



**ESTUDIO SUCESIONAL-ESPACIAL DE LA COMUNIDAD
FITOPERIFITICA ASOCIADA A *Paspalum repens*
EN EL LAGO TARAPOTO
(AMAZONIA COLOMBIANA)**

Claudia Patricia Andramunio-Acero
Universidad Nacional de Colombia

Santiago R. Duque
Universidad Nacional de Colombia

Carlos Arturo Sierra Diosa
Universidad Pedagógica Nacional

Recibido: febrero 10, 2009 Aceptado: septiembre 28, 2009

Resumen

En el Lago Tarapoto (Amazonia colombiana) se estimaron variables ambientales e hidrológicas y se tomaron muestras del macrófito *Paspalum repens* con el fin de determinar el patrón sucesional del fitoperifiton adherido a sus vástagos. El muestreo se realizó en un único momento durante el período de aguas bajas y se complementó con datos de los valores de la concentración de los nutrientes medidos en cercanías del tapete de macrófitos. La comunidad fitoperifítica encontrada estuvo representada por 100 morfoespecies distribuidas en 38 géneros pertenecientes a 6 clases taxonómicas. Dentro de ellas, Bacillariophyceae fue el grupo de mayor riqueza, con 50 morfoespecies distribuidas en 17 géneros, seguida por Cyanophyceae, Chlorophyceae y Zygothryx. La sucesión-espacial presente sobre los vástagos del macrófito mostró cambios sobre el gradiente vertical, que responde a los diferentes momentos del desarrollo de la planta. El predominio de especies de bajo perfil durante los primeros vástagos permitió el establecimiento de géneros con especies de largo perfil que se hacen más representativas hacia los vástagos intermedios evidenciando un cambio en el desarrollo de la comunidad hacia estructuras tridimensionales más complejas o de largo perfil.

Palabras claves: Fitoperifiton, Sucesión, Macrófitos, Amazonia.

Abstract

Environmental and hydrological varieties were estimated in Lake Tarapoto (Colombian Amazon) and samples were taken of the *Paspalum repens* macrophytes to establish the succession pattern of the fitoperiphyton adhered to its shoots. The samples were taken during the period of low waters and it was complemented with data from the values of the concentration of the nutrients measured near the *macrophyte* carper. The *fitoperiphyton* community found was represented by 100 morphospecies distributed in 38 genres belonging to six taxonomical classes. Within these, *Bacillariophyceae* was the richest group with 50 morphospecies distributed in 17 genres, followed by *Cyanophyceae*, *Chlorophyceae* and *Zygothryx*. The space-succession present over the macrophytes shoots showed changes over the vertical gradient, which responds to different development moments of the plant. The predominance of the low-profile species during the first shoots enabled the establishment of the types with long profile species that make themselves more representatives towards the intermediate shoots evidencing a change in the development of the community towards more complex structures or of long profile.

Keywords: Fitoperiphyton, Succession, Macrophytes, Amazon.

1 Introducción

En el territorio colombiano el río Amazonas posee una corta longitud (116 km) que comparte con Perú [4], lo que corresponde al 7,1 % de la cuenca amazónica [1]. Allí se presentan dos grandes áreas inundables: el sistema de lagos de Yahuaraca y el interfluvio entre los ríos Loretoyacu y Amazonas. Los lagos presentes en las zonas de inundación de la cuenca amazónica, presentan un patrón hidrológico de fluctuación anual, cuya principal fuerza motriz es el pulso de inundación, que es el responsable más importante de la permanencia, productividad e interacción de la mayoría de la biota existente en estos sistemas de ríos con llanura aluvial (12). Estas planicies de inundación son áreas periódicamente inundadas (sistemas híbridos y anfibios) por el aumento del caudal de los ríos y lagos, por la precipitación directa o por aguas subterráneas, resultando un ambiente físico y químico con características especiales y específicas para los cuales la biota responde con adaptaciones morfológicas, anatómicas, fisiológicas, fenológicas o etológicas (7). Estas variaciones ecológicas afectan a todos los organismos acuáticos que allí viven, entre ellos el fitoperifiton asociado a plantas acuáticas [5]. Debido a la magnitud de estos cambios -que funcionan como perturbaciones ambientales- los procesos sucesionales ocurren y en el fitoperifiton es de esperarse una ordenación de especies que va desde las formas pioneras de vida corta y tiempos de generación rápidos (llamadas de bajo perfil; estrategias r), pasando por formas intermedias hasta elementos bióticos tardíos de ciclos de vida más complejos y tiempos de generación más lentos (denominadas de largo perfil y que siguen la estrategia K; 26). En el ambiente acuático estos procesos se proyectan en el espacio, lo que indica que en un gradiente espacial se pueden reconocer las etapas sucesionales. Cada punto del gradiente es una edad y el transecto o el tramo correspondería a una etapa del proceso sucesional completo; esto es común de observar en el litoral de los lagos [16].

En el caso de las algas perifíticas la colonización de un sustrato se produce en función de la combinación de factores bióticos como la competencia por el alimento y herbivoría y por factores abióticos como la temperatura, el flujo de agua, la luz, el espacio y los nutrientes [19]. La fracción algal del perifiton por ser autotrófica ocupa una posición destacada en los ecosistemas acuáticos [14]. La biomasa producida por el perifiton puede ser relacionada en diferentes niveles de energía, tales como acumulación de algas, descomposición (cadena detritívora), herbivoría (cadena de consumidores) y exportación de materia orgánica [13]. De esta forma el perifiton participa en diversos procesos del flujo de energía de la cadena alimenticia. Por último, la calidad alimenticia del perifiton está determinada por la composición de los principales grupos de algas que influyen en la producción secundaria y el flujo de energía de los consumidores [18]. Stevenson [26] sugiere que el perifiton puede ser utilizado para verificar aspectos relacionados con la colonización, sucesión, diversidad y estabilidad de las comunidades, actuando de esta forma como un sistema modelo, pues presenta tiempos cortos de generación, límites relativamente bien definidos, además de ser una de las comunidades espacialmente más compactas.

Demostrar la existencia de diferentes estadios sucesionales de la comunidad fitoperifítica en un gradiente espacial dentro de un mismo macrófito, es el objetivo del presente trabajo. Si se presenta el gradiente en el macrófito ¿cuál es la diferencia en los estadios sucesionales de los vástagos de la raíz de *Paspalum repens* (macrófito más común y constante del Lago Tarapoto y en general de todos los lagos de la Amazonia colombiana)? Se predice que si los vástagos más cercanos al agua son efectivamente más jóvenes y los de más abajo más antiguos, entonces en los más jóvenes se presenta dominancia de especies de bajo perfil y en los más antiguos de las de perfil amplio y mayor complejidad de desarrollo.

2 Área de estudio

El trabajo se realizó en el lago Tarapoto ubicado al sur del Trapecio Amazónico colombiano a 3°47'52" LS y 70°25'04" LW en jurisdicción del Municipio de Puerto Nariño (Departamento del Amazonas, figura 1). La zona de estudio presenta influencia de la ZCIT, que produce un régimen de precipitación monomodal con una temporada seca que va de julio a octubre y una lluviosa el resto del año con picos máximos en diciembre-enero [24], siendo el promedio anual de 3365.1 mm. Los lagos reciben aportes del río Loretoyacu que cambia sus niveles según el modelo indicado, y en algunas ocasiones registra niveles por encima de los valores históricos del propio río Amazonas. Tarapoto es considerado un ecosistema de aguas negras tipo I, aunque en momentos de fuerte efecto del río Amazonas puede presentar aguas blancas.

