

EFECTO DE LA VEGETACIÓN RIPARIA SOBRE EL FITOPERIFITON DE HUMEDALES EN LA ORINOQUÍA COLOMBIANA

Effect of the Riparian Vegetation on the Phytoplankton of Wetlands in the Colombian Orinoquia

Solanlly LOZANO-PEÑA¹, Camila A. VÁSQUEZ-MOSCO¹, Carlos A. RIVERA-RONDON^{2*}, Angela M. ZAPATA², Martha L. ORTIZ-MORENO¹.

¹ Grupo Biorinoquia, Departamento de Biología y Química, Facultad de Ciencias Básicas e Ingenierías, Universidad de los Llanos, Km 12 vía Puerto López, Villavicencio, Colombia.

² UNESIS, Departamento de Biología, Pontificia Universidad Javeriana, Cra. 7 No. 40-62, Bogotá, Colombia.

*For correspondence. crivera@javeriana.edu.co

Received: 28th november 2017, Returned for revision: 6th June 2018, Accepted: 18th October 2018.

Associate Editor: Sergi Sabater.

Citation/Citar este artículo como: Lozano-Peña S, Vásquez-Moscoso CA, Rivera-Rondon CA, Zapata AM, Ortiz-Moreno ML. Efecto de la vegetación riparia sobre el fitoperifiton de humedales en la Orinoquia colombiana. Acta biol. Colomb. 2019;24(1):67-85. DOI:http://dx.doi.org/10.15446/abc.v24n1.69086

RESUMEN

La vegetación riparia es primordial para el funcionamiento de los ecosistemas acuáticos al aportar materia orgánica. Dado que el perifiton juega un rol indispensable en la dinámica de estos ecosistemas y existen pocos trabajos sobre su ecología en el Neotrópico, se planteó la pregunta: ¿Cómo afecta el tipo de cobertura vegetal de la zona riparia, la estructura del fitoperifiton de humedales de la Orinoquia? En noviembre de 2016 se estudiaron 15 humedales con cobertura boscosa y 15 humedales con vegetación herbácea en su zona riparia. Los humedales están ubicados en la zona periurbana de Villavicencio, Meta (Colombia). Se comparó la diversidad algal entre coberturas riparias y se realizaron análisis de Redundancia para determinar que variables ambientales explicaban la composición del fitoperifiton. Se encontraron 467 morfotipos de algas, el 36,2 % perteneció a la clase Zygnematomyxozoa, 35,3 % a Bacillariophyceae y 16 % a Chlorophyceae. En cuanto a las diatomeas, se encontraron 165 morfoespecies distribuidas en 30 géneros. *Eunotia* y *Pinnularia* fueron los más representativos. Los análisis multivariados indicaron que la composición de diatomeas se relacionó con la cobertura vegetal litoral y el carbono orgánico total. El resto del fitoperifiton fue explicado por la temperatura y la conductividad. Modelos de regresión lineal mostraron que la diversidad de diatomeas fue explicada por el número de sustratos, la temporalidad y la cobertura vegetal riparia. Los resultados permiten concluir que en humedales antropizados de la Orinoquia colombiana, el tipo de cobertura vegetal riparia afecta la composición y diversidad de las diatomeas.

Palabras clave: Bosques, deforestación, microalgas, vegetación riparia.

ABSTRACT

Riparian vegetation is essential for the functioning of aquatic ecosystems by providing organic matter. Given that periphyton plays an indispensable role in the dynamics of these ecosystems and there are few works on its ecology in the Neotropic our research question was: How does the riparian vegetation cover affect the structure of the phytoplankton in wetlands of the Orinoquia? In November 2016, we sampled 15 wetlands covered by forest and 15 wetlands covered by herbaceous vegetation in the riparian zone. The wetlands are located in the peri-urban area of Villavicencio, Meta (Colombia). The algal diversity between coverage types was compared and Redundancy Analyses were carried out to determine which environmental variables explain the phytoplankton composition. 467 morphotypes of microalgae were found, 36.2 % belonged to the Zygnematomyxozoa Class, 35.3 % to Bacillariophyceae, and 16 % to Chlorophyceae. 165 morpho-species of diatom distributed in 30 genera were found. *Eunotia* and *Pinnularia* were the most representative. The multivariate analyzes indicate that the composition of diatoms was related to the littoral vegetation coverage and the total organic carbon. The rest of the phytoplankton was explained by temperature and conductivity. Linear regression models showed that the diversity of diatoms was explained by the number of substrates, temporality and the type of riparian coverage. We conclude that in anthropogenic wetlands of the Colombian Orinoquia, the type of riparian vegetation affects the composition and diversity of diatoms.

Keywords: Forests, deforestation, microalgae, riparian vegetation.

INTRODUCCIÓN

Las coberturas forestales de la región neotropical han sufrido modificación y degradación a causa de la expansión agrícola y ganadera, la extracción de madera y el aumento desmedido de las infraestructuras urbanas (Armenteras *et al.*, 2011). Estos procesos se traducen a escala local en el establecimiento de cultivos permanentes, la generación de agroindustria, la ganadería extensiva y la mayor demanda de recursos a causa del crecimiento de la población (Rudel *et al.*, 2009). La calidad del agua y las comunidades biológicas de los ecosistemas acuáticos han sido fuertemente afectadas por cambios en el uso del suelo, principalmente por la deforestación y el desarrollo de actividades agrícolas y ganaderas (Schiller *et al.*, 2007). Los cambios en las características físicas del entorno de los humedales, como son la cobertura vegetal y el tipo de sustrato en la zona litoral, afectan la disponibilidad de luz, la temperatura, la composición química del agua y el contenido de materia orgánica (Lowe, 1996; Jorcín y Nogueira, 2008).

Conservar la vegetación riparia es fundamental para preservar la biodiversidad, ya que ofrece varios tipos de hábitats para la fauna, la flora y los microorganismos (Patten, 1998). La vegetación boscosa de la zona riparia genera sombra, minimiza la entrada directa de la radiación solar y reduce la temperatura del agua (Granados-Sánchez, *et al.*, 2006). Un incremento en la temperatura y una reducción en la concentración de oxígeno disuelto en un ecosistema acuático, conlleva a la proliferación de especies adaptadas a aguas más cálidas, a decrecimientos poblacionales locales, o a que determinados grupos funcionales puedan ser severamente afectados (Roldán y Ramirez, 2008; Armas, 2015). La deforestación en la zona riparia ocasiona modificaciones en los ciclos de nutrientes, especialmente del nitrógeno y el fósforo, y en la disponibilidad de los sustratos orgánicos (Jorcín y Nogueira, 2008), parámetros capaces de regular la estructura y composición del perifiton (Lowe, 1996). Por otro lado, una de las funciones más importantes de la vegetación litoral es la retención de escorrentías, nutrientes y sedimentos (Boothroyd *et al.*, 2004), lo que impide la eutrofización y conserva la diversidad del ecosistema (Hill *et al.*, 2001).

En la región colombiana conocida como llanos orientales, durante las últimas décadas ocurre una progresiva deforestación debido al desarrollo de nuevos sistemas de producción agropecuaria (Romero *et al.*, 2012). Tres grandes amenazas enfrentan los ecosistemas en la Orinoquía, según el Reporte de Salud de la Cuenca del Orinoco estas son: el cambio en el uso del suelo, la pérdida de cobertura natural y la transformación de sus ecosistemas (citado en IAvH, Omacha, WWF, 2016). Amenazas que se han ido expandiendo, primordialmente por actividades de extracción de hidrocarburos y ampliación de la frontera agropecuaria. Entre los años 2001 y 2008 la deforestación para siembra de pastos por la actividad ganadera se incrementó en

más de 1,5 millones de hectáreas (Viloria, 2009). En el departamento del Meta dicha deforestación corresponde al 79 % del total del territorio (CORMACARENA, 2008).

A pesar del drástico cambio en las coberturas de esta región, no existen trabajos previos que permitan evaluar los impactos de estos procesos sobre el funcionamiento de los ecosistemas acuáticos. Es documentado en la literatura que el fitoperifiton responde ante variaciones en las características físicas y químicas del medio acuático mediante cambios en la composición y estructura de sus comunidades (Castro-Roa y Pinilla-Agudelo, 2014; Hill *et al.*, 2001). Esta estrecha relación con su entorno, permite usar las algas como indicadores del efecto de los factores tensionantes (Lowe, 1996; Wetzel, 2001). Considerando lo anterior, se plantea la siguiente pregunta: ¿Cómo afecta el tipo de cobertura vegetal de la zona riparia, la estructura del fitoperifiton de humedales de la Orinoquía? La hipótesis de este trabajo fue que el tipo de vegetación circundante en la zona litoral de los humedales tendría un impacto sobre las características físicas y químicas del agua y, por lo tanto, las algas de esta zona podrían reflejar diferencias entre los tipos de coberturas mediante cambios en la composición y la diversidad de sus comunidades.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Este estudio se realizó en 30 humedales de la zona periurbana de Villavicencio, Meta, Colombia (Fig. 1). La zona es una planicie, con altitudes que varían entre 120 y 470 m y un clima tropical cálido muy húmedo (Leyva, 2003), con un rango de temperatura de 20 °C a 39 °C, precipitación promedio anual de 4383 mm y humedad relativa que varía entre 60 % y 80 % (Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales-IDEAM, 2000). En la zona se encuentran parches de bosque húmedo tropical y vegetación herbácea, como producto de las actividades antrópicas (Armenteras *et al.*, 2011).

