

El análisis de varianza para *S. paradoxum* ($\alpha = 0.0000$), y para *S. tetracerum* ($\alpha = 0.0000$) y *S. longipes* ($\alpha = 0.0000$), mostró diferencias altísimamente significativas de densidad entre los tiempos de muestreo, mas no entre las estaciones ($\alpha = 0.17$, $\alpha = 0.28$ y $\alpha = 0.06$, respectivamente). *S. gracile* presentó diferencias significativas de densidad tanto en el tiempo ($\alpha = 0.0000$) como en el espacio ($\alpha = 0.0050$), debidas a las mayores densidades halladas en las tres primeras estaciones de muestreo (Figura 3).

Los resultados proporcionados por el ACC mostraron que el primer eje explicó la mayor parte de la variación total (71.6%), y el segundo tan sólo el 3% de la misma; es decir, 18.3 veces menos (Figura 8). La correlación entre todas las especies y todas las variables ambientales fue del 95% en el primer eje y del 48% en el segundo, lo cual significa que las cuatro especies están bien representadas en este primer componente. Puede decirse entonces que tanto la ecología de las especies como el comportamiento del ambiente gravitan en torno a este eje. Por lo anterior, las variables asociadas significativamente al mismo, son también las que inciden significativamente en la ecología de las especies estudiadas. Dichas variables fueron: la pluviosidad ($R = 0.62$), clorofila

a ($R = 0.58$), CO_2 libre ($R = 0.83$) y gradiente lumínico ($R = -0.68$). A pesar de no correlacionarse significativamente con el primer eje se consideraron también el nitrógeno amoniacal ($R = 0.39$) y los nitratos ($R = -0.41$).

Ninguna de las cuatro especies de *Staurastrum* ni ninguna variable se correlacionó significativamente con el segundo eje. Sin embargo, se decidió considerar las variables con valores de correlación superior a 0.35; éstas fueron: el gradiente de oxígeno ($R = -0.49$), la DQO ($R = 0.39$) y el HCO_3^- ($R = 0.44$). Dado que estas variables se relacionan con procesos de oxidación que tienen lugar en el eje gravedad luz, se decidió ligar a este segundo eje al

factor “profundidad”. Al primer eje se le denominó “eje de la eutrofia”, pues todas las variables localizadas en él tuvieron que ver principalmente con la covarianza entre luz y clorofila y en menor grado con nutrientes (NO_3^- y NH_4^+) tríada invocada por Margalef (1993) como responsable de la producción de un sistema. Las variables que afectaron significativamente al gradiente lumínico fueron la concentración de clorofila *a* y la pluviosidad. La concentración de CO_2 libre se asoció con la pluviosidad y también con la clorofila *a*. Vale la pena resaltar que ninguna de las formas de nutrientes consideradas se asoció significativamente con las especies de *Staurastrum*.

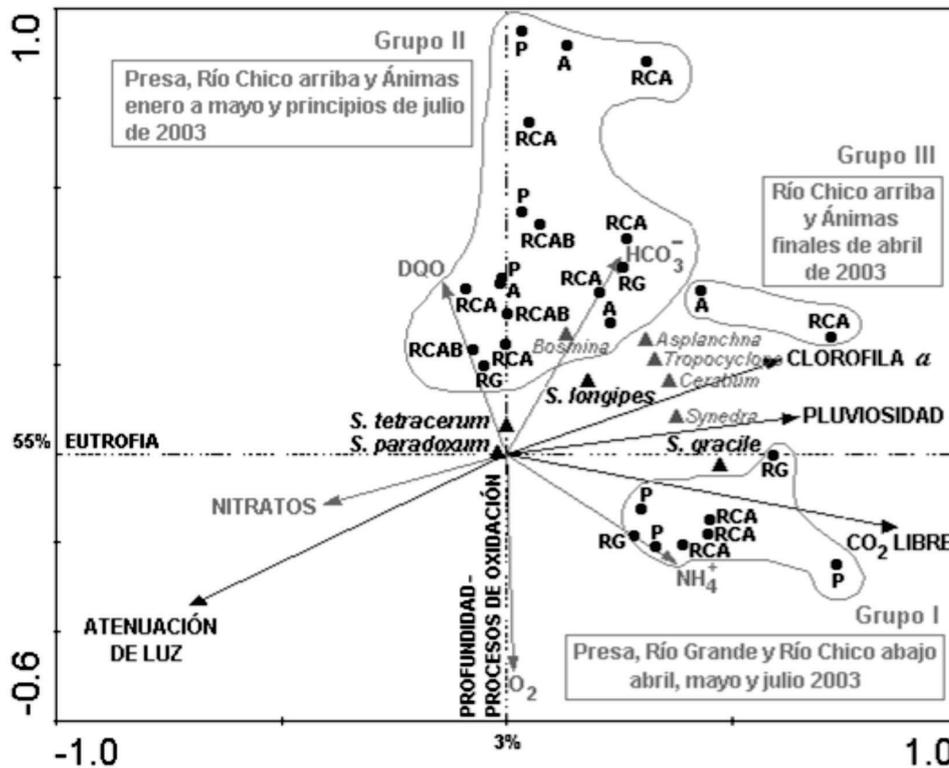


Figura 8. Diagrama vectorial de las especies, las variables ambientales, los sitios y las fechas de muestreo en el plano de representación subtendido por los ejes 1 y 2. A = Ánimas, P = Presa, RCA = Río Chico Arriba, RCAB = Río Chico Abajo, RGA = Río Chico Abajo).

Figure 8. Vector diagram of the species, environmental variables, sites and sampling dates at the plane of representation subtended by the axes 1 and 2. A = Animas, P = Presa, RCA = Río Chico Arriba, RCAB = Río Chico abajo, RGA = Río Grande abajo).

Los sitios y fechas no se ilustraron en su totalidad en la Figura 8, ya que no estuvieron muy separados del centro, es decir, los atributos físicos, químicos y biológicos presentados por ellos no variaron significativamente y, por tanto, no se asociaron ni a los ejes ni a las especies.

Nótese que a pesar de ser la especie más abundante, ninguna variable ambiental se asoció significativamente con la densidad de

S. paradoxum. Algo similar ocurrió con *S. tetracerum*. Además, es necesario resaltar también la oposición entre el par mencionado y *S. longipes* en el primer eje de la Figura 8. Otros pláncteres que coexistieron con *S. gracile* y *S. longipes* fueron *Synedra montana* y *Ceratium furcoides* en el fitoplancton y, *Asplanchna girodi*, *Bosmina longirostris* y *Tropocyclops prasinus* en el zooplancton (Figura 8).

En los meses de abril, mayo y principios de julio de 2003 se presentaron altos valores de DBO, HCO_3^- , clorofila y lluvia en la estación Río Chico arriba, y bajos valores de luz, nitratos, pH y oxígeno. Estas condiciones hacen que las especies *S. gracile* y *S. longipes* sean más abundantes; esto mismo sucede en la estación Río Grande en el mes de marzo, y en abril y mayo en la estación Ánimas (Figura 8).