3 Materiales y Métodos

Para el estudio del fitoperifiton se seleccionó el macrófito llamado en la región gramalote (*Paspalum repens*, Gramineae) clasificado como rizófito de hojas flotantes o *Ephydata* [25] ya que es la planta que se mantiene presente durante todo el año en el sistema. Un único muestreo se realizó en el mes de junio/05 durante el período de aguas bajas del lago en tres estaciones de muestreo (figura 1) coincidentes con sitios de trabajo números 2, 3 y 4 de un proyecto internacional en ecología del plancton (fitoplancton y zooplancton; 15). En cada estación se colectaron tres ejemplares del gramalote seleccionados al azar.

De cada planta se obtuvieron los vástagos sumergidos (segmento de tallo entre nudos); el vástago más próximo a la superficie del agua, fue contado y designado como segmento No. 1, numeración que aumenta con la profundidad. La numeración fue designada teniendo en cuenta el tiempo que cada vástago ha permanecido en el sistema lagunar, así el vástago No. 1 es el de menor tiempo respecto de los demás (Figura 2).

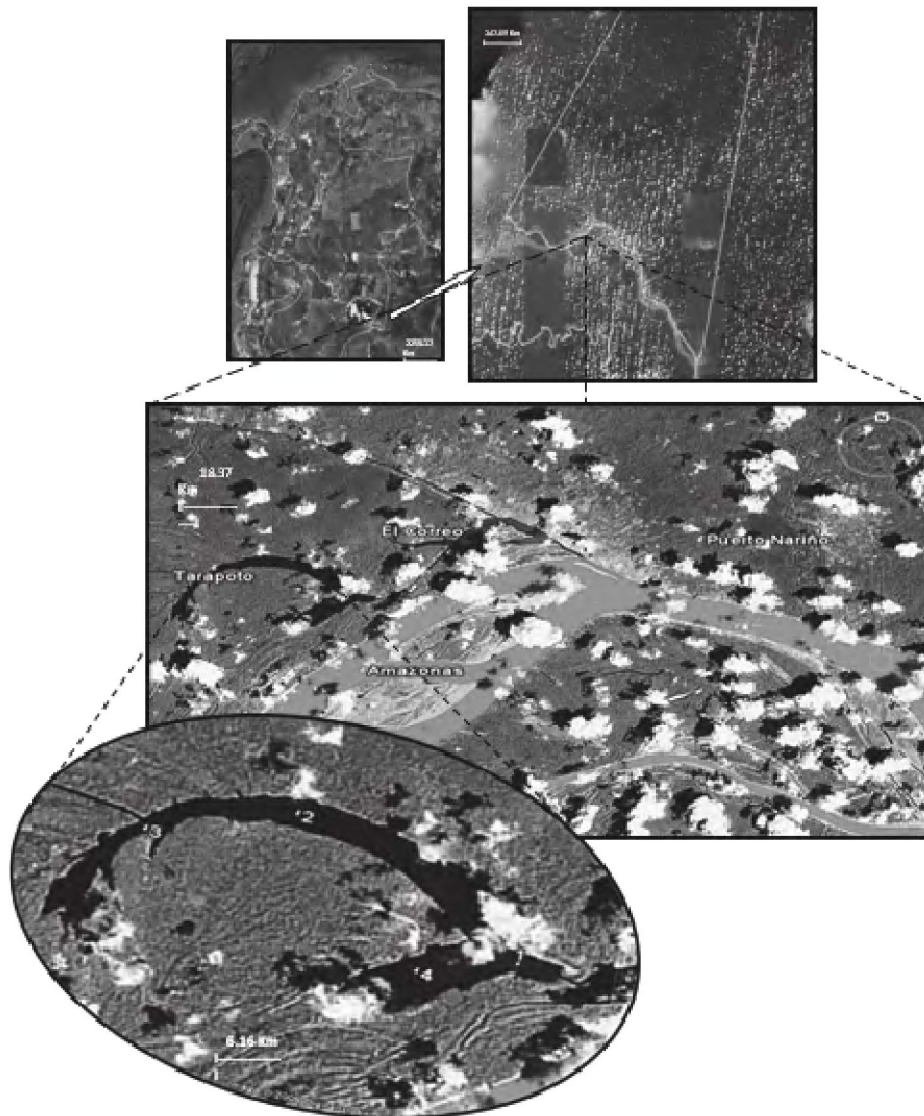


Figura 1. Mapa Satelital del Lago Tarapoto en detalle y ubicación de las estaciones de muestreo (2, 3 y 4; fuente: earth.google.com)

Las plantas seleccionadas fueron cuidadosamente guardadas en bolsas de cierre hermético debidamente rotuladas y refrigeradas hasta el laboratorio. De cada planta se obtuvieron un total entre 8 y 16 vástagos, según el estado de desarrollo del gramalote. Posteriormente, en el laboratorio, estos vástagos fueron limpiados y a cada uno le fue removido el fitoperifiton con pincel, espátula de metal y posterior lavado con 200 ml de agua destilada.

Uno de los macrófitos de cada punto se seleccionó aleatoriamente y sirvió para el estudio del fitoperifiton. Se trabajó con vástagos alternados (intercalados) manteniendo constantes el primero y el último que representan el tiempo en que cada vástago ha estado presente en el sistema lagunar y por tanto ha tenido mayor o menor tiempo para ser colonizado por la comunidad fitoperifítica. Todos los vástagos se lavaron con 200 ml de agua. La muestra obtenida se dividió en dos;

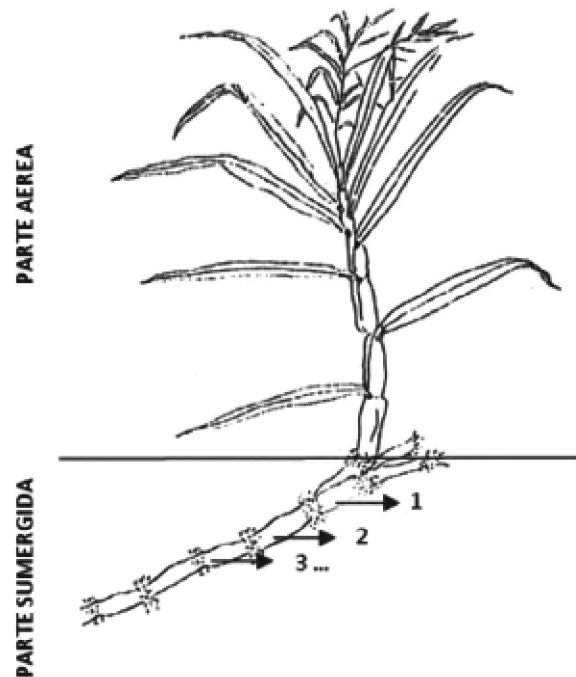


Figura 2. *Paspalum repens*. Detalle de la numeración de los vástagos. Adaptado de Ordóñez (21).

una de ellas se fijó con Transeau para el estudio cualitativo y la otra con lugol para el análisis cuantitativo. Este último se realizó identificando previamente en un microscopio binocular Olympus CH2 con cámara lúcida y cámara de video los organismos presentes y contándolos posteriormente en un microscopio invertido Olympus CK2 para establecer su densidad individual con el uso de cámaras de sedimentación tipo Uthermöhl de 10 ml, bajo el método de observación de campos al azar y número de individuos de la especie más abundante.