Mediante un análisis de imágenes satelitales de Google Earth© con aumento de 600 m de alto ojo, se seleccionaron 15 humedales con vegetación riparia herbácea (H) y 15 con vegetación riparia boscosa (B) (Apéndice 1). Durante el muestreo se validó y cuantificó el porcentaje de la zona litoral del lago que estaba rodeada de bosque. Para esto, se realizaron recorridos a lo largo de la zona litoral de cada humedal y mediante observación visual se estimó la cobertura entre 0 y 100 %. Un análisis de varianza y una prueba de Kruskal-Wallis mostraron que el porcentaje de cobertura boscosa litoral entre los dos tipos de lagos preseleccionados fue significativamente distinto ($p < 0,001$) y que la clasificación realizada mediante imágenes satelitales fue correcta. A partir del historial de imágenes de Google Earth© se identificó la permanencia de los humedales en épocas de sequía, clasificándolos como permanentes o temporales (Apéndice 1). En cada uno de los

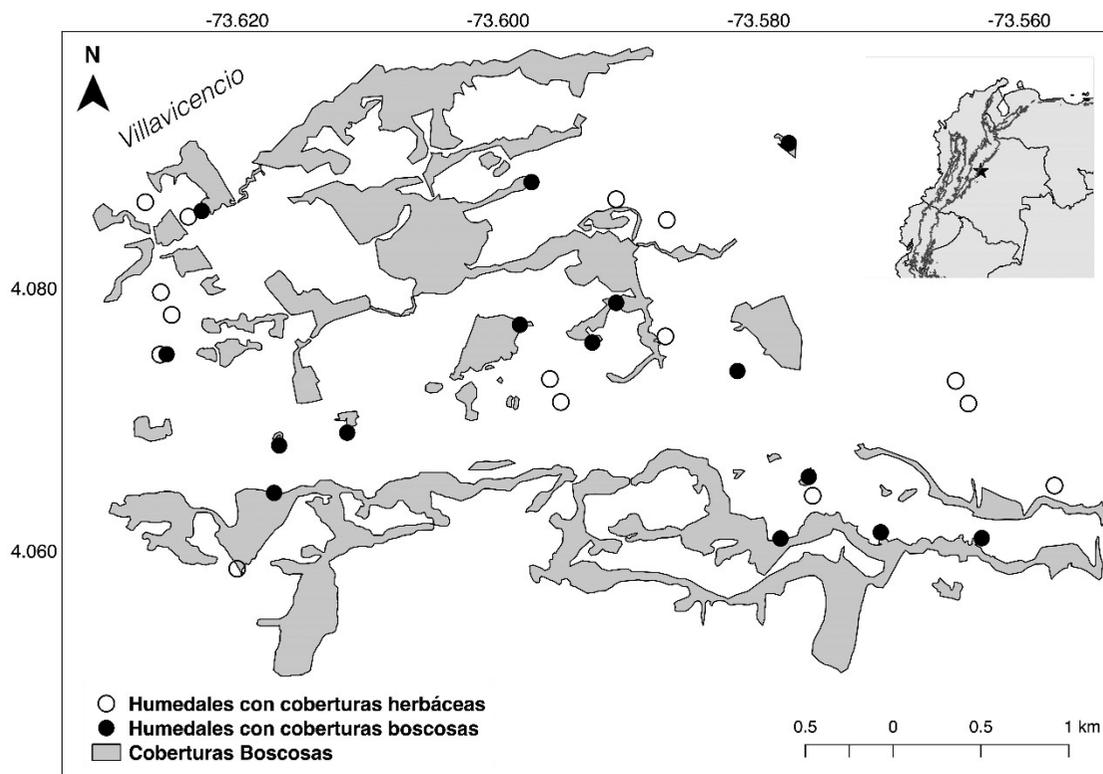


Figura 1. Localización de los humedales estudiados.

humedales se realizó un único muestreo durante la época de transición de lluvias a sequía, del 28 de noviembre al 8 de diciembre de 2016.

Los humedales con vegetación litoral herbácea presentaron mayor frecuencia de plantas acuáticas. Dentro de las plantas acuáticas observadas, fueron dominantes la *Eichhornia* sp, la *Ceratophyllum* spp, la *Najas* spp y la *Azolla* spp. En algunos humedales también se observó la presencia de *Eleocharis* cf. *elegans* (Kunth) Roem y Schult, *Ludwigia inclinata* (L.f.) P.H. Raven y *Tonina fluviatilis* Aubl. El bosque ripario asociado a los humedales se caracterizó por poseer varios estratos, desde matorrales y pasturas hasta palmas de moriche (*Mauritia flexuosa*; L.f. 1782) y bosque inundable en algunos casos.

Muestreo

Las muestras para el análisis de las comunidades algales se colectaron mediante un muestreo sistemático en 20 puntos en la zona litoral de cada humedal. En cada uno de los humedales se incluyeron todos los tipos de sustratos visibles, procurando una representatividad homogénea de los sustratos presentes. De esta manera, por cada uno de los ecosistemas se colectó una sola muestra integrada. Pese a que el tipo de sustrato puede afectar la distribución de las algas, no fue posible controlar este factor debido a la alta variabilidad que existe entre estos ecosistemas. No obstante, el número de tipo de sustratos presentes en cada

humedal fue considerado como una variable explicativa del perifiton en los análisis estadísticos. Para sustratos duros (rocas y troncos) se raspó una cuadrícula de 20 x 20 mm con un cepillo de cerdas duras. Para sustratos blandos (hojas y macrófitas, incluida la raíz) se tomó el sustrato y se exprimió sobre el frasco de colecta (Rivera-Rondón *et al.*, 2010). Las muestras se preservaron con 1 ml de solución formol por 100 ml de muestra (American Public Health Association, American WaterWorks Association & Water Pollution Control Federation, 1998).

En campo, se midió la conductividad (conductímetro Hanna HI 98311, USA), la temperatura, el pH (potenciómetro Hanna HI 98127, USA), y el oxígeno disuelto (OD) del agua (oxímetro Hanna HI 9146, USA). Adicionalmente, se tomaron muestras de agua para el posterior análisis de carbono orgánico total (COT), fósforo total (PT), nitrógeno total Kjeldahl (NTK) y turbiedad siguiendo procedimientos estandarizados (American Public Health Association, American WaterWorks Association & Water Pollution Control Federation, 1998).

Análisis de laboratorio

Cada una de las muestras colectadas se dividió en dos porciones, una fue destinada al análisis del fitoperifiton y la otra, al estudio de las diatomeas. Las diatomeas se limpiaron mediante el método de oxidación que consiste en tomar 0,5 ml de la muestra, agregar 0,3 ml de HCl y 5 ml

de H₂O₂ y, llevar a baño maría (70-75 °C) hasta que toda la materia orgánica se digiera. Después, con el fin de abrir las valvas de las diatomeas y hacer transparente el material no digerido, se añadió 1-2 ml de HCL y nuevamente se llevó las muestras al baño maría a 70-75 °C durante 1-2 horas (Battarbee, 1986; Díaz-Quirós y Rivera-Rondón, 2004). Por último, se realizaron los respectivos montajes permanentes en portaobjetos utilizando Naphrax como resina.

Para el análisis del fitoperifiton se utilizó un microscopio óptico Nikon E100; cada muestra se contó hasta alcanzar mínimo 400 células de la especie más abundante. El conteo por célula se realizó tanto para especies unicelulares como coloniales, dado que permite obtener una mejor estimación de la abundancia. Este método de conteo causa tan solo un 10 % de error en la estimación de las abundancias relativas (Wetzel y Likens, 1991). Las muestras de diatomeas se procesaron en un microscopio Zeiss Axio Imager A2 con contraste interferencial, contando 500 valvas por muestra. Para la identificación de las diatomeas, se utilizaron las claves taxonómicas generales de Krammer y Lange-Bertalot (2004) y Metzeltin y Lange-Bertalot (2007), entre otras. Para el resto de microalgas se utilizaron las claves taxonómicas especializadas de John *et al.*, (2002) y Bicudo y Menezes (2006), entre otras. Los datos del fitoperifiton y de las diatomeas se transformaron a porcentaje y se analizaron independientemente.

Análisis de datos

Con el objeto de evaluar la representatividad de la diversidad de algas en el muestreo, se elaboraron curvas de acumulación de especies y se calcularon los estimadores de riqueza de Chao1, Chao2, Jackknife 1 y Jackknife 2 (Colwell y Coddington, 1994).

La diversidad de las comunidades se analizó mediante el índice de diversidad inverso de Simpson (1/D) (Simpson, 1949). Este índice reduce el efecto del submuestreo de especies y por tanto, permite una mejor comparación entre comunidades con alta dominancia de unas pocas especies. Para evaluar diferencias significativas de este índice entre humedales con diferente cobertura riparia, se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis con cada una de las características del hábitat (tipo de cobertura litoral, temporalidad del humedal, tipo de sistema, sustrato dominante y número de sustratos). Asimismo, se elaboraron diagramas de caja con algunas de las variables fisicoquímicas.

Para cuantificar el nivel trófico de los humedales se calculó el índice de Estado Trófico (IET PT) de Carlson (1997), que se basa en las concentraciones PT. Mediante un análisis de componentes principales (ACP) se identificó patrones en la variabilidad física y química. Para establecer las variables ambientales que explican las especies de fitoperifiton se realizaron análisis de redundancia (ARD): un primer análisis incluyó solo las diatomeas y otro analizó todo el fitoperifiton excluyendo las diatomeas. Se utilizó un test de Monte Carlo con 1000 permutaciones para validar

estadísticamente la relación de las variables ambientales con las especies. Con el objeto de establecer que tanta varianza es explicada por estos modelos, se compararon los valores obtenidos con respecto a la variación de las especies obtenida en un análisis de correspondencia sin tendencia (ACD). Finalmente, se realizaron modelos de regresiones lineales entre el índice de Simpson y las características del hábitat. Los análisis se desarrollaron en el Software R usando los paquetes stats (v. (3.4.2) y vegan (2.4-4) en lenguaje de R (R Core Team, 2017).

RESULTADOS

Características físicas y químicas de los humedales analizados

Los humedales fueron principalmente lénticos, de tamaño pequeño (longitud máxima: 9,72-202 m) y distribuidos en áreas intervenidas por ganadería extensiva y cultivos. En menor grado estos humedales están afectados por la presencia de casas, edificaciones y zootecnia (Apéndice 1).

Los humedales con cobertura litoral herbácea presentaron una tendencia a valores más altos de temperatura y COT, y registros menores de conductividad y PT (Fig. 2, Tabla 1). No obstante, solo la temperatura presentó diferencias significativas entre los dos grupos de humedales (P=0,013). Según el índice de estado trófico, la mayor parte de los humedales muestreados presentaron condiciones oligotróficas (IET PT <35), excepto los humedales BPU (111,2), BP17 (79,7), HT5 (68,4) y HT2 (54,5), los cuales fueron eutróficos (Apéndice 1).