En la estación Presa en los meses de mayo y junio de 2003, y en las estaciones Río Grande y Río Chico abajo en abril, mayo y junio de 2003, la especie más abundante fue *S. gracile*, y las condiciones ambientales que favorecieron su permanencia en estos

sitios fueron los altos valores de CO_2 libre, lluvias, clorofila, nitrógeno amoniacal, pH y disminución del oxígeno disuelto. Los bajos valores de nitratos y luz afectaron negativamente a esta especie (Figura 8).

Las lluvias ocurridas en el período 2002–2003 en la zona de estudio (Figura 9) coincidieron con lo pautado para el régimen de lluvias de la región (patrón bimodal). Los días de lluvias y sequía tuvieron una influencia importante sobre la densidad de las distintas especies de *Staurastrum*, pues *S. paradoxum* y *S. tetracerum* fueron poco influenciados por la lluvia, mientras que *S. longipes* y *S. gracile* lo fueron ampliamente

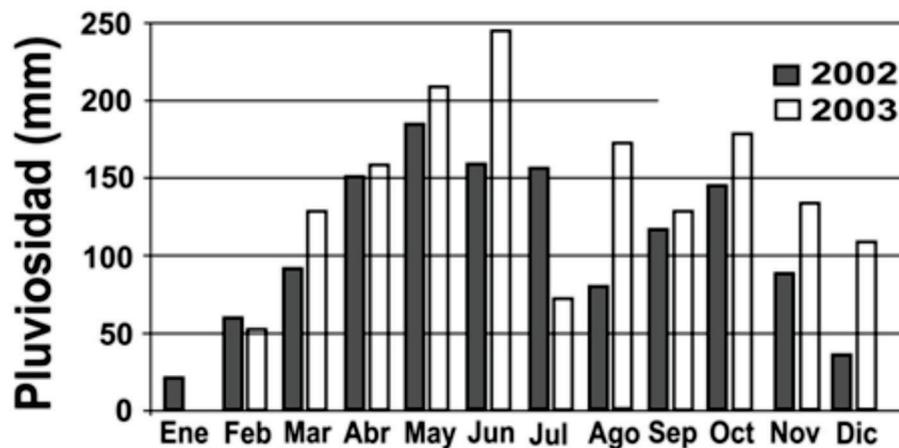


Figura 9. Variación de la pluviosidad durante los años 2002 y 2003 en el embalse Riogrande II.
Figure 9. Variation of rainfall over the years 2002 and 2003 in the reservoir Riogrande II.

DISCUSIÓN

Para Smith (1924), *S. gracile* y *S. paradoxum* son de difícil segregación taxonómica y los resultados obtenidos en esta investigación parecen confirmarlo, pues mientras que *S. paradoxum* al igual que *S. tetracerum* y *S. longipes* disminuyeron su densidad hacia la estación de mayor eutrofia (Río Chico arriba, Figuras 2, 4 y 5), *S. gracile* la incrementó (Figura 3), lo que significa que resiste mejor las fuerzas asociadas a este proceso de deterioro ambiental, ligado en especial a disminución de la luz y a los incrementos de la clorofila, asociados al aumento de dinoflagelado *Ceratium furcoides* (Bustamante, 2006) y de la diatomea *Synedra montana* (Figura 8). *S. gracile* fue además la especie de mayor apiñamiento en todas las estaciones, mientras que *S. paradoxum*, conjuntamente con *S. longipes*, fueron

los taxones que presentaron los menores valores de esta variable (Figura 7).

Como una prueba circunstancial de lo afirmado anteriormente puede aducirse que la variabilidad ambiental de ninguno de los nutrientes evaluados influyó significativamente en el comportamiento de las especies. Tal vez, el aporte permanente de los mismos imposibilita su limitación. Además, no se espera ninguna competencia entre especies que compartan un recurso ilimitado en algún hábitat (en esta investigación, los nutrientes constituyen un buen ejemplo) (Margalef 1974, 1983, Pianka 1974, Krebs 2009, Giller 1984, entre muchos otros). De ser cierta esta consideración, es plausible la hipótesis referente a estrategias ecológicas combinadas de aprovechamiento del ambiente, más que a una estrategia absoluta dirigida en el sentido r-K.

Tavera & Martínez-Almeida (2005a, b) proponen que la atelomixis parcial o incompleta constituye una fuerza que dirige la selección de grupos algales como las Desmidiaceae. Estos organismos, característicos de los lagos tropicales, aunque se encuentran en las capas epilimnéticas profundas, gracias al patrón incompleto de mezcla (*atelos* = incompleto), reciben suficiente radiación (razón $z_{eu}/z_{mix} > 1$) y un suplemento constante de nutrientes que les permite mantener su alta tasa fotosintética y una alta densidad. La atelomixis parcial ocasiona lo que Barbosa & Padišák (2002) refieren como una alta dinámica epilimnética debida a la variación considerable del grueso y la profundidad del epilimnion durante los períodos de estratificación, con lo que se afecta también la profundidad del metalimnion. Según Gunkel & Casallas (2002), el término atelomixis es usado para lagos en los que los procesos de mezcla parcial, durante los periodos de estratificación, conducen a un patrón de estratificación complejo y a termoclinas múltiples. En los lagos que presentan un epilimnion o una capa mezclada inestable, los nutrientes se mueven y dependiendo de la frecuencia con la que sean resuspendidos, el fitoplancton puede utilizar estos pulsos para sobreponerse a las limitaciones causadas por el consumo epilimnético durante el periodo estratificado. El embalse Riogrande II parece ajustarse a este patrón de mezcla pues los perfiles térmicos realizados presentan una serie de termoclinos secundarios, una de las señales que Lewis (1973, 1996) cita como diagnósticas de este comportamiento. La atelomixis parcial, según Barbosa & Padišák (2002), es bastante común en la zona neotropical. Este mismo patrón ha sido observado en lagos del sureste y sur brasilero como el Dom Helvecio (Souza *et al.* 2008), el Carioca (Barbosa & Padišák 2002) y el embalse Faxinal en Caxias do Sul (Becker *et al.* 2008); así como también en lagos ecuatoriales como el San Pablo en Ecuador (Gunkel & Casallas 2002), embalses del noreste brasilero, como el Tapacurá (Bouvy *et al.* 2003); y el lago Guiers en Senegal (Bouvy *et al.* 2006).

Este patrón de mezcla (asumido como proveedor de nutrientes autóctonos), aunado a la provisión “constante” de nutrientes alóctonos proveniente principalmente de los municipios de San Pedro, Entreríos y Donmatías, explicaría la poca importancia de los nutrientes para estas especies ya referido en

el párrafo anterior. Durante la restauración de nutrientes al epilimnion por la mezcla atelomíctica, el fitoplancton crecerá rápidamente; Reynolds (1996, 1997, 2006) denomina a estos periodos “secuencias de rejuvenecimiento” seguidos por “secuencias de madurez”.