En forma paralela, cerca del tapete de macrófitos, se tomaron datos de transparencia (disco de Secchi), oxígeno y temperatura (termistor-oxímetro YSI modelo 55), conductividad (conductímetro YSI 33) y profundidad (ecosonda LCD-Digital Sounder Ecotest Plastimo). Las muestras de agua fueron filtradas en campo (bomba manual con mecanismo de réplica exacta) para el análisis de NO_2^- , NO_3^- , NH_4^+ , PO_4^{3-} , SiO_2 y Carbono, que se realizó con un autoanalizador BRAN + LUEBBE AAIH (Norderstedt, Germany).

Paralelamente, se aplicó un Análisis Discriminante a través del programa SPSS 17.0 en donde se estableció el número del vástago de cada planta como la variable de agrupación, con un rango de 1 a 16, con el fin de establecer si la profundidad, que para este caso corresponde al número del vástago, se segrega significativamente dependiendo de la densidad (individuos por cm^2 - funciones discriminantes), y de esta forma identificar cuáles géneros son los que contribuyen en mayor medida a la separación y a qué tipo de estrategia (menor o amplio alcance) se ajustan.

Para establecer si existen diferencias entre las estaciones escogidas en el sistema estudiado desde el punto de vista de los parámetros físicos y químicos, se realizó un Análisis de Coordenadas Polares usando el programa Sigmaplot 10.0. Como lo exige el análisis, los datos se estandarizaron previamente usando la fórmula sugerida en Guisande et al. (11) Esta estandarización se efectuó con el fin de otorgarle el mismo peso a cada una de las variables para que puedan ser comparables.

4 Resultados y discusión

4.1 Condiciones Hidrológicas

Los datos del análisis hidrológico se basaron en registros realizados para el río Loretoyacu (Estación Fundación Omacha en la ciudad de Puerto Nariño) durante el año 2005, ya que las modificaciones hidrológicas que se presentan en el Lago Tarapoto dependen de la influencia directa que ejerce este sistema. En la figura 3 se presentan los registros diarios del nivel de las aguas para este año, En ella se puede ver que en el mes de julio (cuando se efectuaron los muestreos) se presentaron niveles bajos. Se observa además que la época seca se presentó entre junio - octubre. Este comportamiento responde a los planteamientos expuestos por Rangel & Luengas [24] para la región sur de la Amazonia colombiana. Es importante mencionar que este lago mantiene más estable sus condiciones limnológicas por su mayor profundidad y por estar más alejado del río Loretoyacu que primero afecta al lago El Correo (Figura 1).

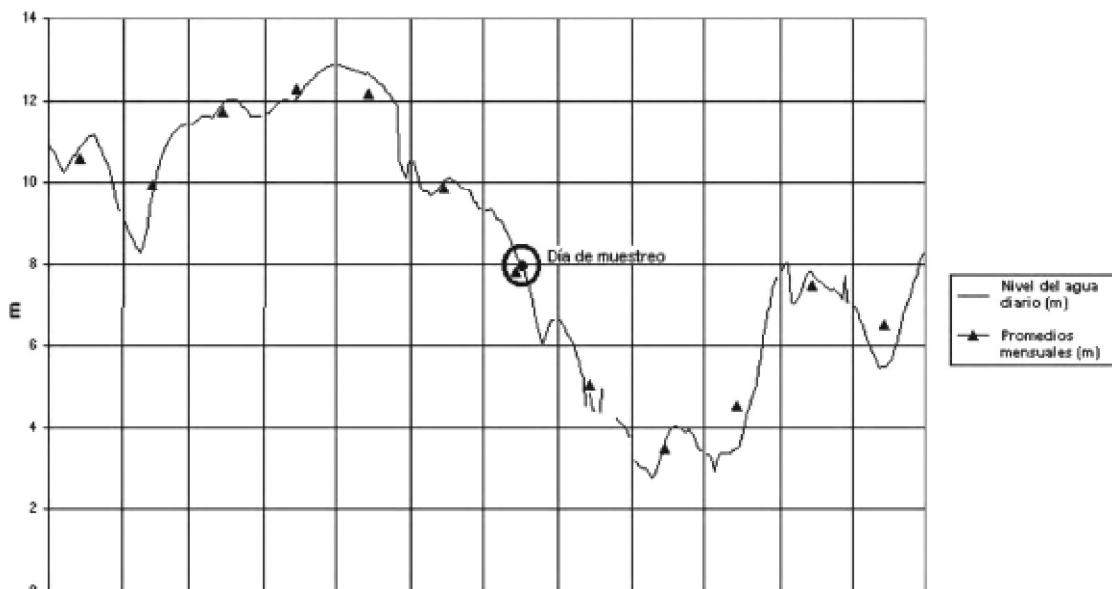


Figura 3. Datos diarios y promedios mensuales del nivel del agua del río Loretoyacu para el año de 2005 (Fuente Fundación OMACHA)

4.2 Variables físicas y químicas del agua

En la tabla 1 se registran los valores absolutos de los parámetros medidos durante el estudio. Los valores de porcentaje de saturación del oxígeno oscilaron entre 51 y 60.7% lo que los ubicó dentro del rango normal propuesto por Furch & Junk [8] que estiman como valores normales un rango entre 52 y 73% de saturación. En el período de aguas bajas, se supone una menor concentración de materia orgánica sedimentada, lo que favorece el mantenimiento de altos niveles de OD. La concentración media de OD en la superficie fue alta (4.4 mg.l^{-1} , Tabla 1), valor atribuido en otros lagos amazónicos al efecto del viento y la producción fotosintética. Para el Lago Tarapoto, Amaya [2] resalta el papel del fitoplancton y el del viento como proveedores de OD al sistema.

El Análisis de Coordenadas Polares permitió observar las estaciones de muestreo con composición semejante considerando los parámetros considerados. En él se tomaron en cuenta 12 variables físicas y químicas (Tabla 1 y Figura 4). Cada punto de muestreo ocupa una posición en el plano en función de estas variables, lo cual permite inferir que las estaciones de muestreo no presentan diferencias significativas en cuanto a las variables tomadas para este análisis. Estudios más profundos de esta comunidad podrían realizarse con un muestreo en otros puntos del sistema lagunar.

Los valores de disco Secchi promedio que fueron de 0.94 m (Tabla 1), superan los reportados por Amaya [2] para igual período en el mismo sistema. En comparación con el otro gran sistema de lagos presente en la Amazonia colombiana, el Lago Yahuaraca, Marín [17] atribuye los altos valores de transparencia del Lago Tarapoto, por la mayor profundidad, un menor influjo del Río Amazonas y a la baja carga de sedimentos del Río Loretoyacu, con respecto a la del Amazonas.