En el ACP realizado con las variables físicas y químicas se observó que los dos primeros ejes del modelo explicaron el 47,9 % de la variación total de los datos. El primer eje se asoció principalmente a la cobertura litoral (porcentaje de cobertura boscosa). La cobertura litoral presentó una relación inversa con el COT, la temperatura y el pH. El segundo eje se correlacionó con el NT y la conductividad. El análisis separó a lo largo del primer eje los dos tipos de humedales muestreados, pero algunos de ellos respondieron al segundo eje. Así, el humedal HP9, afectado por piscicultura, presentó valores altos de NT, mientras que el humedal HT7 (humedal cercano a una quebrada) se asoció a valores altos de conductividad (Fig. 3, Apéndice 1).

La descripción física de los sistemas mostró que el grado de cobertura litoral también se relacionó con la temporalidad de los humedales, el tipo de humedal y el tipo y número de sustratos (Fig. 4). Así, la mayoría de humedales fueron sistemas lénticos y los humedales con mayor cobertura boscosa fueron permanentes. Por otro lado, las macrófitas representaron el sustrato dominante y el número de sustratos aumentó con el porcentaje de cobertura riparia arbórea (Fig. 4).

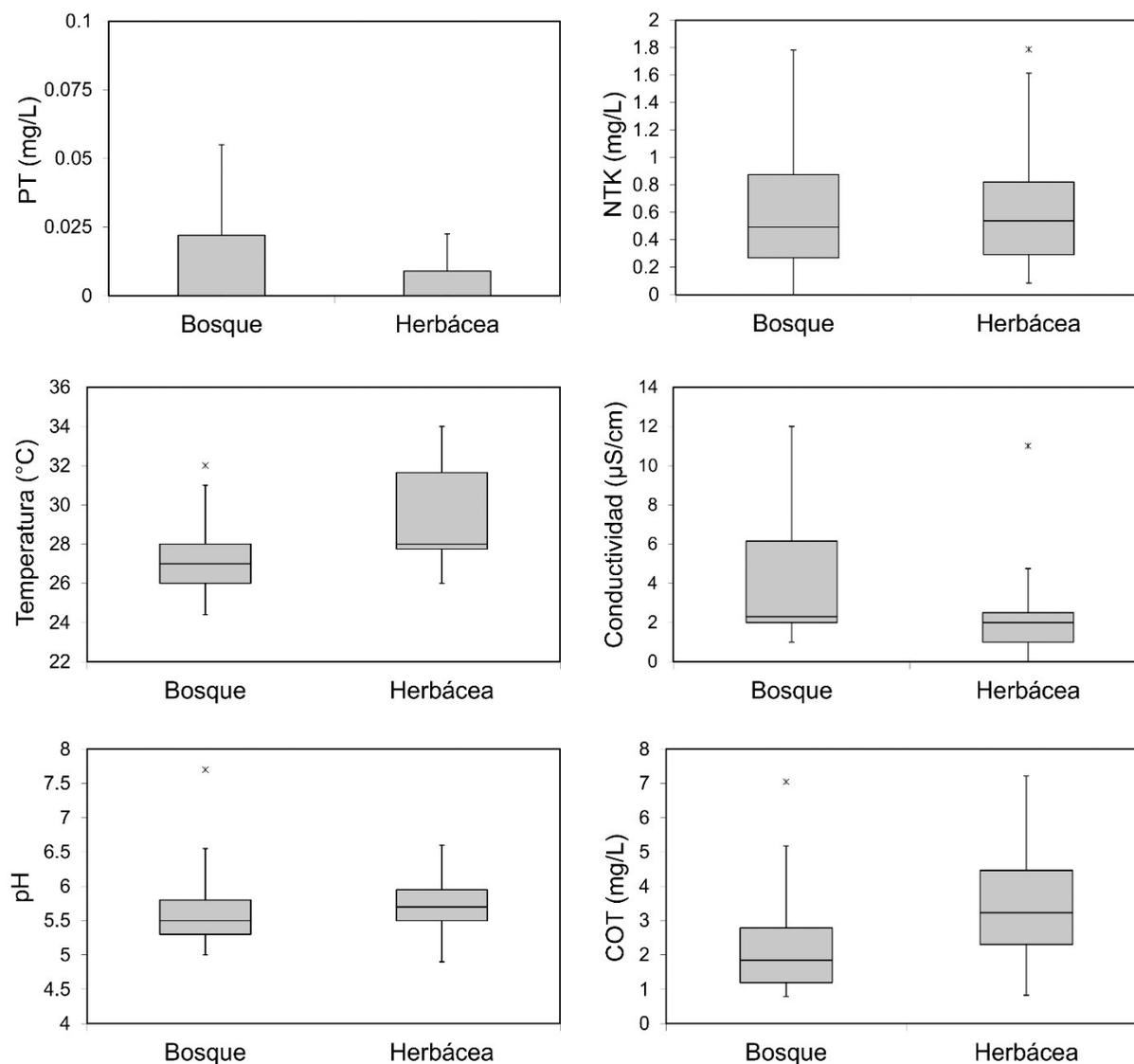


Figura 2. Diagramas de cajas de algunas de las variables físicas y químicas cuantificadas en los humedales, respecto al tipo de cobertura de la zona litoral.

Tabla 1. Resumen de las características del hábitat y las variables físicas y químicas de pequeños humedales de la región de la Orinoquía.

Variable	Mínimo	Promedio	Máximo	Mediana	Desviación estándar
Longitud máxima (m)	9,72	81,16	202	65,85	64,33
Cobertura boscosa zona litoral (%)	0	38,63	100	40	36,05
Temperatura (°C)	24,4	28,29	34	28	2,50
pH	4,9	5,74	7,7	5,6	0,56
Conductividad (µS/cm)	0	3,5	12	2	3,36
Oxígeno disuelto (mg/l)	6,7	8,02	9,4	8	0,69
Turbidez (UNT)	0,85	8,05	40	3	9,38
COT (mg/l)	0,79	2,96	7,22	2,45	1,87
NTK (mg/l)	0,001	0,87	8,05	1,57	1,20
PT (mg/l)	0	0,11	2,8	0	0,51

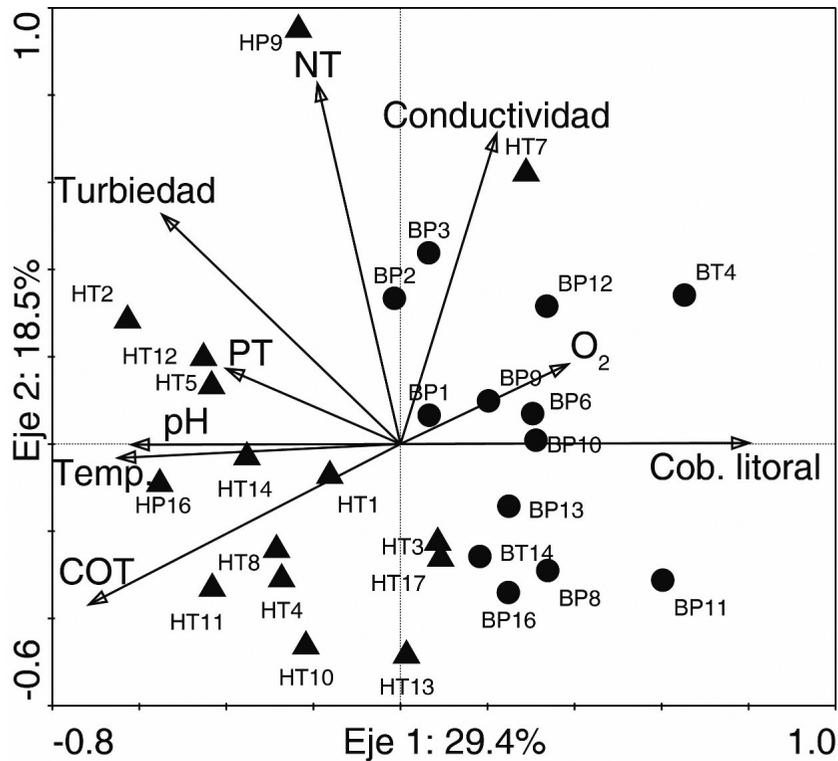


Figura 3. Biplot de los dos primeros ejes de un Análisis de Componentes Principales que describe las relaciones entre las variables físicas y químicas. Humedales con vegetación litoral herbácea se representan con triángulos, y humedales con litoral arbóreo con círculos. En el apéndice 1 se describen las siglas de cada una de las muestras.

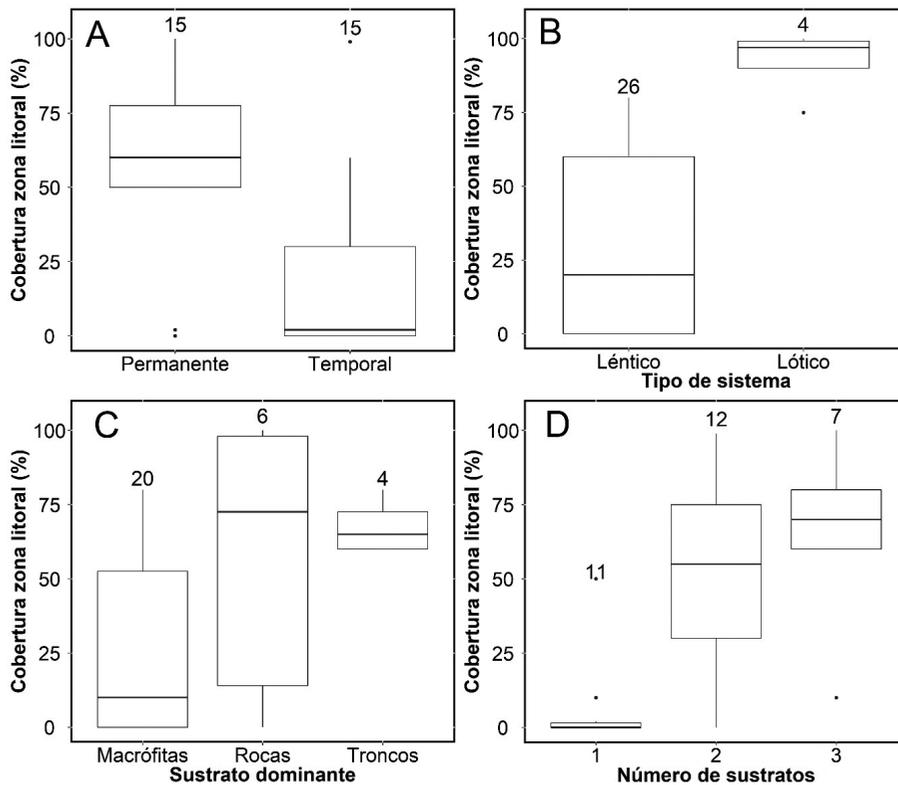


Figura 4. Relación entre la cobertura arbórea de la zona litoral y las características del hábitat. Temporalidad (A), tipo de sistema (B), tipo de sustrato dominante (C) y número de sustratos (D). El número de datos de cada grupo se presenta en la parte superior de la caja.