Hutchinson (1967) considera que la mayoría de los géneros de desmidias contienen pocas especies planctónicas perteneciendo la gran mayoría a las formas de vida ticoplanctónica y metafitica. A pesar de que muchas especies de este grupo, y entre ellas *Staurastrum*, poseen estructuras - como procesos y espinas - para disminuir las pérdidas por sedimentación, por su mayor tamaño y, consecuentemente su mayor peso, estos aditamentos no consiguen contrarrestar las pérdidas ocasionadas por este factor requiriéndose entonces subsidios especiales que las mantengan dentro de la zona fótica. Es por eso, que Reynolds (1997) y Barbosa & Padišák (2002) consideran que las desmidiáceas pueden ser vistas en los lagos neotropicales como ‘las diatomeas’ de los lagos templados pues requieren de la turbulencia para permanecer en suspensión o de algún otro tipo de subsidio ambiental. La atelomixis, como ya se mencionó, constituye uno de estos subsidios ambientales ya que es un patrón de mezcla que puede mantener a las especies algales no flotantes y no móviles (tales como las diatomeas, desmidiáceas y muchas clorococcales) en suspensión. En los trópicos es un factor de gran importancia para la selección del fitoplancton (Barbosa & Padišák 2002). La estabilidad estructural en algunos lagos y embalses atelomícticos puede alterarse en días o semanas, pero entre más largas y consistentes sean las condiciones (si hay mezcla sostenida o si un termocline estable se forma en los 5 metros superiores de la columna de agua) más cerca estarán los mecanismos selectivos de beneficiar el crecimiento de inóculos de especies ligados a uno u otro de los grupos funcionales (Reynolds 1999). Esto parece ser lo que ocurre en el embalse Río Grande II, aunque no se sabe con certeza de dónde proviene el inóculo de “*Staurastrum*”.

Como ya se mencionó en la sección de resultados, la disposición temporal de *S. gracile* y la de *S. tetracerum* fue de contagio, siendo mayor el agrupamiento de la primera especie (Figura 7). Evidencia de dicha similitud en la disposición temporal puede observarse en las Figuras 2 a 5. Las

especies *S. paradoxum* y *S. longipes*, a pesar de las evidentes diferencias de abundancia, mostraron una disposición y una dinámica temporal (Figuras 2, 5 y 6) similares, pero una menor contagiosidad (Figura 7). Por ello, la ecología de este binomio es bastante similar en lo referente a los atributos ecológicamente mencionados y a los valores de los parámetros poblacionales r , T_g , T_r y T_R (Tabla 5).

Las posiciones de estos taxa en la Figura 8 llevan a pensar que por su cercanía al origen de las coordenadas, son especies influenciadas por ambos ejes; esto es, por los procesos oxidativos y los de eutrofia, aunque *S. gracile* está más alejada del centro en la dirección de la pluviosidad, la clorofila a, el CO₂ libre y el NH₄⁺ en el cuadrante positivo del eje de la eutrofia, donde también se sitúan *Synedra montana* y *C. furcoides*. Este conjunto de requerimientos es compartido por todas las plantas fotoautotróficas y corresponde a un acceso a provisiones adecuadas de carbono, nutrientes y luz. Aguas cálidas y días largos - como los de la zona ecuatorial y la neotropical - conducen a metabolismos activos siempre y cuando haya una base amplia de nutrientes y una tasa favorable de intercambio de gases. Además, si se presenta una agitación física adecuada del agua que garantice la suspensión continuada de las especies no móviles (los “*Staurastrum*” en este caso), las condiciones serán ideales para crecer (Reynolds 1999, 2006). Este cuadro de eventos se presenta en el embalse Riogrande II.

Una disposición temporal de contagio agrupada implica que la probabilidad de encontrar un individuo es mayor en las proximidades donde ya existe otro y que dicha probabilidad disminuye a medida que se aleja de él. Esta modalidad de distribución es frecuente en Ecología, y según Margalef (1974) lo natural es encontrar agregados de individuos de una misma especie, por razones de reproducción o de propagación, o porque allí también están “agregados” los recursos. Es obvio que cuanto más aprisa se multiplique una especie y más lenta sea en dispersar sus individuos, tanto más fácil dará origen a agregaciones que destruirán la uniformidad ideal del colectivo del cual proceden las distintas muestras. El plancton forma masas densas que se desvanecen en dirección centrífuga y son la resultante de la combinación de tasas de crecimiento muy altas en áreas localizadas y de fenómenos de difusión (Margalef 1974). Si la

difusión es baja y la reproducción alta, la distribución resultante será como la hallada en esta investigación: de contagio agrupada. Para embalses, Reynolds (1999) considera que los parches reproductivos pueden persistir porque el transporte difusivo a través de la cuenca del lago requiere más tiempo que el de generación algal, aún en embalses de poca longitud, como Riogrande II. El mismo autor expresa que los parches también persisten en los cuerpos de agua dendríticos, como el estudiado, por la protección contra el viento, aunque el transporte convectivo desde los brazos laterales puede ser efectivo en la mezcla horizontal. ¿Qué impide que la difusión sea mayor y que las fuerzas centrífugas no triunfen sobre las centrípetas? Posiblemente lo haga un subsidio ambiental: la atelomixis parcial del sistema, pues, “el alivio de la competencia es más fácil de explicar cuando las especies emparentadas no coexisten exactamente en la realidad, sino que entre ellas hay cierta separación en el tiempo y en el espacio” (Margalef 1974). Sobre este aspecto, podríamos decir que la separación de *S. paradoxum* respecto a las demás especies es equivalente a la distancia de este taxón —estimada como (1 - Similitud), esto es, $1 - 0.18 = 0.82$ unidades— lo cual es un valor alto que justifica claramente la afirmación de Margalef. Los otros tres taxones presentaron separaciones mucho menores en el tiempo (aproximadamente 0.20 unidades) (Figura 10).

Dentro de unas mismas formas de adaptación (como las planctónicas), la segregación ecológica, bien sea en la escala espacial o en la temporal, se concibe como la falta de coincidencia entre las respectivas curvas de respuesta y de la tasa de multiplicación a los factores que moldean dichas respuestas. En la Figuras 2 a 5 se materializa esta concepción, pues se observa en ellas que en los períodos de decrecimiento de la especie mejor adaptada (*S. paradoxum*) ocurre el crecimiento de las demás y esto se repite consuetudinariamente en todas las estaciones de muestreo, evidenciándose así un primer patrón de comportamiento.

Staurastrum pertenece a lo que Reynolds (1997) denomina “asociación P”, una categoría miscelánea que conjuntamente con la “asociación N” se denomina “*plancton desmidial*”. Esta asociación se desarrolla en aguas ácidas diluidas y con bajas concentraciones de calcio y magnesio. Estas dos últimas características se presentaron en el embalse Riogrande II (Porras-

Zapata *et al.* 1997). Además, Reynolds (1999, 2006) establece que los agrupamientos N y P se asocian a aguas cálidas y, a menudo mejor insoladas, de los embalses de bajas latitudes y de los de mayores latitudes durante el verano. La asociación P es también indicadora de hábitats productivos. En el patrón de hábitat para embalses de Reynolds (1999), Riogrande

II pertenecería a un cuerpo de agua turbio y rico en nutrientes, con luz intermitente y un epilimnion eutrófico (debido a los aportes provenientes de la cuenca y del patrón atelomítico de mezcla). Cercano a este panorama se encuentra la asociación P en la que Reynolds ubica a *Staurastrum* conjuntamente con *Closterium* y *Fragilaria* (Figura 12).