| Estación Muestreo | Profun. Total (m) | DS* (cm) | T °C | Conductividad ($\mu\text{S. cm}^{-1}$) | pH | % Saturación | O.D (mg.l^{-1}) | NO ₂ ($\mu\text{M.l}^{-1}$) | NO ₃ ($\mu\text{M.l}^{-1}$) | NH ₄ ($\mu\text{M.l}^{-1}$) | PO ₄ ($\mu\text{M.l}^{-1}$) | SiO ₂ ($\mu\text{M.l}^{-1}$) | Carbono (mg/l) |
|-------------------|-------------------|----------|--------|--|-------|--------------|----------------------------|--|--|--|--|---|----------------|
| 2 | 9 | 0,76 | 29,300 | 1194,000 | 7,570 | 51,000 | 4,610 | 0,080 | 0,421 | 2,261 | 0,450 | 230,459 | 6,815 |
| | | 1,52 | 28,900 | 1298,000 | 7,350 | 56,320 | 4,310 | 0,108 | 0,380 | 2,098 | 0,528 | 214,932 | ** |
| 3 | 1,3 | 0,88 | 27,600 | 1208,000 | 7,650 | 60,700 | 3,810 | 0,138 | 0,378 | 3,882 | 0,376 | 216,066 | ** |
| | | 1,76 | 27,100 | 1174,000 | 7,780 | 61,000 | 3,760 | 0,223 | 0,489 | 4,689 | 0,416 | 235,059 | 6,723 |
| 4 | 4,6 | 1,20 | 29,100 | 1318,000 | 7,770 | 54,400 | 4,810 | 0,120 | 0,537 | 2,966 | 0,392 | 231,097 | 5,979 |
| | | 2,40 | 28,700 | 1401,000 | 7,520 | 57,760 | 4,340 | 0,187 | 0,367 | 5,743 | 0,465 | 207,915 | 6,448 |

Tabla 1. Valores absolutos de las variables físicas y químicas de cada estación de muestreo para el lago Tarapoto

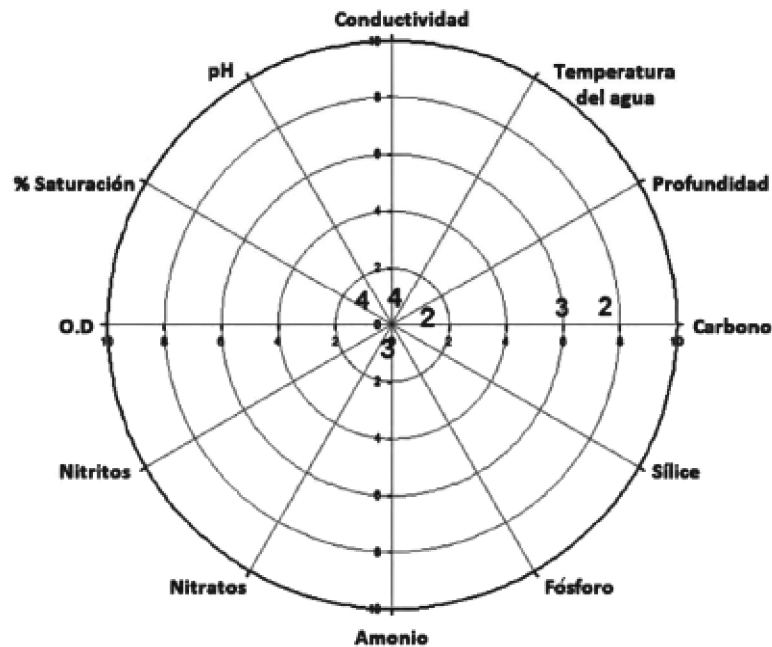


Figura 4. Análisis polar para los valores estandarizados de los datos físicos y químicos de las estaciones de muestreo.

Puesto que el Lago Tarapoto sólo se conecta con el Río Amazonas, cuando este alcanza picos máximos, su influencia no es constante sobre este sistema. El aumento de la conductividad en aguas bajas se debe a la descomposición del material vegetal, especialmente de macrófitos que aportan nutrientes al agua, producto de las altas temperaturas presentes en la temporada seca lo que posibilita el incremento en el metabolismo de los organismos y con ellos su poder degradador.

En general para los ambientes acuáticos amazónicos se presentan aguas extremadamente bajas en concentraciones de electrolitos, incluso inferiores a los promedios mundiales [7-8]. Las bajas concentraciones de nutrientes podrían implicar un rápido reciclamiento de los nutrientes y minerales [23]. Para las tres estaciones los valores de nitratos no presentaron variaciones importantes (Tabla 1); los bajos promedios de este nutriente pueden ser analizados desde el consumo que realiza la comunidad fitoplanctónica en el sistema que en general tiene un buen desarrollo [15].

Sin embargo, comparando los registros de este nutriente para varias investigaciones durante los diferentes períodos hidrológicos, los valores tienden a ser más altos durante la época de aguas bajas, puesto que las altas temperaturas características de este periodo hidrológico, contribuyen en un incremento de la actividad metabólica de los organismos aumentando de esta forma la capacidad de degradación, lo que genera una alta tasa de degradación de los tapetes de macrófitos y del bosque inundable liberando mayores concentraciones de nutrientes al sistema [8].

En general, aunque el nitrógeno total presentó valores más altos que el fósforo, según la relación N:P, este elemento sería para el lago el nutriente limitante para este periodo hidrológico, comportamiento opuesto al reportado por Amaya [2]. En el estudio de Guisande [10] se comenta la presencia de *Utricularia foliosa* en este lago, la cual desarrolla trampas de captura para compensar los bajos niveles de nitrógeno en el agua [11]. Para Esteves los nitritos presentan una relación inversamente proporcional con el oxígeno. En cuanto al amonio, presentó poca variación para las diferentes estaciones, pero registró valores más altos respecto al nitrito y al nitrato; comportamiento similar al comentado por Amaya [2], y Castillo [3] en Tarapoto y por Ordóñez [21] en los lagos de Yahuaraca.

5 Fitoperifiton

Se encontró representación de las clases Cyanophyceae (Cyanobacteria), Euglenophyceae, Chlorophyceae, Zygothryxophyceae, Bacillariophyceae y Chrysophyceae. En total se registraron 100 morfoespecies pertenecientes a 38 géneros. Bacillariophyceae tuvo la mayor riqueza con 50 morfoespecies distribuidas en 17 géneros; seguida de Cyanophyceae y Chlorophyceae con 7 y 6 géneros, respectivamente. Todos los grupos, excepto Chrysophyceae, estuvieron presentes en las tres estaciones de muestreo. La clasificación de los géneros reportados para el estudio en cuanto a la forma de vida, se realizó en formas epífitas (aquellos que han sido registrados en la literatura como verdaderamente bentónicos o epífitos) y ticoepífitos (los que están adheridos ocasionalmente en el sustrato y provienen de especímenes de vida libre o del fitoplancton (Tabla 2).

En la estructura de la comunidad, la sucesión-espacial que se presentó sobre los vástagos del macrófito mostró cambios sobre el gradiente vertical, que responden a los diferentes momentos del desarrollo del gramalote, pues como ya se mencionó, la comunidad obtenida durante el estudio, respondió a dos tipos de desarrollo: uno inicial, en dos dimensiones, y otro posterior en tres dimensiones [2]. Para las diferentes estaciones de muestreo, el primer vástago (más superficial y de menor tiempo de contacto con el agua) siempre registró géneros algales correspondientes a la primera fase, entre ellos *Actinella*, *Melosira*, *Navicula* y *Nitzschia* consideradas diatomeas oportunistas pioneras de bajo perfil. Los géneros de esta fase se continuaron presentando durante las diferentes etapas de desarrollo del gramalote (Tabla 2) y aunque en algunos vástagos superaron en riqueza de géneros de la fase tridimensional, sus abundancias fueron inferiores. En general para las tres estaciones se presenta una respuesta semejante en el gradiente vertical: baja densidad para los vástagos cercanos a la superficie (1,2 y 3), rápido incremento hacia los intermedios (4 a 7) y disminución hacia los vástagos finales (10 a 14; Figura 5).