Descripción de las comunidades algales y su diversidad

Se encontraron 467 morfotipos de microalgas perifíticas. El 36,2 % perteneció a la clase *Zygnematomyceae*, el 35,3 % a *Bacillariophyceae*, el 11,5 % a *Chlorophyceae* y el 8,5 % a *Cyanophyceae*. El 8,5 % restante correspondieron a las clases *Glaucophyceae*, *Florideophyceae*, *Klebsormidiophyceae*, *Trebouxiophyceae*, *Dynophyceae*, *Rhodophyta*, *Ulvophyceae*, *Euglenophyceae*, *Chrysophyceae* y *Bangiophyceae*. Se encontraron 165 morfoespecies de diatomeas, distribuidas en 16 familias y 30 géneros, de los cuales *Eunotia* representó la mayor riqueza con 53 morfoespecies (32 %), seguido de *Pinnularia* (16 %). Con respecto a los 81 géneros de otros grupos que no pertenecen a diatomeas, *Cosmarium* y *Euastrum* fueron los más representativos con 38 y 24 morfotipos, respectivamente. Las microalgas de la clase *Cyanophyceae* fueron las más abundantes (50,2 %), especialmente de los géneros *Oscillatoria* y *Hapalosiphon*. En cuanto a las diatomeas, los géneros de mayor abundancia fueron *Eunotia* (38 %) y *Frustulia* (14 %), con las especies *Eunotia* aff. *boreoalpina* Lange-Bertalot y Nörpel-Schempp y *Frustulia undosa* Metzeltin y Lange-Bertalot como las más representativas (Apéndice 2).

En general, *Cyanophyceae* fue el grupo más abundante, tanto en humedales con vegetación riparia herbácea como en humedales asociados a bosques, excepto en los ecosistemas BP16 y HT17, donde dominó la clase *Ulvophyceae*. En BP2 dominaron las clorofíceas, en BP3 las diatomeas, en BT14 prevaleció una especie de rodófitas, y en HT2, HT5, HT3 y HT8 predominaron las desmidiás (*Zygnematomyceae*).

En humedales con litoral herbáceo se encontraron 232 morfotipos de microalgas perifíticas y 147 de diatomeas, mientras que en litorales boscosos se encontraron 190 morfotipos de microalgas y 129 de diatomeas. En humedales con litoral boscoso, *Cyanophyceae* y *Chlorophyceae* fueron más abundantes. En cuanto a las diatomeas, *Eunotia* y *Brachysira* fueron las más abundantes. Por otro lado, los humedales con litoral herbáceo presentaron más abundancia de desmidiás y de los géneros de diatomeas *Frustulia* y *Pinnularia* (Apéndice 2).

Las curvas de acumulación de especies y los estimadores de riqueza muestran que existe una gran diversidad de algas esperada en estos humedales (Fig. 5). De acuerdo con los estimadores existe un remanente de especies faltantes entre el 16 y 26 % en los humedales con litoral herbáceo; y entre 23 y 31 % en los humedales con cobertura de bosques.

Relaciones entre la estructura de las comunidades algales y el ambiente

En ARD desarrollado con las diatomeas mostró que las variables ambientales incluidas explicaron una baja variación de las especies (Tabla 2, Fig. 6). Las únicas variables significativas en el modelo fueron la cobertura de la zona litoral y el COT, separando los humedales según el tipo de cobertura a lo largo del primer eje.

Especies de los géneros *Luticola*, *Nitzschia*, *Neidium*, *Pinnularia*, *Navicula* y *Stauroneis* se asociaron a los humedales en pastizales y con valores más altos de COT, mientras que especies de *Actinella* y *Craticula* se relacionaron con valores bajos de COT. En los humedales rodeados de bosque, el género *Mayamaea* se relacionó con alta concentración de COT, mientras que el *Fragilariforma* se relacionó con bajos valores. Por otro lado, *Eunotia* y *Brachysira* presentaron una

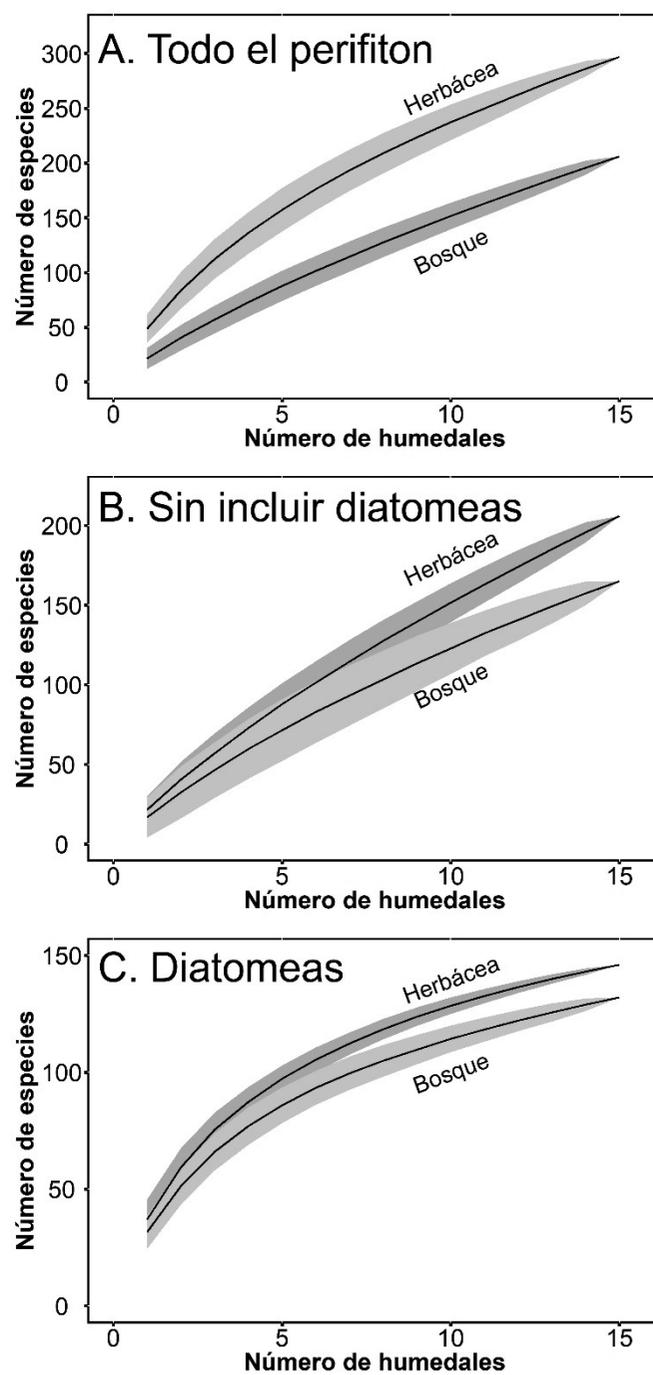


Figura 5. Curvas de acumulación de especies para los dos tipos de cobertura vegetal.

Tabla 2. Variabilidad de las comunidades de algas descrita mediante un Análisis de Correspondencia sin tendencia (ACD) y relación de las especies con las variables ambientales mediante un Análisis de Redundancia (ARD).

	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Total
Diatomeas				
ACD λ	0,331	0,175	0,132	2,594
ACD Varianza explicada	12,8	6,7	5,1	
ACD longitud gradiente	2,793	2,215	2,672	
ARD λ	0,052	0,045	0,117	1
ARD Varianza explicada	5,2	4,5	1,2	
Otras algas				
ACD λ	0,651	0,493	0,353	6,306
ACD Varianza explicada	10,3	7,8	-	
ACD longitud gradiente	4,003	4,544	3,147	
ARD λ	0,056	0,031	0,109	1
ARD Varianza explicada	5,6	3,0	-	