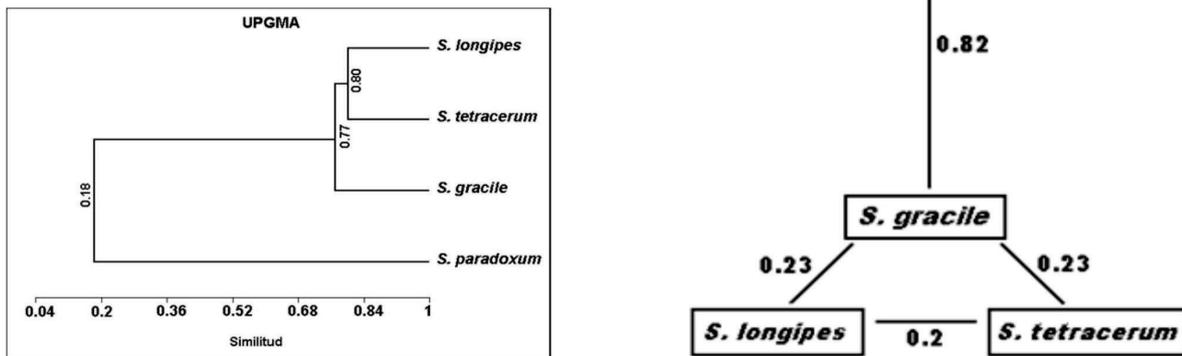


Figura 10. Idealización de la separación temporal de los *Staurastrum* en estudio. Los números en cada línea corresponden a la estimación de la distancia entre taxa.

Figure 10. Idealization of separation of the *Staurastrum* under study. The numbers in each line correspond to the estimated length of time between taxa.

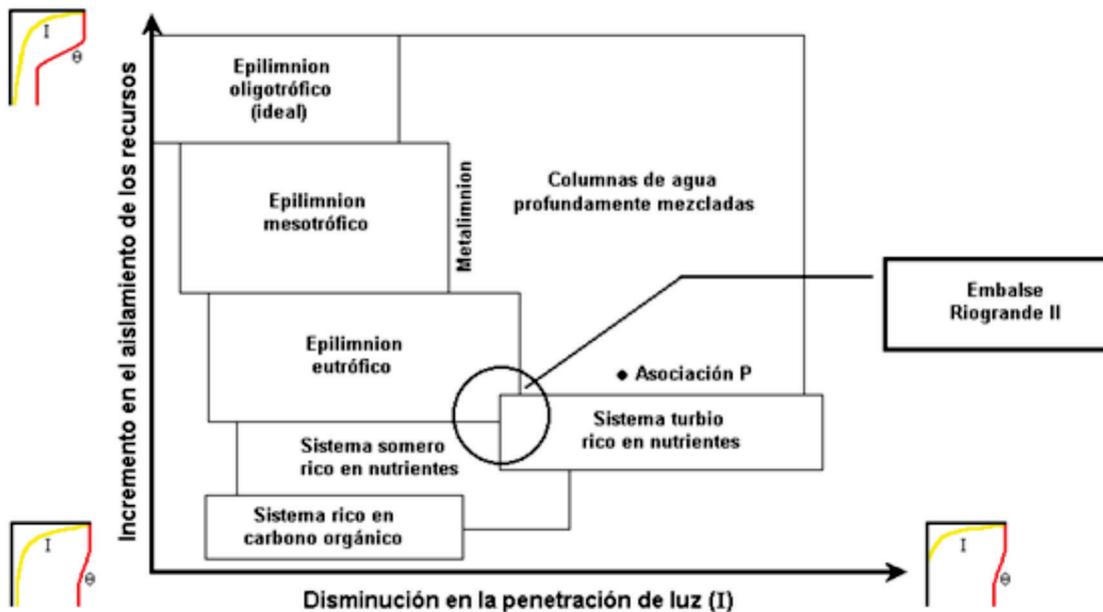


Figura 12. Ubicación del embalse Riogrande II y la asociación P en el patrón de hábitat para embalses (Modificada de Reynolds 1999).

Figure 12. Riogrande II reservoir location and P association in the template of habitat for reservoirs (Modified from Reynolds 1999).

Souza *et al.* (2008) sugirieron para el lago Dom Helvecio en Brasil una nueva asociación, la N_A, integrada por desmidiáceas pequeñas y más o menos isodiamétricas, en especial *Cosmarium*, *Staurastrum*, y *Staurodemus*, y algunas veces *Sphaeroszma*, *Spondilosium* y algas verdes no móviles, generalmente Chlorococcales. Esta asociación, ampliamente dependiente del patrón atelomítico, ocurre en un epilimnion en donde la mezcla diaria previene el hundimiento. Es tolerante a la insuficiencia de nutrientes y a la luz moderada, pero altamente sensible a mezcla profunda, clima óptico deficiente y pastoreo zooplanctónico.

Entre los taxones desmidiales que son miembros regulares del plancton de aguas duras de los lagos altamente productivos y que, como en este caso, pueden ser dominantes, se encuentran unas pocas especies de *Staurastrum* (Hutchinson 1967). Para este autor, *Staurastrum* pertenece al llamado plancton desmidial mesotrófico o eutrófico conformado por unas pocas especies de desmidos, las denominadas especies euritróficas o euritópicas de *Staurastrum* (entre ellas *S. gracile* y algunas especies de *Cosmarium*). No es pues de extrañar que en primera instancia la flora desmidial del embalse Riogrande II sea tan exigua como ya es, aunque también se ha hipotetizado que este hecho quizás se deba a lo que Gessner (1955), Krieger & Bourrelly (1956) y Kusel-Fetzmann (1968) encontraron al trabajar con desmidiáceas de altas montañas tropicales: que existe una disminución gradual en el número de las especies con el aumento de la altitud, hasta quedar muy pocas en las lagunas más altas, y por lo tanto, éstas adquieren la característica de ser especies cosmopolitas.

Para Olrik (1994), *Staurastrum* pertenece a una asociación de transición entre especies C (colonizadoras reguladas por la selección r) y S, especies tolerantes a estrés manejadas por la selección K. Esta asociación está conformada por algas verdes, euglenofitas y desmidiáceas. El mismo autor especifica además que a los estrategas R típicos (dirigidos por una mezcla r y K seleccionados) pertenecen también las algas verdes con protuberancias - como *Staurastrum* - conjuntamente con *Fragilaria*, *Aulacoseira* y *Closterium*; por ello Olrik (1994) ubica a *Staurastrum* dentro de la forma transicional R-S con *Tabellaria* y *Cosmarium*.