Para el análisis las principales funciones discriminantes canónicas (*Oedogonium* sp1 y *Eunotia* sp1; Figura 4) evidenciaron una buena diferenciación para cada vástago. De esta forma se confirma la hipótesis de que el grado de sucesión que se presenta en la comunidad fitoperifítica, depende entre otras variables del estado de crecimiento, tiempo de permanencia y profundidad en el que se encuentren los vástagos dentro del sistema acuático. Al observar la figura se demuestra una separación de los datos y agrupación en los puntos centroides lo cual es explicado porque el análisis asignó el 100% de los casos para cada grupo.

En E2, la mayor abundancia para los géneros bidimensionales la presenta el vástago 7, con 3563,31 ind.cm⁻²; en total para esta estación se encontraron 20 géneros con una abundancia total de 9261,71 ind.cm⁻². En contraste, el vástago 9 reportó la mayor densidad para los géneros tridimensionales, con 13723,40 y una abundancia total de 44706,53 ind.cm⁻², es decir presenta un aumento de 12,54 veces. En E3, *Navicula* y *Anabaena* son los géneros bidimensionales representativos, y continúa la tridimensionalidad superando las densidades totales, con 214824,2 ind. cm⁻², equivalente a un aumento de 7.84 veces sobre la densidad total bidimensional. En E4, *Anabaena*, *Fragilaria* y *Navicula* son los géneros dominantes en la fase bidimensional, y *Oedogonium*, *Scenedesmus*, *Gomphonema* y *Eunotia* los de la fase tridimensional, superando esta última fase 6.4 veces la densidad de la fase bidimensional.