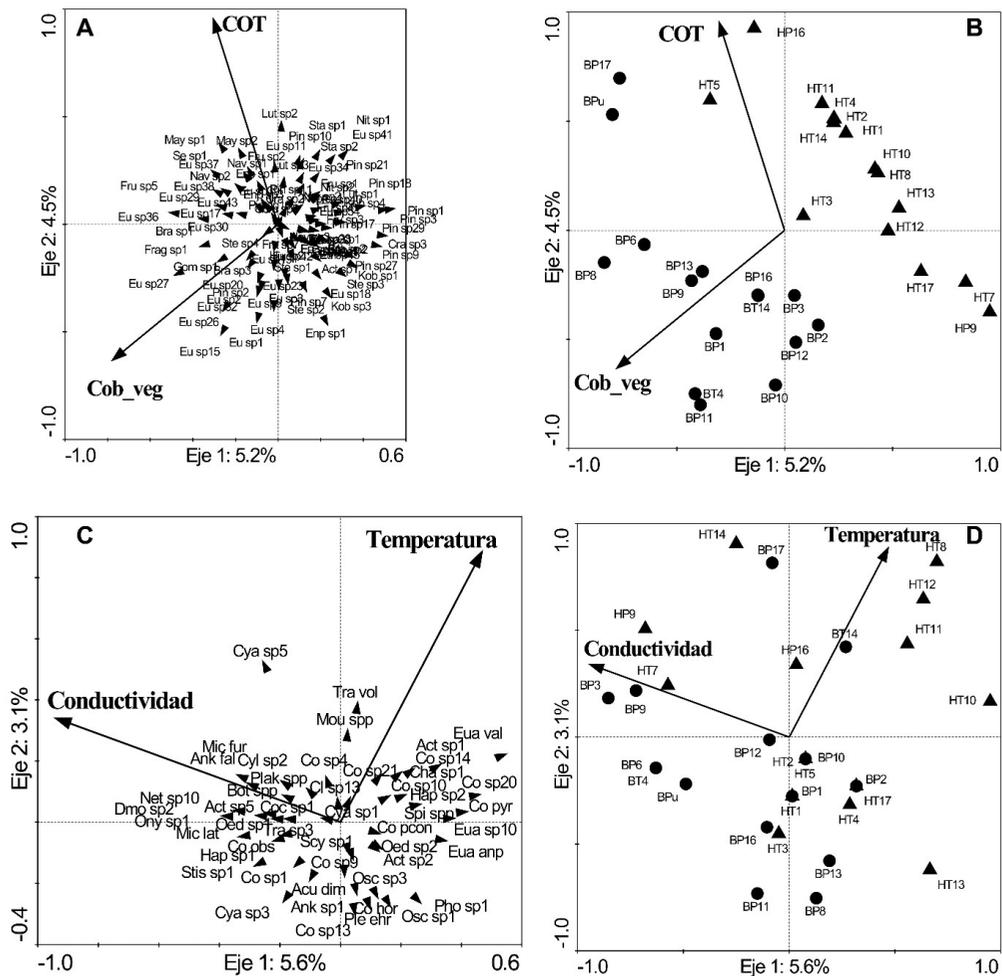


Figura 6. Análisis de redundancia de la relación entre las principales variables ambientales estudiadas con las diatomeas (A y B) y las demás algas (C y D). Humedales con vegetación litoral herbácea se representan con triángulos, y arbórea con círculos. En los apéndices 1 y 2 se describen las siglas de cada una de las muestras y especies. Cob_veg: Cobertura vegetal arbórea, COT: Carbono orgánico total.

tendencia a encontrarse en humedales con mayor cobertura boscosa. De acuerdo con esto, la abundancia de *Mayamaea* presentó una correlación significativa (Spearman) con el OD ($r = -0,52$, $n=30$) y el COT ($r=0,45$, $n=30$), *Eunotia* presentó una correlación con el pH ($r = -0,38$, $n=30$) y con la cobertura boscosa ($r = 0,40$, $n=30$) y *Pinnularia* con la cobertura boscosa ($r = -0,41$, $n=30$).

El ARD desarrollado con las demás especies del perifiton también mostró una baja explicación de la variabilidad de las especies (Tabla 2, Fig. 6). La conductividad y la temperatura fueron las dos variables que significativamente explicaron la distribución de las especies. En el diagrama de ordenación (Fig. 6), se observó que las algas *Cyanophyceae* sp5 y *Mougeotia* spp se asocian a altas temperaturas. Las desmicias se distribuyen a lo largo de la gráfica, encontrando *Micrasterias furcata* C.Agardh ex Ralfs, *M. laticeps* Nordstedt, *Cylindrocystis* sp2, *Cosmarium* sp4, *Onychonema* sp1 y *Netrium* sp10, asociadas a altos valores de conductividad. *Zygnema* spp, *Actinotaenium* sp2, *Euastrum* sp10, *Pleurotaenium* cf. *Ehrenbergii* (Ralfs) De Bary, *Staurastrum* cf. *Teliferum* Ralfs y varios morfotipos de *Cosmarium*, se asociaron a bajos valores de conductividad. *Trachelomonas volvocinopsis* Svirenko estuvieron asociada a altas temperaturas, a diferencia de algunas clorofíceas que se asociaron a valores altos de conductividad.

Patrones en la diversidad de las comunidades y su relación con las variables ambientales

El índice de Simpson calculado para las diatomeas y las demás algas, no mostró diferencias significativas cuando se comparó con el tipo de zona litoral, de temporalidad, de sistema, sustrato dominante y número de sustratos (Fig. 7). Al relacionar el índice con el porcentaje de cobertura de vegetación arbórea, se observó una relación inversa (Fig. 8). Esta relación solo fue significativa con la comunidad de diatomeas cuando se incluyen los lagos con alguna presencia de vegetación arbórea ($r^2 = 0,34$ $n=20$). Al realizar un modelo de regresión lineal múltiple con las variables del hábitat (Tabla 3), se observó que mientras la cobertura arbórea tiene un efecto negativo sobre la diversidad, la temporalidad de los humedales y el número de tipos de sustratos presentes en la zona litoral, tienen un efecto positivo y significativo sobre la diversidad (Tabla 3).

DISCUSIÓN

Descripción ambiental de los humedales

Los humedales se caracterizaron por presentar condiciones ácidas, baja conductividad y altas temperaturas (Tabla 1), lo que coincide con lo reportado para ecosistemas acuáticos de la región de la Orinoquía por Rivera-Rondón *et al.*, (2010) y Sala *et al.*, (2002) para otros ecosistemas en Colombia. Los humedales estudiados fueron en su mayoría oligotróficos, excepto BPu, BP17 y HT5, los cuales fueron hipereutróficos. BPu está altamente intervenido por las

prácticas agropecuarias que se desarrollan en la Universidad de los Llanos. El alto estado trófico del humedal BP17 probablemente se deba a la actividad ganadera adyacente y a la conectividad con un arroyo que le proporciona constante arrastre de materiales.

De acuerdo con el ACP, la temperatura de los humedales con litoral boscoso fue menor, debido a la sombra que proporcionan los árboles al espejo de agua. La reducción en la entrada de los rayos solares disminuye la absorción de energía en las capas superiores de la columna de agua y, por lo tanto, en el contenido calorífico (Roldán y Ramírez, 2008). Pese a la tendencia de separación de los humedales en el ACP a partir de la cobertura, la ausencia de diferencias estadísticas en otras variables, sugiere una alta variación en las condiciones locales. Los sistemas son en general

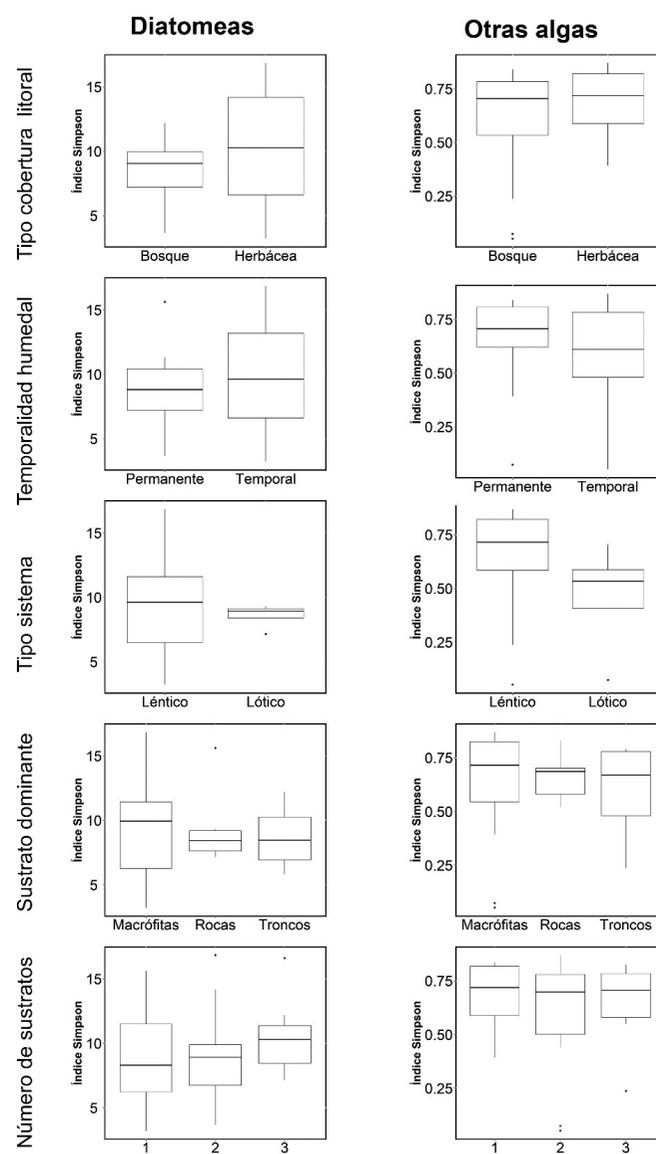
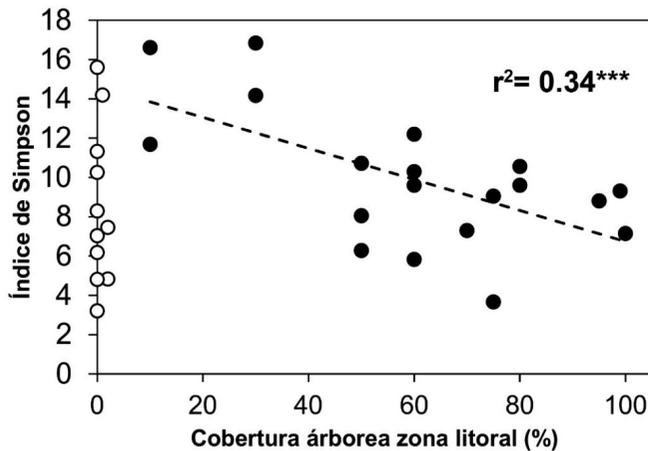


Figura 7. Relación del índice inverso de Simpson y las características del hábitat.