A pesar de pertenecer al mismo género y coincidir en el mismo hábitat, debido a los valores contrastantes de sus tasas de crecimiento y supervivencia, sus tiempos de generación, de duplicación y de respuesta, no podemos agrupar a las cuatro especies bajo una misma estrategia ecológica. Avalados en lo discutido hasta ahora, se proponen dos opciones. Una primera hace referencia a las parejas *S. paradoxum*-*S. longipes* y *S. gracile*-*S. tetracerum*; la segunda posibilidad está conformada por un primer grupo en el que se ubica la tripleta *S. paradoxum*-*S. tetracerum*-*S. longipes* y por otro "grupo" conformado por *S. gracile*.

La primera opción se fundamenta en que el primer par de especies (*S. paradoxum*-*S. longipes*) presenta tasas reproductivas que en promedio son 3.2 veces menores que las del segundo binomio, tiempos de regeneración (1.5 veces menores) y tiempos de respuesta (cuatro veces menores) que los del par *S. gracile*-*S. tetracerum*.

La segunda opción se fundamenta en los resultados del ACC, pues como puede verse en la Figura 8, *S. gracile* es un taxón solitario asociado a la parte positiva del eje de la eutrofia, es decir, favorecido por condiciones que constituyen las dimensiones de su nicho realizado (entendido en el sentido del nicho multidimensional de Hutchinson 1967) como son, según ya fue mencionado, las lluvias altas, las altas concentraciones de clorofila *a* (que como se mencionó están básicamente asociadas a la presencia de *C. furcoides* y *S. montana*), a los valores del CO₂ libre (asociadas en alguna forma a las altas demandas bioquímicas y a las concentraciones de clorofila en el embalse) y a la baja penetración de luz. Podrían considerarse además - aunque no fueron establecidas por el ACC como significativas - variables tradicionalmente ligadas al incremento de esta especie (NH₄⁺) y a su disminución (NO₃⁻). Su posición opuesta a los nitratos y cercana al amonio en la Figura 8 permite suponer que el primero es una mejor fuente de nitrógeno para estas especies.

Las formas transicionales C-S y R-S comparten una serie de características ecológicas, entre las que figuran alta resistencia al hundimiento, resistencia total o parcial a la herbivoría, necesidad de altas dosis de luz, pero, según Reynolds (1997, 2006) tienen capacidad para soportar luz reducida, razón S/V baja, alta cuota intracelular de fósforo por tener

baja constante de inhibición para incorporarlo; esta última característica las ubica como estrategias de almacenamiento y les permite ejercer el denominado “consumo de lujo”. Sin embargo, la transición R-S muestra algunas características propias que las diferencian de las formas C-S, como son: las mayores tasas de crecimiento, una mayor razón S/V, mejor tolerancia al estrés, una mayor dependencia de la turbulencia, una mejor tolerancia a las dosis reducidas de luz y a las temperaturas más bajas, y necesidad de altos suplementos de nutrientes y, por tanto, tolerancia disminuida a la alta estabilidad térmica (Ollrik 1994, Reynolds 1996, 1997).

Basados en esta comparación, consideramos en forma definitiva que *S. gracile* comparte muchas de las características de la forma transicional R-S ya que se ubica y se adapta mejor a las estaciones localizadas en el Río Chico y Río Grande, que como se mencionó, son las más eutrofizadas, con menor transparencia, turbulencia mayor (por recibir la entrada de los ríos y quebrada del mismo nombre) y alto aporte de nutrientes.

Nótese en la Figura 3 que el taxón *S. gracile* mostró un incremento notable luego de un período prolongado de muy baja densidad (julio 2002, febrero-marzo 2003), registrado a partir del momento en que las lluvias se incrementaron (Figura 9). En la Figura 3 también se observa que ante la disminución de las lluvias, comenzada en junio de 2003 (Figura 9), esta especie también menguó su abundancia. Si consideramos que la eutrofia aumenta de izquierda a derecha en el primer eje de la Figura 8, entonces se puede afirmar que *S. gracile* responde mejor a los incrementos de eutrofia de las estaciones en los que se acentúa esta característica, cosa que no realizan las demás especies estudiadas. Además, esta especie tiene mayores tasas de crecimiento que *S. longipes* y *S. paradoxum*. A pesar que *S. tetracerum* tiene una tasa de crecimiento similar a la de *S. gracile*, su ubicación en el ACC y el compartir muchas de las características de los estrategias C-S nos lleva a ubicar a este taxón en esta forma transicional, conjuntamente con *S. longipes* y *S. paradoxum*. Margalef (1974) considera que el agua turbulenta y nutritiva requiere una estrategia selectiva dirigida en el sentido de una rápida multiplicación (selección r), mientras que la adaptación al agua estratificada y pobre se ajusta mejor con una estrategia de “aguante” del tipo K. Además Reynolds (1999) señala que el tiempo máximo de

replicación es fuertemente dependiente del tamaño y la temperatura y varía desde dos a tres duplicaciones por día - en los estrategias C - a una o dos por semana en los estrategias S. Obsérvese que las cuatro especies de *Staurastrum* encajan en esta última categoría, pues sus tiempos de renovación media oscilaron entre 1.8 y 3 duplicaciones por semana.

En comparación con otros estrategias S, las tasas de crecimiento de las especies de *Staurastrum* en estudio son inferiores tanto a las de *C. furcoides* presente en el mismo embalse (0.34 ind. d^{-1} , Bustamante 2006), y a las de *Aphanizomenon aphanizomenoides* (0.38 ind. d^{-1} , Ramírez 1999) de la laguna del Parque Norte en Medellín (Antioquia). Igualmente, son mucho menores que la de *Mycrocystis aeruginosa* - típico estrategia S - (0.8 ind. d^{-1} , estimada en el laboratorio a 20° C) y muy inferiores a la de *Synechococcus* (7.97 ind. d^{-1}), que es un clásico estrategia C (Reynolds 1984, 1996, 1997, Ollrik 1994).

¿Qué factores determinan la selección de qué especies? La respuesta a esta pregunta no es simple, pues cada uno de los eventos que conducen a la dominancia de una determinada especie en un sitio dado y en un tiempo específico presentarán una secuencia precisa de contribuyentes cuantificables, relacionados con la historia de la cuenca, las conectividades, los eventos precedentes cercanos, lo que Padisák (1992) denomina la “memoria acumulada”, el clima, los aspectos hidráulicos e hidrográficos del embalse, la variabilidad de las cargas de nutrientes, el consumo y el reciclaje y los efectos resonantes en las cadenas tróficas (Carpenter *et al.* 1985). El problema consiste en que las combinaciones son estocásticas en última instancia y las predicciones precisas (“como las algas crecerán”) son tan generales que pueden ser falseadas en cualquier momento (Reynolds 1999). Por ello, este autor inglés invoca el principio de que “todo crecerá en todas partes si se le brinda la oportunidad”, de tal manera que lo que habrá será una lista de candidatos a ser seleccionados cuando las condiciones les sean favorables o que funcionen adecuadamente bajo condiciones sub-ideales con respecto a la disponibilidad de recursos o el suplemento de energía.