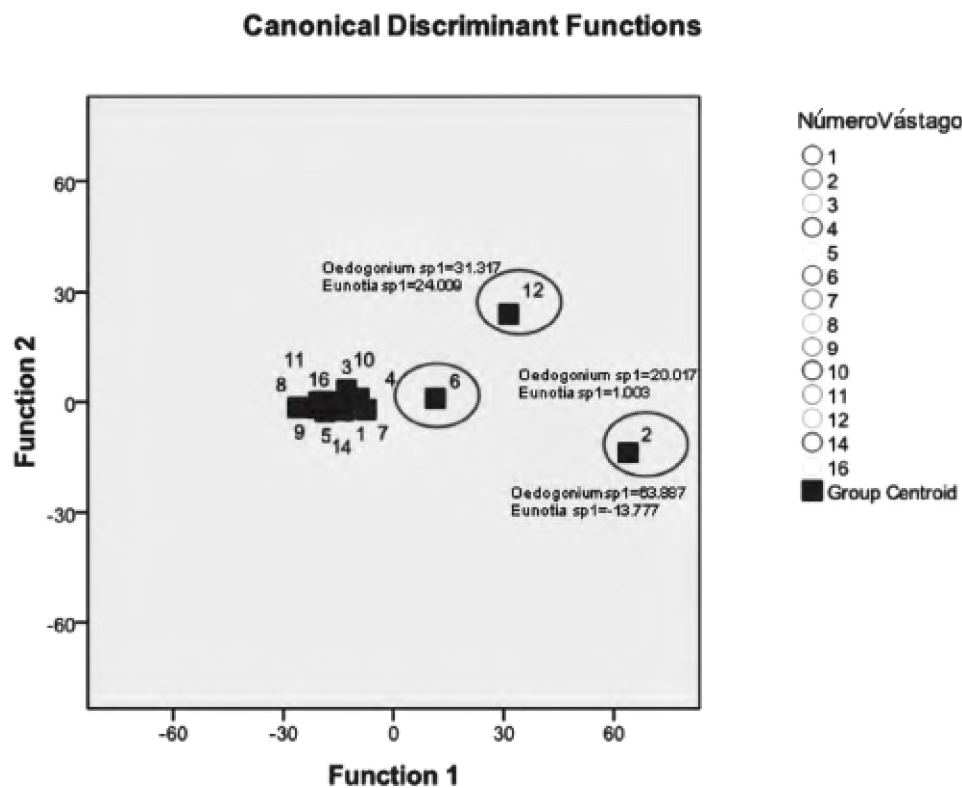


Figura 5. Análisis discriminante

| Género | Forma de Vida | Tipo de Organismo | Estación 2 | | | | | | | | | | Estación 3 | | | | | | | | | | Estación 4 | | | |
|--------------------------|---------------|-------------------|--|--------|--------|--------|--------|--|--------|--------|--------|--------|--|--------|--------|--------|--|--------|--------|--------|--------|--------|------------|--|--|--|
| | | | Número de individuos por cm ² | | | | | Número de individuos por cm ³ | | | | | Número de individuos por cm ² | | | | Número de individuos por cm ³ | | | | | | | | | |
| | | | V1 | V3 | V5 | V7 | V9 | V11 | V12 | V1 | V2 | V4 | V6 | V6 | V6 | V10 | V12 | V14 | V16 | V1 | V3 | V5 | V7 | | | |
| Cyanophyceae | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Anabaena</i> | Ticocéfala | Bidimensional | 236,71 | 538,6 | 759,47 | 1956,3 | 957,45 | 364,56 | 34,093 | 1187,2 | 986,31 | 1455,2 | 415,22 | 480,43 | 1235,5 | 1305,7 | 1791,2 | 198,47 | 201,59 | 529,65 | 892,64 | 245,85 | | | | |
| <i>Gloeocephala</i> | Epífita | Bidimensional | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 22,891 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | | | |
| <i>Gloeocephala</i> | Ticocéfala | Bidimensional | 72,041 | 53,86 | 175,44 | 436,68 | 127,66 | 17,361 | 21,308 | 273,97 | 1217,7 | 522,38 | 69,204 | 0 | 193,05 | 63,694 | 0 | 0 | 116,71 | 19,987 | 193 | 58,537 | | | | |
| <i>Haplospira</i> | Ticocéfala | Tridimensional | 72,041 | 230,83 | 228,07 | 122,27 | 25,532 | 95,486 | 29,832 | 205,48 | 110,7 | 223,88 | 0 | 0 | 193,05 | 63,694 | 550,24 | 99,235 | 0 | 119,92 | 0 | 93,659 | | | | |
| <i>Lynghya</i> | Epífita | Bidimensional | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 182,65 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | | | |
| <i>Noctoc</i> | Epífita | Bidimensional | 118,35 | 323,16 | 947,37 | 366,81 | 127,66 | 260,42 | 93,757 | 45,662 | 0 | 485,07 | 0 | 195,73 | 115,93 | 31,847 | 81,951 | 347,32 | 10,61 | 29,98 | 24,125 | 0 | | | | |
| <i>Oscillatoria</i> | Ticocéfala | Bidimensional | 20,583 | 7,6943 | 17,544 | 104,8 | 38,298 | 52,093 | 29,832 | 22,891 | 830,26 | 0 | 0 | 124,56 | 0 | 159,24 | 11,707 | 0 | 31,93 | 9,9933 | 0 | 81,951 | | | | |
| Euglenophyceae | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Euglena</i> | Ticocéfala | Bidimensional | 5,1458 | 30,777 | 0 | 0 | 25,532 | 8,6806 | 0 | 45,662 | 0 | 223,88 | 34,602 | 0 | 39,61 | 31,847 | 11,707 | 0 | 0 | 19,987 | 0 | 11,707 | | | | |
| <i>Trachelomonas</i> | Ticocéfala | Bidimensional | 20,583 | 0 | 61,404 | 17,467 | 0 | 17,361 | 0 | 0 | 0 | 261,19 | 34,602 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 19,987 | 0 | 0 | | | | |
| Chlorophyceae | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Eudonia</i> | Ticocéfala | Bidimensional | 10,292 | 0 | 0 | 0 | 0 | 8,6806 | 4,2617 | 22,891 | 0 | 74,627 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 24,909 | 10,61 | 0 | 48,251 | 0 | | | | |
| <i>Microspora</i> | Epífita | Tridimensional | 72,041 | 69,249 | 52,632 | 87,336 | 0 | 0 | 0 | 342,47 | 1217,7 | 335,82 | 0 | 0 | 159,24 | 0 | 0 | 127,32 | 69,953 | 0 | 11,707 | 0 | | | | |
| <i>Cedogonium</i> | Epífita | Tridimensional | 957,12 | 877,15 | 701,75 | 873,36 | 778,72 | 1093,8 | 536,97 | 1895 | 1715,9 | 5000 | 4083 | 1459,1 | 3166 | 1974,5 | 983,41 | 1525,7 | 297,08 | 619,59 | 1133,9 | 679,02 | | | | |
| <i>Pediastrum</i> | Ticocéfala | Bidimensional | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 39,61 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | | | |
| <i>Scolecocismus</i> | Ticocéfala | Tridimensional | 0 | 0 | 0 | 17,467 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 74,627 | 103,81 | 0 | 39,61 | 0 | 0 | 0 | 21,22 | 0 | 0 | 58,537 | | | | |
| <i>Tetradion</i> | Ticocéfala | Bidimensional | 0 | 0 | 8,7719 | 34,934 | 12,766 | 8,6806 | 0 | 0 | 166,05 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 48,251 | | | | |
| Zygothryxaceae | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Closterium</i> | Epífita | Bidimensional | 20,583 | 38,471 | 0 | 0 | 38,298 | 26,042 | 0 | 22,891 | 0 | 0 | 69,204 | 17,794 | 77,22 | 222,93 | 0 | 37,213 | 21,22 | 49,967 | 0 | 23,415 | | | | |
| <i>Coenidium</i> | Ticocéfala | Bidimensional | 20,583 | 0 | 87,336 | 25,532 | 0 | 0 | 8,6233 | 81,324 | 276,75 | 37,313 | 138,41 | 17,794 | 54,054 | 0 | 0 | 304,39 | 359,73 | 0 | 81,951 | 0 | | | | |
| <i>Gonatozygon</i> | Epífita | Bidimensional | 0 | 7,6943 | 8,7719 | 34,934 | 38,298 | 260,42 | 38,355 | 136,99 | 166,05 | 74,627 | 242,21 | 53,381 | 115,83 | 191,08 | 11,707 | 12,404 | 0 | 0 | 0 | 0 | | | | |
| <i>Mougeotia</i> | Epífita | Tridimensional | 36,021 | 46,166 | 149,12 | 524,02 | 102,12 | 69,444 | 17,047 | 273,97 | 0 | 261,19 | 588,24 | 0 | 264,78 | 23,415 | 0 | 0 | 10,61 | 0 | 0 | 0 | | | | |
| <i>Staurastrum</i> | Ticocéfala | Bidimensional | 0 | 0 | 8,7719 | 17,467 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 103,81 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 9,9933 | 0 | 0 | | | | |
| Bacillariophyceae | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Actinella</i> | Ticocéfala | Bidimensional | 5,1458 | 38,471 | 17,544 | 0 | 38,298 | 8,6806 | 0 | 22,891 | 0 | 74,627 | 173,01 | 88,868 | 0 | 0 | 11,707 | 0 | 31,83 | 0 | 120,63 | 11,707 | | | | |
| <i>Asterionella</i> | Epífita | Tridimensional | 51,458 | 315,47 | 201,75 | 296,94 | 1531,9 | 451,33 | 38,355 | 730,59 | 986,31 | 447,76 | 3944,6 | 1850,5 | 3861 | 4267,5 | 304,39 | 359,73 | 0 | 219,85 | 0 | 81,951 | | | | |
| <i>Cyclotella</i> | Epífita | Bidimensional | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 37,313 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 23,415 | | | | |
| <i>Cymbella</i> | Epífita | Tridimensional | 164,67 | 654,01 | 184,21 | 366,81 | 344,68 | 269,1 | 208,82 | 776,26 | 498,15 | 597,01 | 103,81 | 71,174 | 231,66 | 573,25 | 234,15 | 74,426 | 285,25 | 369,75 | 506,63 | 128,78 | | | | |
| <i>Desmouzonium</i> | Epífita | Tridimensional | 41,166 | 707,87 | 228,07 | 366,81 | 382,98 | 86,806 | 25,57 | 410,96 | 166,05 | 970,15 | 346,02 | 284,7 | 1428,6 | 509,55 | 175,61 | 111,64 | 31,83 | 199,87 | 120,63 | 0 | | | | |
| <i>Diatoma</i> | Epífita | Bidimensional | 15,437 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4,2617 | 81,324 | 0 | 111,94 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | | | |
| <i>Eryogonema</i> | Epífita | Tridimensional | 61,75 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 46,829 | 0 | 148,54 | 0 | 0 | 0 | | | | |
| <i>Eunotia</i> | Epífita | Tridimensional | 138,94 | 815,59 | 578,95 | 611,35 | 7263,8 | 2195,4 | 477,31 | 23151 | 21642 | 24142 | 30450 | 4092,5 | 10154 | 8121 | 1135,6 | 593,01 | 700,27 | 1678,9 | 5138,7 | 1896,6 | | | | |
| <i>Frugilaria</i> | Epífita | Bidimensional | 0 | 0 | 61,404 | 296,94 | 0 | 209,33 | 21,308 | 296,8 | 55,351 | 223,88 | 899,65 | 604,98 | 540,54 | 382,17 | 0 | 74,426 | 31,83 | 19,987 | 337,76 | 46,829 | | | | |
| <i>Frustula</i> | Epífita | Tridimensional | 10,292 | 223,13 | 157,89 | 174,67 | 204,26 | 138,88 | 51,14 | 273,97 | 166,05 | 149,25 | 346,02 | 106,76 | 386,1 | 63,694 | 70,244 | 37,213 | 53,05 | 119,92 | 0 | 58,537 | | | | |
| <i>Gomphonema</i> | Epífita | Tridimensional | 324,19 | 1569,6 | 1201,8 | 2462,9 | 1468,1 | 1093,8 | 255,7 | 981,74 | 1051,7 | 895,52 | 1730,1 | 1263,3 | 3050,2 | 1719,7 | 480 | 322,51 | 1252 | 729,51 | 3256,9 | 1416,6 | | | | |
| <i>Melosira</i> | Ticocéfala | Bidimensional | 20,583 | 23,083 | 26,316 | 17,467 | 25,532 | 8,6806 | 0 | 55,351 | 186,57 | 69,204 | 88,968 | 77,22 | 95,541 | 0 | 0 | 63,66 | 9,9933 | 48,251 | 23,415 | 0 | | | | |
| <i>Navicula</i> | Epífita | Bidimensional | 5,1458 | 7,6943 | 0 | 0 | 17,467 | 0 | 0 | 22,891 | 0 | 0 | 2145,3 | 622,78 | 1031,1 | 1146,5 | 0 | 0 | 137,93 | 0 | 117,07 | 0 | | | | |
| <i>Nitzschia</i> | Epífita | Bidimensional | 0 | 0 | 0 | 0 | 344,68 | 130,21 | 25,57 | 55,351 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | | | |
| <i>Phinulella</i> | Epífita | Tridimensional | 174,96 | 477,05 | 324,56 | 506,55 | 778,72 | 217,01 | 55,402 | 479,45 | 332,1 | 597,01 | 553,63 | 106,76 | 309,88 | 254,78 | 163,9 | 86,531 | 42,44 | 199,87 | 796,14 | 35,122 | | | | |
| <i>Surirella</i> | Epífita | Tridimensional | 0 | 23,083 | 0 | 0 | 63,83 | 0 | 0 | 22,891 | 0 | 373,13 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 49,967 | 0 | 0 | | | | |
| <i>Synedra</i> | Epífita | Bidimensional | 25,729 | 61,554 | 61,404 | 87,336 | 25,532 | 60,764 | 12,785 | 182,65 | 0 | 111,94 | 0 | 0 | 0 | 31,847 | 0 | 12,404 | 0 | 9,9933 | 0 | 0 | | | | |
| Chrysophyceae | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Mallomonas</i> | Ticocéfala | Bidimensional | 0 | 0 | 0 | 52,402 | 0 | 8,6806 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10,61 | 0 | 0 | 11,707 | | | | |
| TOTAL | | | 2701,5 | 7140,3 | 6193 | 9938,9 | 14770 | 7100,7 | 1990,2 | 32182 | 31716 | 37948 | 46644 | 11530 | 26873 | 21624 | 6087,8 | 3907,4 | 3643,9 | 5126,6 | 12714 | 5186,3 | | | | |