A. Diatomeas



B. Otras algas

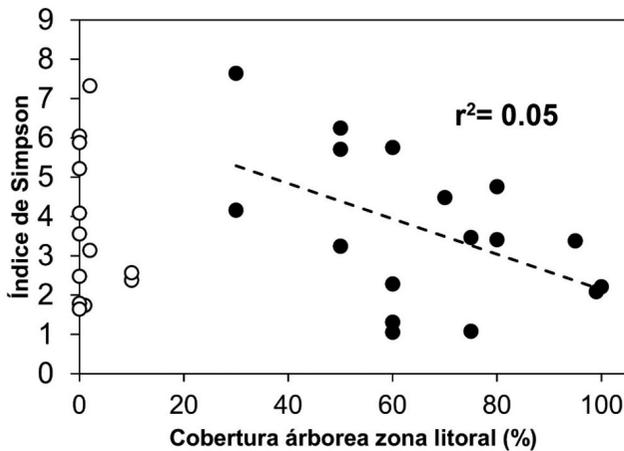


Figura 8. Relación del índice dominancia de Simpson y la cobertura de la zona litoral. Se presenta una regresión con coberturas >10 % para diatomeas (A) y >30 % para las otras algas (B).

pequeños, por lo que variaciones en los usos del suelo y en el tipo de cobertura litoral pueden causar una alta dispersión en las características físicas y químicas del agua.

Ecología de las comunidades algales

Cyanophyceae fue el grupo con mayor abundancia relativa. Este grupo se caracteriza por tolerar altas temperaturas, variaciones en la radiación solar y aumentos en las concentraciones de nutrientes. Además, son capaces de utilizar de forma más eficaz el nitrato y el amonio, cuando la limitación de nutrientes es más severa, lo que las hace

menos susceptibles a los cambios ambientales (Vázquez *et al.*, 2011).

Oedogonium (*Chlorophyceae*) fue el género más frecuente siendo registrado en 22 de 30 humedales. Este género presenta una alta capacidad de tolerar la desecación, la facilidad de adherirse a muchos tipos de sustrato (Lee, 2008) y la producción de estructuras resistentes como las zigosporas, que pueden permanecer latentes mucho tiempo antes de originar nuevos filamentos (Domitrovic *et al.*, 2013). Por otro lado, la mayor riqueza de desmicias se relaciona con la abundancia de macrófitas (Sala *et al.*, 2002), la baja concentración de nutrientes y la prevalencia de pH ácido en casi todos los humedales (Coesel, 1996; Rivera-Rondón *et al.*, 2010).

Otro grupo abundante fueron las diatomeas, debido a sus estrategias de adhesión al sustrato (Round, 1991). La riqueza de los géneros *Eunotia* y *Pinnularia* indica bajo contenido de iones, pH ácidos y oligotrofia (Sala *et al.*, 2002). Por el contrario, los ambientes fuertemente contaminados presentaron condiciones ligeramente ácidas y alto contenido de nutrientes, con alta dominancia de *Mayamaea* y *Diademesis confervacea* Kützing. La relación observada entre los géneros *Nitzschia*, *Frustulia* y *Mayamaea* con el COT, coincide con la tolerancia de estos géneros a la contaminación orgánica (Spaulding y Edlund, 2008). Por su parte, *Luticola* tendió a preferir humedales con cobertura riparia herbácea, sistemas principalmente temporales, en donde su adaptación a condiciones de aerófila puede ser ventajosa (Lowe *et al.*, 2007). Los géneros *Eunotia* y *Brachysira* tienen una tendencia a encontrarse en humedales con zona litoral de bosque, donde se mantienen las condiciones de luz, acidez y oligotrofia (Spaulding y Edlund, 2008; Furey, 2010).

Las variables estudiadas explicaron una baja porción de la varianza de las especies, tanto al analizar las comunidades de diatomeas, cómo las demás algas. Esto se explica por el corto gradiente ambiental en la mayor parte de las variables ambientales. No obstante, las diatomeas presentaron una relación significativa con la cobertura vegetal litoral y el COT, mientras que el resto de algas con la conductividad y la temperatura. La cobertura riparia incide directamente en la disponibilidad de luz en la zona litoral de los lagos, por lo que puede afectar distribución de las especies (Mosisch *et al.*, 2001; Hill y Dimick, 2002; Vázquez *et al.*, 2011). En este sentido, las diatomeas presentan conjuntos de especies que pueden responder a distintos niveles de luz en la zona litoral (Fonseca y Rodrigues, 2008; Sánchez *et al.*, 2013).

Tabla 3. Modelos de regresión lineal entre la dominancia de Simpson y las características del hábitat para diatomeas (n=19) y las demás algas del fitoperifiton (n=17). EE: error estándar, Cob_veg: cobertura boscosa de la zona litoral, Tempor: Temporalidad de los humedales, No.Sustratos: Número de tipos de sustratos.

Modelo	r ²	EE
Diatomeas= -0,06 Cob_veg*+3,49 Tempor* +1,99 No.Sustratos** +7,75**	0,65***	2,02
Dperifiton= -0,01 Cob_veg -0,25 Tempor +0,04 No.Sustratos +0,94**	0,07	0,25

Por otro lado, debido a que muchas especies de diatomeas son mixótrofas, estas suelen depender del carbono orgánico disponible en el medio acuático y usualmente muestran una relación estadística con esta variable (Antoniades *et al.*, 2005).

La relación de la conductividad eléctrica y la temperatura con las especies del perifiton es explicada por el gradiente de mineralización y de temporalidad de los humedales. Sistemas más asociados a canales o ríos pueden recibir un mayor aporte de iones que repercute en diferentes aportes de micronutrientes y cambios en la turbiedad del agua (Bichoff *et al.*, 2016). Asimismo, diferencias en el flujo de agua y la profundidad del ecosistema afectarán la temperatura, modificando la respuesta de las comunidades algales. La ausencia de relación entre la cobertura de la zona litoral y las demás algas perifíticas puede estar relacionada con la alta dominancia de cianofíceas. Este grupo tiene un conjunto de estrategias que le permite persistir en distintos tipos de ambientes y por lo tanto, su presencia depende principalmente de la historia sucesional del perifiton y no de su relación con las condiciones físicas y químicas del hábitat en un momento dado.

Factores que explican la diversidad del perifiton

La ausencia de relaciones significativas entre las características del hábitat y la diversidad ecológica (Fig. 7) se relacionó con la fuerte influencia en los datos, de humedales con muy bajas coberturas boscosas en la zona riparia. Al eliminar del análisis los lagos que solo tiene pastos en su zona litoral, se observó una relación inversa entre la diversidad de diatomeas y la cobertura arbórea. Asimismo, cuando se excluyen estos lagos se observa una relación significativa con la temporalidad de los sistemas y el número de sustratos (Tabla 3). Los lagos con muy baja cobertura están expuestos a otra serie de factores inadecuadamente cuantificados durante el estudio. La dominancia de pastos puede favorecer un mayor impacto de actividades ganaderas y agrícolas, cuya intensidad variará localmente afectando la respuesta de la diversidad ante las otras variables. Así por ejemplo, en esta región, la zona litoral de los humedales con vegetación riparia herbácea ha sido sometida a una compactación del sustrato por la entrada de ganado al cuerpo de agua, causando una fuerte modificación física que podría afectar el desarrollo de las comunidades perifíticas (Rial, 2006; Fonseca y Rodrigues, 2008).

La relación inversa entre la diversidad de diatomeas y la cobertura arbórea, puede ser explicada por una combinación de factores asociados a la disponibilidad de carbono orgánico. La cobertura arbórea no solo puede homogenizar el tipo de fuentes de carbono, sino que además puede reducir la disponibilidad de luz, afectando la diversidad de diatomeas. Por otro lado, un mayor número de sustratos puede promover un aumento en la diversidad. Así por ejemplo, la presencia de macrófitas que son sustratos claves para el establecimiento de las diatomeas

perifíticas (Wetzel, 2001), puede promover el aumento de la diversidad. Finalmente, dentro de estos ambientes que están menos afectados por factores antrópicos, la temporalidad puede favorecer una mayor diversidad algal, al mantener condiciones moderadamente inestables, en donde más especies pueden tener la posibilidad de mantenerse en el tiempo.

Los resultados obtenidos no permiten dar una explicación robusta sobre la falta de relación entre la diversidad de los otros grupos algales y las características físicas y químicas de los humedales. No obstante, la alta dominancia de unas pocas especies de *Cyanophyceae* podría haber tenido un efecto importante. La alta dominancia ecológica influye en una adecuada caracterización de la diversidad algal, lo que puede afectar la observación de los patrones encontrados.

CONCLUSIONES

El tipo de cobertura de la zona litoral afectó la composición y diversidad de las comunidades de diatomeas, pero no tuvo un efecto significativo sobre las demás comunidades algales. La diversidad de las diatomeas perifíticas también es explicada por el número de sustratos y la temporalidad de los humedales.

Los resultados sugieren que los humedales localizados en zonas de pastizales están expuestos a una mayor cantidad de factores antrópicos, que afectan la observación de relaciones entre el perifiton y las características físicas y químicas del hábitat. No obstante, las relaciones significativas encontradas entre la composición y estructura de las comunidades de diatomeas y la cobertura de la zona litoral, sugiere que esta comunidad podría ser utilizada para monitorear el impacto de las actividades antrópicas sobre los humedales que aún no tienen su zona riparia muy alterada.

AGRADECIMIENTOS

A Hernando Ramírez de la Universidad de los Llanos, por facilitar los equipos para la medida de variables físicas y químicas en campo. A Luz Stella Suarez, por la identificación de las macrófitas muestreadas.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no existen conflicto de intereses.