CONCLUSIONES

A diferencia de los cuerpos de agua de zonas templadas donde la composición del ensamble desmidial consta de varios géneros, la de este

embalse tropical y durante el año de muestreo estuvo conformado por sólo cuatro especies de un mismo género. La especie dominante fue *S. paradoxum*, un estratega C-S con nicho ecológico amplio y sobrepuesto fuertemente a las demás especies, con tiempo de respuesta dos veces más rápido que el de *S. longipes* y cinco veces más rápido que los de *S. gracile* y *S. tetracerum*. Las especies *S. longipes* y *S. tetracerum* se ubicaron en la misma forma transicional (C-S) que *S. paradoxum*. Por sus características, *S. gracile* se ajustó más a la forma transicional R-S pues se adaptó mejor a los sitios con mayor estrés ambiental y a los períodos de mayor pluviosidad. Por tanto, la consecuencia deductiva referente al ajuste a la estrategia S por parte de los cuatro taxones, se cumplió tan sólo parcialmente. Además, *S. paradoxum* no se adecuó plenamente a lo previsto en la hipótesis, ya que creció independientemente de la estación de muestreo.

Aunque el ambiente del embalse Riogrande II es un ambiente muy “nutritivo”, las poblaciones de *Staurastrum* no dependieron significativamente de los nutrientes, sino de otras variables como la intensidad lumínica, el CO₂ libre y la clorofila *a*, relacionadas con la condición trófica de los sitios de muestreo; y la pluviosidad, en buena parte causa su incremento. La dinámica temporal de las cuatro especies fue alta, bastante similar en todas las estaciones y hacia el final del muestreo. Posterior al período de decadencia de *S. paradoxum*, las especies coincidieron en el incremento de sus abundancias, una muestra fehaciente de lo afirmado en la paradoja del plancton y de la condición de asociación de las especies.

Por lo demás puede decirse que aunque bastante amplias, pues hacían referencia a las características del género, las consecuencias deductivas planteadas en la hipótesis para las especies no fueron rechazadas en su totalidad, pues se trata de taxones con disposición de contagio, altos coeficientes de variación, bajas tasas de crecimiento; largos tiempos de generación, de renovación y de respuesta, y alta supervivencia.

AGRADECIMIENTOS: los autores agradecemos a Diana Ruiz y Ana Lucía Estrada quienes nos proporcionaron algunos datos relevantes para la realización de este trabajo. Al Dr. Carlos E. de Mattos Bicudo del Instituto de Botánica de São Paulo, Brasil, por la confirmación taxonómica de los *Staurastrum*. A nuestros colegas del grupo LimnoBasE quienes nos apoyaron con discusiones concretas y ayuda técnica.

REFERENCIAS

- BARBOSA, F.A.R. & PADISÁK, J. 2002. The forgotten lake stratification pattern: atelomixis, and its ecological importance. *Verhandlungen Internationale Vereinigung Limnologie*, 28: 1385-1395.
- BARBOSA, F.A.R.; BICUDO, C.E. & HUSZAR, V. 1995. Phytoplankton studies in Brazil: community structure, variation and diversity. Pp. 19-36. In: J.G Tundisi, C.E. de M Bicudo & T. Matsumura Tundisi (eds.). *Limnology in Brazil*. Brazilian Academy of Sciences, Brazilian Lymnological Society. São Paulo, Brasil. 376p.
- BECKER, V., CARDOSO, L.S. & HUSZAR, V.L.M. 2008. Diel variation of phytoplankton functional groups in a subtropical reservoir in southern Brazil during an autumnal stratification period. *Aquatic Ecology*, 42: 285-293.
- BERNAL, J.; LAMPE, W. & COVA, M. 2005. Nuevos registros de microalgas para el Estado Sucre, Venezuela. *Acta Botánica Venezolánica*, 28: 89-100.
- BOUVY, M.; NASCIMENTO, S.M.; MOLICA, R.J.R.; FERREIRA, A.; HUSZAR, V. & AZEVEDO, S.M.F.O. 2003. Limnological features in Tapacurá reservoir (northeast Brazil) during a severe drought. *Hydrobiologia*, 493: 115-130.
- BOUVY, M.; NGANSOUMANA, K.A.; SANE, S.; PAGANO, M. & ARFI, R. 2006. Phytoplankton community structure and species assemblage succession in a shallow tropical lake (Lake Guiers, Senegal). *Aquatic Microbial Ecology*, 45: 147-161.
- BROOK, A.J. 1965. Planctonic algae as indicators of lakes types with special reference to the Desmidiaceae. *Limnology and Oceanography*, 10: 403-411.
- BROOK, A.J. 1981. The Ecology of Desmids. Pp.196-241. In: A.J. Brook (ed.). *The biology of Desmids Botanical Monographs*, Volume 16). Blackwell Scientific Publications. Boston. 276p.
- BUSTAMANTE-GIL, C. 2006. Caracterización de los cambios espaciales y temporales de *Ceratium furcoides* en un embalse tropical, Riogrande II, Entrerrios (Antioquia), Colombia. *Acta Limnológica Brasiliensis (Submitted)*.
- CARPENTER, S.R.; KITCHELL, J.F. & HODGSON, J.R. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience*, 35: 634-639.
- COLE, G.A. 1988. *Manual de Limnología*. Hemisferio Sur S. A., Buenos Aires. 405p.