Tabla 2. Forma de vida y tipo de organismo para cada género de la comunidad fitoperifítica encontrada en cada estación. V1, V2, V3... Número de vástagos del macrofito por sitio de muestreo.

En general, las diatomeas, tanto de bajo como de largo perfil son los organismos más representativos dentro de la comunidad fitoperifítica; el constante desarrollo y establecimiento de estas algas favorece el crecimiento del perifiton sobre diferentes tipos de sustrato. Las diatomeas oportunistas como *Navicula*, presente durante el estudio en todas las estaciones desde el primer vástago, continúan incrementando su densidad luego de su fijación pasando de 5.14 a 2145.32 ind.cm⁻² (Tabla 2).

Este comportamiento ecológico ha sido evidenciado en numerosas investigaciones y se debe, entre otros factores, a su considerable plasticidad fisiológica debido a la secreción y acumulación de mucílago que se convierte en una ayuda ante el estrés ambiental y a su capacidad de resistencia a la remoción producida por la inundación [22]. Son colonizadoras rápidas y eficientes, siendo capaces de ocupar los sustratos naturales y artificiales en espacio de un día a varias semanas. Durante el estudio se encontraron varios taxones de *Synedra*, *Cymbella* y *Gomphonema*, que según Margalef [16] presentan formas de cordones o almohadillas como estrategia de adherencia. En otras diatomeas como *Navicula*, la secreción inmoviliza los rafeos y mantienen el alga pegada al sustrato, lo que convierte a *Navicula* en un género de la fase bidimensional. Para el estudio, este género se encontró, con mayor abundancia en los vástagos intermedios y ausente en los últimos de las tres estaciones. De las diatomeas, *Eunotia* fue uno de los géneros con mayor abundancia para el estudio. Según Gantiva [9], los integrantes de este género tienen la facilidad de colonizar los ambientes por su rápido crecimiento, desarrollándose en parches y aumentando progresivamente su densidad, hecho que se evidenció a lo largo del desarrollo de los macrófitos.

Luego de las diatomeas y de manera similar a lo reportado por Ordóñez [21], las clorofíceas proceden a las cianofíceas en términos de abundancia, aunque estas últimas presentaron mayor riqueza. Estas clases algales desarrollan filamentos sencillos, ramificados y células especiales para la fijación; la extensión de este filamento ayuda a que el organismo utilice otros volúmenes de agua (tridimensional) conservando siempre la relación superficie/volumen [16]. De estas dos clases, *Hapalosiphon*, *Oedogonium*, *Scenedesmus* y *Mougeotia* fueron los géneros de la fase tridimensional con mayor abundancia.

Euglenophyceae y Crysophyceae presentaron una abundancia baja y su presencia para la segunda estación fue pobre y esporádica sobre los vástagos. Este comportamiento se debe a que los géneros reportados son más planctónicos, por lo que su presencia en el bentos es considerada accidental. Según Moura [20], la presencia de estas algas es explicable si se tiene en cuenta que son organismos nutricionalmente oportunistas que se desarrollan bien bajo condiciones de baja intensidad lumínica. De igual forma las crisofíceas, después de un incremento

poblacional, pueden presentar etapas de rápido declive, como se observa durante las etapas de desarrollo del macrófito. Según Borchardt [20] la luz y la temperatura juegan un papel fundamental en la cinética de los nutrientes en esta comunidad.

Para el estudio, las diferencias entre estaciones de muestreo están relacionadas con el estado fisiológico del macrófito, con la transparencia y la frecuencia e intensidad de disturbios que puedan afectar el establecimiento de la comunidad perifítica. Aunque las estaciones no presentaron grandes diferencias (Figura 3) la densidad de la comunidad sí varió significativamente a lo largo del desarrollo del macrófito, como se evidenció en los vástagos del tercer punto de muestreo. A medida que aumenta la profundidad, la luz es atenuada en la columna de agua por los diferentes compuestos y organismos (fitoplancton) que la pueden reflejar, absorber y/o difractar [16]. De igual forma el levantamiento de la comunidad con estructura tridimensional puede generar un efecto de sombra sobre los organismos inferiores. Los disturbios que no son demasiados frecuentes y continuos generan un cambio continuo en las poblaciones, disminuyendo así las posibles interacciones dependientes de la densidad, como es la competencia interespecífica y favoreciendo la coexistencia de las especies, pudiendo incrementar, por tanto, la densidad.

6 Conclusiones

¿Cuál es la diferencia en los estadios sucesionales de la comunidad fitoperifítica de los vástagos de la raíz de *Paspalum repens* (macrófito más común y constante del Lago Tarapoto y en general de todos los lagos de la Amazonia colombiana)? Se predice que si los vástagos más cercanos al agua son efectivamente más jóvenes y los de más abajo más antiguos, entonces en los más jóvenes se presenta dominancia de especies de bajo perfil y en los más antiguos de las de perfil amplio y mayor complejidad de desarrollo.

En esta investigación, las variaciones más evidentes se presentan en la distribución de las abundancias de la comunidad durante el desarrollo del gramalote. Los géneros con especies de mayor amplitud estuvieron representados por *Eunotia*, *Gomphonema* y *Oedogonium* los cuales presentaron las abundancias más altas para los vástagos intermedios en cada una de las estaciones de muestreo. *Nostoc*, *Gonatozygon* y *Anabaena* fueron los géneros más representativos dentro de las especies con menor amplitud, mostrando el mismo comportamiento de las de largo perfil en términos de abundancia. La presencia y abundancia de géneros de mayor y menor amplitud, así como de epifitos y ticoepifitos, en los vástagos observados, permite concluir que la comunidad fitoperifítica sobre el sustrato natural de *Paspalum repens* responde a un gradiente de crecimiento, en donde en los vástagos iniciales se pueden encontrar bajas densidades con mayor presencia

de organismos de menor amplitud, comportamiento opuesto al observado en los vástagos intermedios en donde las abundancias y las formas de vida de mayor amplitud aumentan sus densidades y disminuyen hacia los vástagos finales. Lo anterior, permite corroborar la predicción propuesta.