REFERENCIAS

- American Public Health Association [APHA], American WaterWorks Association [AWWA] y Water Pollution Control Federation [WPCF]. Standar methods for examination of water and sewage and wastewater. Nueva York; 1998. p.19.
- Antoniades D, Douglas MSV, Smol JP. Benthic diatom autecology and inference model development from the Canadian High Arctic Archipelago. *J Phycol.* 2005; 41:30-45.
- Armas VP. Efectos de la cobertura vegetal y las variables físico-

- químicas sobre la comunidad de macroinvertebrados acuáticos en la cuenca alta de La Antigua, Veracruz, México (tesis de maestría). Veracruz: Programa de maestría Ecología Tropical, Universidad Veracruzana de México; 2015. 80 p.
- Armenteras D, Rodríguez N, Retana J, Morales M. Understanding deforestation in montane and lowland forests of the Colombian Andes. *Reg Environ Change*. 2011; 11:693–705.
- Battarbee R. Diatom analysis. In: B.E. Berlund editor. *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*. Chichester: John Wiley & Sons; 1986. p. 527-569.
- Bichoff A, Osório NC, Dunck B, Rodrigues L. Periphytic algae in a floodplain lake and river under low water conditions. *Biota Neotrop*. 2016;16(3):1-13. Doi:<http://dx.doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2016-0159>.
- Bicudo CE, Menezes M. Gêneros de algas de águas continentais do Brasil: chave para identificação e descrições. Brasil: Rima; 2006. p.489
- Boothroyd IK, Quinn JM, Langer EL, Costley KJ, Steward G. Riparian buffers mitigate effects of pine plantation logging on New Zealand streams: 1. Riparian vegetation structure, stream geomorphology and periphyton. *For Ecol Manage*. 2004; 194:199-213. Doi:[10.1016/j.foreco.2004.02.018](http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2004.02.018)
- Carlson R. A trophic state index for lakes. *Limnol Oceanogr*. 1977; 22(2): 361-369.
- Castro-Roa D, Pinilla-Agudelo G. Periphytic diatom index for assessing the ecological quality of the Colombian Andean urban wetlands of Bogotá. *Limnetica*. 2014; 33(2): 297-312.
- Coesel PF. Biogeography of desmids. In: Kristiansen J editor. *Biogeography of Freshwater Algae*. Netherlands: Springer; 1996. p. 41-53.
- Corporación para el Desarrollo Sostenible del Área de Manejo Especial La Macarena. [CORMACARENA]. Síntesis ambiental del departamento del Meta. Villavicencio, Meta. 2008. p.10. Disponible en: <http://ccai-colombia.org/files/primarydocs/2008corm.pdf>
- Colwell R, Coddington J. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 1994; 345(1311): 101–118.
- Díaz-Quirós C, Rivera-Rondón CA. Diatomeas de pequeños ríos andinos y su utilización como indicadoras de condiciones ambientales. *Caldasia*. 2004; 26(2): 381-394.
- Domitrovic YZ, Neiff JJ, Vallejos SV. Factores que regulan la distribución y abundancia del perifiton em ambientes lenticos. In: A. Schwarzbald, A.L. Burliga y L.C. Torgan editor(s). *Ecología do perifiton*. São Carlos: Rima; 2013. p. 103-130.
- Fonseca IA, Rodrigues L. Comunidade de algas perifíticas em distintos ambientes da planície de inundação do alto rio Paraná. *Acta Sci Biol Sci*. 2008; 27(1): 21-28. DOI: 10.4025/actasciobiolsci.
- Furey P. *Eunotia*. In *Diatoms of the United States*. 2010. [19 de septiembre de 2017]. Disponible en: <http://westerndiatoms.colorado.edu/taxa/genus/eunotia>.
- Granados-Sánchez D, Hernández-García MÁ, López-Ríos GF. Ecología de las zonas ribereñas. *Rev Chapingo Ser Cie*. 2006; 12(1): 55-69.
- Hill BH, Stevenson RJ, Pan Y, Herlihy AT, Kaufmann PR, Johnson CB. Comparison of correlations between environmental characteristics and stream diatom assemblages characterized at genus and species levels. *J North Am Benthol Soc*. 2001; 20(2): 299-310.
- Hill WR, Dimick SM. Effects of riparian leaf dynamics on periphyton photosynthesis and light utilisation efficiency. *Freshw Biol*. 2002; 47(7): 1245-1256.
- Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales [IDEAM]. Estudio nacional del agua. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. Bogotá, Colombia; 2000. Disponible en: <http://www.ideam.gov.co/documents/21021/21789/1Sitios+turisticos2.pdf/cd4106e9-d608-4c29-91cc-16bee9151ddd>.
- Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Fundación Omacha y World Wildlife Fund (WWF). Cuenca del río Orinoco, reporte de salud Colombia; 2006. 26p. Disponible en: URL:http://d20uvy59p0dg6k.cloudfront.net/downloads/reporte_de_salud_de_la_cuenca_del_orinoco_2016.pdf
- John DM, Whitton BA, Brook AJ. The freshwater algal flora of the British Isles: an identification guide to freshwater and terrestrial algae. Cambridge: University Press; 2002. p.702.
- Jorcín A, Nogueira MG. Benthic macroinvertebrates in the Paranapanema reservoir cascade (southeast Brazil). *Braz J Biol*. 2008; 68(4): 1013-1024.
- Krammer K, Lange H. Bacillariophyceae 4. Teil: Achnantheaceae, Kritische Ergänzungen zu Navicula (Lineolatae) und Gomphonema Gesamtliteraturverzeichnis Teil 1-4. Ssecond revised edition with “Ergänzungen und Revisionen” by H. Lange-Bertalot. Spektrum Akademischer Verlag Heidelberg. Berlin; 2004. 468p.
- Lee RE. Phycology. Cambridge: Cambridge University Press; 2008. p.535. Disponible en: <http://www.dbbe.fcen.uba.ar/contenido/objetos/PhycologyLee.pdf>
- Leyva P. El medio ambiente en Colombia. Bogotá: Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios ambientales; 2003. p. 543.
- Lowe RL. Periphyton patterns in lakes. En: Stevenson R, Bothwell M, Lowe RL, editor(s). *Algal Ecology: Freshwater benthic ecosystems*. San Diego: Academic Press; 1996. p. 57-76.
- Lowe RL, Furey PC, Röss JA, Johansen JR. Diatom biodiversity and distribution on wetwalls in Great Smokey Mountains National Park. *Southeast Nat*. 2007; 6: 135–152.
- Metzeltin D, Lange H. Tropical diatoms of South America, II: special remarks on biogeographic disjunction. A.R.G. Gantner; 2007. 877p.
- Mosisch TD, Bunn SE, Davies PM. The relative importance of

- shading and nutrients on algal production in subtropical streams. *Freshw Biol.* 2001; 46: 1269-1278.
- Patten DT. Riparian ecosystems of semi-arid North America: Diversity and human impacts. *Wetlands (Wilmington)*. 1998; 18(4): 498-512.
- R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. 2017. [01 de enero de 2018]. Disponible en: <https://www.R-project.org/>.
- Rial A. Variabilidad espacio-temporal de las comunidades de plantas acuáticas en un humedal de los Llanos de Venezuela. *Rev Biol Trop.* 2006; 54(2): 403-413.
- Rivera-Rondón C, Zapata A, Perez D, Morales Y, Ovalle H, Alvarez J. Caracterización limnológica de humedales de la planicie de inundación del río Orinoco (Orinoquía, Colombia). *Acta Biolo Colomb.* 2010; 15(1): 145-166.
- Roldán J, Ramírez G. Fundamentos de limnología neotropical. 2nd ed. Medellín: Editorial Universidad de Antioquia; 2008. p. 421.
- Romero M, Flantua G, Tansey K, Berrio J. Landscape transformations in savannas of northern South America: Land use/cover changes since 1987 in the Llanos Orientales of Colombia. *Appl Geogr.* 2012; 32(2): 766-776.
- Round F. Diatoms in river water-monitoring studies. *J Appl Phycol.* 1991; 3: 129-45.
- Rudel TK, Defries R, Asner GP, Laurance WF. Changing drivers of deforestation and new opportunities for conservation. *Conserv Biol.* 2009; 23(6): 1396-1405.
- Sala E, Duque R, Núñez M, Lamaro A. Diatoms from the Colombian Amazon: some species of the genus *Eunotia* (Bacillariophyceae). *Acta Amazon.* 2002; 32(4): 589-589.
- Sánchez ML, Pérez GL, Izaguirre I, Pizarro H. Influence of underwater light climate on periphyton and phytoplankton communities in shallow lakes from the Pampa plain (Argentina) with contrasting steady states. *J Limnol.* 2013; 72(1):1-6.
- Schiller DV, Martí E, Riera JL, Sabater F. Effects of nutrients and light on periphyton biomass and nitrogen uptake in Mediterranean streams with contrasting land uses. *Freshw Biol.* 2007; 52(5): 891-906.
- Spaulding S, Edlund M. In *Diatoms of the United States*. 2008. [04 de julio 2017]. Disponible en: <http://westerndiatoms.colorado.edu/taxa/genus>.
- Vázquez G, Aké J, Favila E. Algal assemblages and their relationship with water quality in tropical Mexican streams with different land uses. *Hydrobiologia.* 2011; 667(1): 173-189.
- Viloria De la Hoz J. Geografía económica de la Orinoquía. Documentos de trabajo sobre economía regional. 2009; 113: 1-97.
- Wetzel R. *Limnology*. 3 Ed. New York, USA: Academic Press; 2001. p.863.
- Wetzel RG, Likens GE. *Limnological analyses*. New York: Springer-Verlag; 1991. p.331

APÉNDICES

Apéndice 1. Características de los humedales estudiados.