- CARVAJAL, H., & ZOPPI, E. 1989. Composición preliminar del fitoplancton del Auyantepuy, Venezuela. *Memorias de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle*, 50: 5-27.
- CONTRERAS, F.; CASTAÑEDA, L. & GARCÍA, A. 1994. La clorofila *a* como base para un índice trófico en lagunas costeras mexicanas. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Autónoma de México*, 21: 55-66.
- CROASDALE, H.; FLINT, E.A & RACINE, M.M. 1994. *Flora of New Zealand*. Vol. 3. Manaaki Whenua Press. Canterbury, New Zealand. 218p.
- EEPPM (Empresas Públicas de Medellín). 1994. Proyecto de aprovechamiento múltiple del Riogrande. Declaración de impacto ambiental. Medellín.
- ESTEVES, F.A. 1998. *Fundamentos de Limnología*. 2ª. Ed. Rio de Janeiro: Interciência. Brazil.
- GESSNER, F. 1955. Die limnologischen Verhältnisse in den Seen und Flüssen von Venezuela. *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 12: 284-295.
- GILLER, P.S. 1984. *Community structure and the niche*. Chapman and Hall, London. 176p.
- GONZÁLEZ, A. & RIEHL, W. 1992. Estudio taxonómico del fitoplancton del embalse de Guri, estado Bolívar. *Acta Científica Venezolana*, 43: 190-199.
- GONZÁLEZ, L.S. & MORA-OSEJO, L.E. 1996. Desmidióflora de lagunas de Páramo en Colombia. *Caldasia*, 18: 165-202.
- GUNKEL, G. & CASALLAS, J. 2002. Limnology of an equatorial high mountain lake - Lago San Pablo, Ecuador: the significance of deep diurnal mixing for lake productivity. *Limnologica*, 32: 33-43.
- HAPPEY-WOOD, C.M. 1988. Ecology of freshwater planktonic green algae. In: *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton* (Eds. C.D. Sandgreen), pp. 175-226. Cambridge University Press. Cambridge, U. S. A.
- HARRIS, G.P. 1978. Photosynthesis, productivity and growth. *Archiv für Hydrobiologie-Beiheft Ergebnisse der Limnologie*, 10: 1-163.
- HUTCHINSON, G.E. 1967. *A treatise on limnology. vol. II. Introduction to lake biology and the limnoplankton*. Wiley, Nueva York. 1115p.
- JOHNSON, J.; VAHOS R. & RAMÍREZ, J.J. 2011. Clasificación trófica y cinética temporal de las razones P/B, P/R, R/B y PPN/PPB en la capa fótica de la presa de un embalse ecuatorial eutrófico. *Trabajo de grado*. Universidad de Antioquia. Medellín, Colombia.
- KREBS, C. 2009. *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance*. Sixth edition. Benjamin Cummings, New York. 655p.
- KRIEGER, W. & BOURRELY, P. 1956. Desmidiacées des Andes du Venezuela. Pp. 141-195. In: F. Gessner & V. Vareschi (eds.). *Ergebnisse der deutschen limnologischen Venezuela-Expedition 1952 Band 1*. VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin, Alemania. 360p.
- KUSEL-FETZMANN, E. 1968. Beiträge zur Kenntnis der Algenflora ostafrikanischer Hochgebirgeseen. *Hochgebirgsforschung*, 1: 69-100.
- LEWIS, W.M. Jr. 1973. The thermal regime of Lake Lanao (Philippines) and its theoretical implications for tropical lakes. *Limnology and Oceanography*, 18: 200-217.
- LEWIS, W.M. Jr. 1977. Ecological significance of the shapes of abundance-frequency distributions for coexisting phytoplankton species. *Ecology*, 58: 850-859.
- LEWIS, W.M. Jr. 1987. Tropical limnology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 159-184.
- LEWIS, W.M. Jr. 1996. Tropical lakes: how altitude makes a difference. Pp. 43-64. In: F. Schiemer & K.T. Boland (eds.). *Perspectives in tropical limnology*. SBP Academic Publishing, Amsterdam, The Netherlands. 347p.
- LLOYD, D. 1967. Mean crowding. *Journal of Animal Ecology*, 36: 1-30.
- LÓPEZ-MUÑOZ, T. 2002. Dinámica del género *Scenedesmus* en la ciénaga de La Bahía (Malambo, Atlántico, Colombia). *Trabajo de grado*. Universidad de Antioquia. Medellín, Colombia. 48p.
- LORENZEN, C.J. 1967. Determination of chlorophyll and phaeo-pigments: spectrophotometric equations. *Limnology and Oceanography*, 12: 343-346.
- LUDWIG, J.A. & REYNOLDS, J.F. 1988. *Statistical ecology: a primer on methods and computing*. John Wiley & Sons. New York. 337p.
- LUND, G.; KIPPLING, C. & LE CREN, E.D. 1958. The inverted microscope method of estimating algal numbers and analysis statistical basis of estimation by counting. *Hidrobiologia*, 11: 143-170.

- MACKERETH, F.J.H.; HERON, J. & TALLING, J.F. 1978. *Water analysis: Some revised methods for limnologists*. Freshwater Biological Association Scientific Publication nº 36, Titus Wilson & Sons Ltda, London. 114p.
- MARGALEF, R. 1974. *Ecología*. Ediciones Omega, Barcelona, España. 951p.
- MARGALEF, R. 1983. *Limnología*. Ediciones Omega. Barcelona, España. 1010p.
- MARGALEF, R. 1993. *Teoría de los sistemas ecológicos*, Second edition. Universidad de Barcelona, Barcelona, España. 290p.
- MAZO, D. 2008. Caracterización limnológica del embalse Riogrande II (Antioquia, Colombia). *Trabajo de grado*. Universidad de Antioquia. Medellín, Colombia. 61p.
- NÚÑEZ-AVELLANEDA, M. & DUQUE, S. 2000. Desmidiias (Zygnemaphyceae) de un pequeño tributario del río Amazonas en Colombia. *Revista Academia Colombiana de Ciencias Exactas Físicas y Naturales*, 24: 493-498.
- MENESES, V. VERGARA, A. & RAMÍREZ, J.J., 2011. Estudio autecológico de *Schroederia setigera* en un embalse ecuatorial. *Trabajo de grado*. Universidad de Antioquia. Medellín, Colombia.
- OLRIK, K. 1994. *Phytoplankton ecology. Determining factors for the distribution of Phytoplankton in freshwater and the sea*. Ministry of the Environment. Danish Environmental Protection Agency, Denmark. 183p.
- PADISÁK, J.; SORÓCZKI-PINTÉR, E. & RECEÑIR, Z.S. 2003. Sinking properties of some phytoplankton shapes and the relation of form resistance to morphological diversity of plankton: an experimental study. *Hydrobiologia*, 500: 243-257.
- PADISÁK, J. 1992. Seasonal succession of phytoplankton in a large shallow lake (Ballaton, Hungary) - a dynamic approach to ecological memory, its possible role and mechanism. *Journal of Ecology* 80: 217-230.
- PALMER, M. 1969. A composite rating of algae tolerating organic pollution. *Journal of Phycology*, 5: 78-82.
- PIANKA, E. 1974. *Evolutionary ecology*. Harper & Row, New York. 365p.
- PORRAS-ZAPATA, P.; BETANCOURT-ÁNGEL, A.; MOLINA-ARREDONDO, A.M.; LOPERA-PÉREZ, J.D. & AGUDELO-GARCÍA, R.A. 1997. El recurso agua como elemento ordenador del territorio: zona de influencia del embalse Riogrande II. *Disertación de maestría*. Universidad Nacional de Colombia. Medellín, Colombia. 102p.
- POOLE, H.H. & ATKINS, W.R.G. 1929. Photo-electric measurement of submarine illumination throughout the year. *Journal of Marine Biological Association* 16: 297-324.
- PRESCOTT, G.W.; CROASDALE, H.T. & VINYARD, W.C. 1972. *North America flora. Desmidiaceae. Part 1. Saccodermatae, Mesotaeniaceae. Series II. Part 6*. The New York botanical Garden, New York. 84p.
- PRESCOTT, G.W.; CROASDALE, H.T. & VINYARD, W.C. 1975. *A synopsis of North American desmids. Part 2. Desmidiaceae: Placodermatae. Section 1*. University of Nebraska. Press, Lincoln. 275p.
- PRESCOTT, G.W.; CROASDALE, H.T. & VINYARD, W.C. 1977. *A synopsis of North American desmids. Part 2. Desmidiaceae: Placodermatae. Section 2*. University of Nebraska. Press, Lincoln.
- PRESCOTT, G.W.; CROASDALE, H.T.; VINYARD, W.C. & BICUDO, C.E. de M. 1981. *A synopsis of North American desmids. Part 2. Desmidiaceae: Placodermatae. Section 3*. University of Nebraska. Press, Lincoln. 720p.
- PRESCOTT, G.W.; BICUDO, C.E. de M.; & VINYARD, W.C. 1982. *A synopsis of North American desmids. Part 2. Desmidiaceae: Placodermatae. Section 4*. University of Nebraska. Press, Lincoln. 700p.
- RAMÍREZ, J.J. 1989. Variación vertical del fitoplancton y parámetros fisicoquímicos en cuatro embalses del oriente antioqueño y su relación con el área, edad, altitud y tiempo de residencia media del agua. *Disertación de maestría*. Universidad de Antioquia. Medellín, Colombia. 203p.
- RAMÍREZ, J.J. 1994. Dinámica poblacional de dos especies de *Anabaenopsis* (Wolosz)V. Mill. 1923 en una laguna eutrófica tropical. *Revue d'Hydrobiologie tropicale* 27: 337-346.
- RAMÍREZ, J.J. 1999. Dinámica ecológica de *Aphanizomenon aphanizomenoides* (Cyanophyta, Cyanophyceae) en un sistema eutrófico tropical. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 11: 27-45.
- RAMÍREZ, J.J.; BICUDO, C.E. & ROLDAN-P, G. 2000. Temporal and vertical variations in phytoplankton community structure and its relation to some morphometric parameters of four Colombian reservoirs. *Caldasia* 22: 108-126.
- RAMÍREZ, J.J. & CORBACHO, M. 2004. Population dynamics of *Botryococcus braunii* KÜTZING 1849 in a shallow tropical eutrophic lake. *Algological Studies*, 115: 129-143.
- REYNOLDS, C.S. 1984. *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge. 384p.