Finalmente, podemos concluir que, en términos generales, la comunidad fitoperifítica no mostró variaciones importantes entre los estaciones de muestreo, tal vez porque la estructura se encuentra más dependiente de los cambios generados durante los periodos hidrológicos.

Agradecimientos

A las universidades Nacional de Colombia, Sede Amazonia y Pedagógica Nacional por el préstamo de los equipos de laboratorio, instalaciones y apoyo en trabajo de campo. Al Dr. Castor Guisande, de la Universidad de Vigo (España), quien colaboró con el análisis químico de las muestras.

Referencias bibliográficas

- [1] Agudelo, C., Salinas, Y. 2000. Bagres de la Amazonia colombiana: un recurso sin fronteras. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI.
- [2] Amaya, K. 1999. Composición y Estructura del Fitoperifiton en el Lago Tarapoto (Amazonia Colombiana), Durante dos periodos hidrológicos. Tesis de Biología. Universidad Nacional de Colombia – Sede Bogotá.
- [3] Castillo, C, T. 2000. Productividad y Biomasa Fitoperifítica en los Lagos Yahuaraca y Tarapoto (Amazonas-Colombia). Tesis MSc. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- [4] Duque, S. R. 1993. Inventario, caracterización y lineamientos para la conservación de los humedales en el Departamento del Amazonas. Universidad Nacional de Colombia – INDERENA. Leticia.
- [5] Engle, D. L., Melack J, M. 1993. Consequenses of riverine flooding for seston and the periphyton of floating meadows in an Amazon floodplain lake. *Limnol. Oceanogr.* 38(7): 1500-1520.
- [6] Furch, K., W. J. Junk. 1997. Physicochemical conditions in floodplains. In: *The Central Amazon Floodplain* W. J. Junk. Springer Germany. pp: 69-108.
- [7] Furch, K., W. J. Junk. 1982. Seasonal nutrient dynamics in a Amazonian floodplain lake. *Arch. Hydrobiol.* 128 (3): 227-285.
- [8] Furch, K. & H, Klinge. 1978. Towards regional characterization of the biogeochemistry of alkali and alkalili-earth metals in northern South America. *En Acta Cient. Venezolana* 29: 434-444.
- [9] Gantiva, J. 2000. Composición y estructura del fitoperifiton en el Lago Yahuaraca (Amazonía Colombiana) durante dos periodos hidrológicos. Tesis Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

- [10] Guisande, C. Andrade, C., Granado-Lorencio, C., Duque, S. R., & Núñez-Avellaneda, M. 2000. Effects of zooplankton and conductivity on tropical *Utricularia foliosa* investment in carnivory. *Aquatic Ecology* 34(2): 137-142.
- [11] Guisande C., C. Granado-Lorencio, C. Andrade-Sossa & S. R. Duque. 2007. Bladderworts. *Functional Plant Science and Biotechnology* 1 (1): 58-68.
- [12] Junk. W. J & K. M. Wantzen. 2003. The flood pulse concept: new aspects, approaches and applications - an update. pp: 117-140.
- [13] Lamberti G.A. 1996. The role of periphyton in benthic food webs. In: Stevenson RJ, Bothwell ML, Lowe RL (orgs.), *Algal ecology: Freshwater benthic ecosystems*. Academic Press, San Diego
- [14] Lowe R. L, PAN Y. 1996. Benthic algal communities as biological monitors. In: Stevenson RJ, Bothwell ML, Lowe RL (Ed.). *Algal ecology: freshwater benthic ecosystems*.
- [15] Marciales L. J. 2006. Ecología funcional del fitoplancton en dos lagos de la ribera colombiana del Río Amazonas (Tarapoto y El Correo). Tesis Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá.
- [16] Margalef, R. 1983. *Limnología*. Ed. Omega. S.A. Barcelona. España.
- [17] Marín S. Y. 2000. Productividad primaria de la comunidad fitoplanctónica en el lago Tarapoto (Amazonía colombiana), durante dos períodos hidrológicos. Tesis Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia – Sede Bogotá.
- [18] Moresco, C. 2006. Estrutura da comunidade de algas perifíticas, com destaque para Cianobacterias, em reservatórios Paranaenses. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes. Universidad Estadual de Maringá.
- [19] Moschini-Carlos, V; Henry, R; Pompêo, M. L. M. 2000. Seasonal variation of biomass and productivity of the periphytic community on artificial substrata in the Jurumirim Reservoir (São Paulo, Brazil). *Hydrobiologia*, Dordrecht, Vol. 434
- [20] Moura. A. Do N. 1997. Estructura e produção primaria da comunidade perifítica durante o proceso de colonização em sustrato artificial no lago das Ninfeias, Sao Paulo, SP. Análise comparativa entre períodos Chuvoso e seco. Tese Doutorado Universidad Estadual Paulista. Brasil.
- [21] Ordóñez. J. 2002. Estructura de la comunidad de algas epifíticas en dos macrófitos (*Paspalum repens* y *Polygonum densiflorum*) en los lagos de Yahuaraca (Amazonas – Colombia). Tesis Msc. Universidad de los Andes. Bogotá.
- [22] Peterson, C. G. 1996. Response of benthic algal communities to natural physical disturbance. In: *algal ecology freshwater ecosystems*. R. J. Stevenson, M. L. Bothwell, R. L. Lowe. Academic Press. Demic Press. Limited. pp: 375-398.
- [23] Rai, H. and G. Hill, 1980. Classification of central Amazon lakes on the basis of their microbiological and physico-chemical characteristics. *Hydrobiologia* Vol. 75.
- [24] Rangel, E & Luengas, B. 1997. Clima – Aguas. En: *Zonificación ambiental para el plan modelo Colombo-Brasileño (eje Apaporis Tabatinga: PAT)*. IGAC (ed). Editorial Linotipia Bolívar. Santafé de Bogotá, D.C. 49-67.
- [25] Schmidh-Mumm, 2002. Métodos para el estudio taxonómico de macrófitos acuáticos y palustres, en manual de métodos de limnología. Asociación colombiana de limnología ACL- Limnos. p 37-40.

- [26] Stevenson. R. J. 1996. Patterns of bentic algae in aquatic ecosystems. In: Algal ecology: freshwater bentic ecosystems. An introduction to algal ecology in freshwater benthic habitats. Stevenson et al (eds). Academic Press, Inc. California. 1-30.
- [27] Tesolin. G. & G. H. Tell. 1996. The epiphytic algae on floating macrophytes of a Paraná river Floodplain Lake. Hy

Dirección de los autores

Claudia Patricia Andramunio-Acero
Universidad Nacional de Colombia, Sede Amazonia, km. 2 vía Tarapaca,
Leticia - Colombia
clauandramunio@hotmail.com

Santiago R. Duque
Instituto Amazónico de Investigaciones Imani.
Universidad Nacional de Colombia – Sede Amazonia, km 2 vía Tarapaca,
Leticia - Colombia
srduquee@unal.edu.co

Carlos Arturo Sierra Diosa
Departamento de Biología
Universidad Pedagógica Nacional, Bogotá, D.C. - Colombia
csierra@pedagogica.edu.co