- REYNOLDS, C.S. 1996. The plant life of the Pelagic. *Proceedings International Association of Theoretical and Applied Limnology*, 26: 97-113. *Int. Ver. Theor. Angewan. Limnol. Verh.* 26: 97-113.
- REYNOLDS, C.S. 1997. *Vegetation processes in the pelagic: a model for ecosystem theory*. Ecology Institute, Germany. 371p.
- REYNOLDS, C.S. 1999. Phytoplankton assemblages in reservoirs. Pp. 439-456. In: J.G. Tundisi & M. Straškraba (eds.). *Theoretical reservoir and its applications*. International Institute of Ecology, Brazilian Academy of Science and Backhuys Publishers. São Carlos, Brazil. 583p.
- REYNOLDS, C.S. 2006. *Ecology of phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge. 535p.
- ROS, J. 1979. *Prácticas de Ecología*. Ed. Blume. Barcelona, España.
- SARTORY, D.P. & GROBBELAAR, J.U. 1984. Extraction of chlorophyll a from freshwater phytoplankton for spectrophotometric analysis. *Hydrobiologia*, 114: 177-187.
- SEELIGMANN, C. & TRACANNA, B.C. 2009. Dinámica del fitoplancton en un embalse de alta cota del Noroeste Argentino (Tucumán). *Limnetica*, 28: 105-124.
- SMITH, G.M. 1924. Phytoplankton of the inland lakes of Wisconsin, Part II. Desmidiaceae. *Wisconsin Geological and Natural History Survey Bulletin*, 57: 1-227.
- SOUZA, M.B.G.; BARROS, C.F.A.; BARBOSA, F.; HAJNAL, E. & PADISÁK, J. 2008. Role of atelomixis in replacement of phytoplankton assemblages in Dom Helvécio Lake, South-East Brazil. *Hydrobiologia*, 607:211-224.
- STRAŠKRABA, M. 1999. Retention time as a key variable of reservoir limnology. In: *Theoretical reservoir ecology and its applications*. J.G. Tundisi & M. Straškraba (eds.). Pp. 385-410. International Institute of Ecology, Brazilian Academy of Science and Backhuys Publishers, São Carlos, Brazil.
- STRAŠKABA, M.; TUNDISI, J.G. & DUNCAN, A. 1993. State of the art of reservoir limnology and water quality management. In: *Comparative reservoir Limnology and water quality management*. M. Straškraba, J.G. Tundisi JG & A. Duncan (eds.). Pp. 213-288. Netherlands, Kluwer academic Publishers, Netherlands.
- TAVERA, R. & MARTÍNEZ-ALMEIDA, V. 2005a. Atelomixis as a possible driving force in the phytoplankton composition of Zirahuén, a warm-monomictic tropical lake. *Hidrobiología*, 533: 199-208.
- TAVERA, R. & MARTÍNEZ-ALMEIDA, V. 2005b. A hydrobiological study to interpret the presence of desmids in Lake Zirahuén, México. *Limnologia*, 35: 61-69.
- TEILING, E. 1946. Zur Phytoplanktonflora Schwedens. *Botaniska Notiser*: 61- 88.
- TELL, G.; IZAGUIRRE, I. & O'FARREL, I. 1994. The desmid genus *Staurodesmus*. A taxonomic study. *Ark F. Bot.* II 6: 467-629.
- TER BRAAK, C.J.F. & ŠMILAUER, P. 2002. *CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5)*. Microcomputer Power. Ithaca, New York. 499p.
- THEODULOZ, C. & PARRA, O.O. 1984. Desmidiaceas (Saccodermes y Placodermes) de Chile. IV. Desmidiaceas del sistema de lagos de la Cordillera del Paine y alrededores. *Gayana Botánica*, 41: 201-224.
- TOLEDO, A.P.; TALARICO, M.; CHINEZ, S.J. & AGUDO, E.G. 1983. *A aplicação de modelos simplificados para a avaliação de procesos de eutrofização em lagos e reservatórios tropicais*. XIX Congreso interamericano de Engenharia e ambiental. Camboriú, Brasil. 57p.
- WEST, W. & WEST, G.S. 1912. *A monograph of the british Desmidiaceae*. Vol IV. The Ray Society, London. 191p.
- WEST, W. & WEST, G.S. 1923. *A monograph of the british Desmidiaceae*. Vol V (completed by N. Carter). The Ray Society, London. 300p.
- WETZEL, R.G. & LIKENS, G.E. 2000. *Limnological analysis*, Third edition. Springer-Verlag, New York. 429p.
- WILLIAMS, W.D. 1969. Eutrophication of lakes. *Transactions and Proceedings of the royal society of Victoria*, 83: 17-26.
- YACUBSON, S. 1960. Desmidiaceae del lago San Roque y tributarios (Provincia de Córdoba, Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 7: 65-89.
- YACUBSON, S. 1974. Catálogo e iconografía de Chlorophyta de Venezuela. *Boletín del Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad del Zulia*, 11: 7-143. YACUBSON, S. 1980. Algas del Rio Limón y ambientes acuáticos cercanos (estado Zulia, Venezuela). *Boletín del Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad del Zulia*, 14: 1-81.

Submetido em 27/02/2011

Aceito em 21/07/2011