Humedal	Coordenadas			Cobertura riparia	Sistema	Temporalidad	Vereda	Uso del suelo	Sustrato dominante	Tipos de sustratos
	N	W	Altitud							
BP1	4° 3'51.90"	73°37'01.90"	410	Boscosa	Léntico	Permanente	Vereda Barcelona	Residencial	Troncos	3
BP10	4° 4'44.00"	73°35'27.40"	394	Boscosa	Lótico	Permanente	Vereda Barcelona	Ganadería	Macrófitas	2
BP11	4° 4'38.00"	73°35'54.00"	397	Boscosa	Lótico	Permanente	Vereda Barcelona	Agrícola y Ganadería	Piedras	3
BP12	4° 4'33.10"	73°35'34.00"	396	Boscosa	Léntico	Permanente	Vereda Barcelona	Ganadería	Troncos	3
BP13	4° 3'39.40"	73°34'42.00"	381	Boscosa	Léntico	Permanente	Vereda Barcelona	Ganadería	Troncos	3
BP16	4° 3'56.30"	73°34'34.20"	378	Boscosa	Léntico	Permanente	Vereda Barcelona	Ganadería	Macrófitas	3
BP17	4° 3'39.50"	73°33'46.40"	370	Boscosa	Léntico	Permanente	Vereda Barcelona	Ganadería	Piedras	2
BP2	4° 4'04.90"	73°37'00.50"	410	Boscosa	Léntico	Permanente	Vereda Barcelona	Ganadería	Macrófitas	1
BP3	4° 4'08.40"	73°36'41.70"	408	Boscosa	Léntico	Permanente	Vereda Barcelona	Residencial	Macrófitas	2
BP6	4° 5'09.20"	73°37'21.90"	412	Boscosa	Léntico	Permanente	Vereda Barcelona	Ganadería	Macrófitas	3
BP8	4° 5'17.10"	73°35'50.80"	398	Boscosa	Lótico	Permanente	Vereda Barcelona	Ganadería	Troncos	2
BP9	4° 5'27.80"	73°34'39.70"	381	Boscosa	Léntico	Permanente	Vereda Barcelona	Residencial	Macrófitas	2
BPU	4° 4'25.30"	73°34'53.90"	386	Boscosa	Léntico	Permanente	Vereda Barcelona	Institucional, Agrícola, piscícola y Zooecría	Troncos	2
BT14	4° 3'45.10"	73°34'14.30"	373	Boscosa	Léntico	Temporal	Vereda Barcelona	Ganadería	Macrófitas	2
BT4	4° 4'29.90"	73°37'31.60"	412	Boscosa	Lótico	Temporal	Vereda Barcelona	Ganadería y Residencial	Rocas	2
HP16	4° 3'53.90"	73°33'26.30"	366	Herbácea	Léntico	Permanente	Vereda La Vigia	Ganadería	Piedras	2
HP9	4° 5'07.60"	73°37'25.60"	413	Herbácea	Léntico	Permanente	Vereda Barcelona	Agrícola y Piscícola	Rocas	1
HT1	4° 5'11.60"	73°37'37.50"	411	Herbácea	Léntico	Temporal	Vereda El Amor	Ganadería	Macrófitas	1
HT10	4° 4'16.40"	73°33'50.10"	371	Herbácea	Léntico	Temporal	Vereda Barcelona	Ganadería	Macrófitas	1
HT11	4° 4'23.20"	73°35'45.70"	393	Herbácea	Léntico	Temporal	Vereda Barcelona	Ganadería	Macrófitas	1
HT12	4° 4'16.80"	73°35'42.70"	393	Herbácea	Léntico	Temporal	Vereda Barcelona	Ganadería	Macrófitas	1
HT13	4° 4'34.80"	73°35'13.80"	390	Herbácea	Léntico	Temporal	Vereda Barcelona	Residencial	Macrófitas	2
HT14	4° 4'46.90"	73°37'33.20"	412	Herbácea	Léntico	Temporal	Vereda Barcelona	Ganadería	Macrófitas	1
HT17	4° 3'31.10"	73°37'12.10"	409	Herbácea	Léntico	Temporal	Vereda Cocuy	Ganadería	Troncos	3

(Continúa)

Apéndice 1. Características de los humedales estudiados (continuación)

Humedal	Coordenadas			Cobertura riparia	Sistema	Temporalidad	Vereda	Uso del suelo	Sustrato dominante	Tipos de sustratos
	N	W	Altitud							
HT2	4° 5'12.40"	73°35'27.40"	392	Herbácea	Léntico	Temporal	Vereda Barcelona	Ganadería	Macrófitas	1
HT3	4° 5'06.70"	73°35'13.40"	388	Herbácea	Léntico	Temporal	Vereda Barcelona	Ganadería, Agrícola y Residencial	Macrófitas	2
HT4	4° 3'51.10"	73°34'33.10"	378	Herbácea	Léntico	Temporal	Vereda Barcelona	Ganadería	Macrófitas	1
HT5	4° 4'40.70"	73°37'30.20"	413	Herbácea	Léntico	Temporal	Vereda Barcelona	Ganadería	Macrófitas	2
HT7	4° 4'29.80"	73°37'33.40"	414	Herbácea	Léntico	Temporal	Vereda El Amor	Ganadería	Macrófitas	2
HT8	4° 4'22.60"	73°33'53.60"	371	Herbácea	Léntico	Temporal	Vereda Barcelona	Ganadería e Institucional	Macrófitas	1

Apéndice 2. Descripción general de las morfoespecies encontradas y rótulos usados en los análisis multivariados

Morfoespecie	Rotulo en RDA	Frecuencia de aparición (%)	Abundancia máxima (%)
<i>Acutodesmus</i> cf. <i>dimorphus</i> (Turpin) P.M.Tsarenko in Tsarenko & Petlovanny	Acu dim	26,67	36,54
<i>Ankistrodesmus</i> cf. <i>falcatus</i> (Corda) Ralfs	Ank fal	13,33	3,49
<i>Ankistrodesmus</i> sp1	Ank sp1	16,67	17,31
<i>Chlamydomonas</i> sp1	Cha sp1	36,67	20,75
<i>Desmodesmus</i> sp2	Dmo sp2	10,00	8,77
<i>Oedogonium</i> sp1	Oed sp1	73,33	88,89
<i>Oedogonium</i> sp2	Oed sp2	10,00	9,05
<i>Sphaerocystis</i> sp1	Stis sp1	20,00	23,50
<i>Chroococcus</i> sp1	Coc sp1	13,33	15,00
<i>Cyanophyceae</i> sp1	Cya sp1	6,67	47,79
<i>Cyanophyceae</i> sp3	Cya sp3	10,00	59,58
<i>Cyanophyceae</i> sp5	Cya sp5	10,00	72,37
<i>Hapalosiphon</i> sp1	Hap sp1	10,00	63,09
<i>Hapalosiphon</i> sp2	Hap sp2	10,00	98,67
<i>Oscillatoria</i> sp1	Osc sp1	40,00	96,77
<i>Oscillatoria</i> sp3	Osc sp3	10,00	93,54
<i>Phormidium</i> sp1	Pho sp1	6,67	74,02
<i>Planktothrix</i> spp	Plak spp	16,67	44,17
<i>Scytonema</i> sp1	Scy sp1	6,67	99,13
<i>Trachelomonas</i> cf. <i>volvocinopsis</i> Svirenko	Tra vol	23,33	1,77
<i>Trachelomonas</i> sp3	Tra sp3	20,00	5,56
<i>Botryococcus</i> spp	Bot spp	20,00	1,29
<i>Actinotaenium</i> sp1	Act sp1	56,67	36,28

(Continúa)

Apéndice 2. Descripción general de las morfoespecies encontradas y rótulos usados en los análisis multivariados (*continuación*)

Morfoespecie	Rotulo en RDA	Frecuencia de aparición (%)	Abundancia máxima (%)
<i>Actinotaenium</i> sp2	Act sp2	13,33	0,38
<i>Actinotaenium</i> sp5	Act sp5	10,00	5,00
cf <i>Cylindrocystis</i> sp2	Cyl sp2	10,00	11,67
<i>Closterium</i> sp13	Cl sp13	30,00	3,54
<i>Cosmarium</i> cf. <i>hornavanense</i> Gutwinski	Co hor	13,33	0,63
<i>Cosmarium</i> cf. <i>obsoletum</i> (Hantzsch) Reinsch	Co obs	10,00	3,06
<i>Cosmarium</i> cf. <i>pseudoconnatum</i> Nordstedt	Co pcon	16,67	0,93
<i>Cosmarium</i> cf. <i>pyramidatum</i> Brébisson ex Ralfs	Co pyr	16,67	1,74
<i>Cosmarium</i> sp1	Co sp1	20,00	2,19
<i>Cosmarium</i> sp10	Co sp10	20,00	1,89
<i>Cosmarium</i> sp13	Co sp13	10,00	0,94
<i>Cosmarium</i> sp14	Co sp14	10,00	3,54
<i>Cosmarium</i> sp20	Co sp20	16,67	4,42
<i>Cosmarium</i> sp21	Co sp21	13,33	11,50
<i>Cosmarium</i> sp4	Co sp4	13,33	0,47
<i>Cosmarium</i> sp9	Co sp9	10,00	1,68
<i>Euastrum</i> cf. <i>ansatum</i> var. <i>pyxidatum</i> Delponte	Eua anp	30,00	2,31
<i>Euastrum</i> cf. <i>validum</i> West & G.S.West	Eua val	26,67	9,73
<i>Euastrum</i> sp10	Eua sp10	16,67	3,77
<i>Micrasterias</i> cf. <i>furcata furcata</i> C.Agardh ex Ralfs	Mic fur	10,00	4,37
<i>Micrasterias</i> cf. <i>laticeps</i> Nordstedt	Mic lat	10,00	3,06
<i>Mougeotia</i> spp	Mou spp	40,00	69,57
<i>Netrium</i> sp10	Net sp10	20,00	13,10
<i>Onychonema</i> sp1	Ony sp1	10,00	4,73
<i>Pleurotaenium</i> cf. <i>ehrenbergii</i> (Ralfs) De Bary	Ple ehr	13,33	0,45
<i>Spirogyra</i> spp	Spi spp	40,00	45,15
<i>Staurastrum</i> cf. <i>teliferum</i> Ralfs	Stu tel	16,67	1,89
<i>Zygnema</i> spp	Zyg spp	13,33	84,42
<i>Eunotia</i> aff. <i>boreoalpina</i> Lange-Bertalot & Nörpel-Schempp	Eu sp2	96,67	32,94
<i>Frustulia undosa</i> Metzeltin & Lange-Bertalot	Fru sp1	93,33	30,54
<i>Encyonopsis frequentis</i> Krammer	Enp sp1	76,67	15,20
<i>Eunotia parasilii</i> Metzeltin & Lange-Bertalot	Eu sp36	73,33	26,36
<i>Eunotia</i> cf. <i>subarcuatooides</i> Alles, Nörpel & Lange-Bertalot	Eu sp20	73,33	15,30
<i>Navicula</i> cf. <i>cryptotenella</i> Lange-Bertalot	Nav sp2	70,00	21,93
<i>Eunotia camelus</i> Ehrenberg	Eu sp4	70,00	9,48

(Continúa)

Apéndice 2. Descripción general de las morfoespecies encontradas y rótulos usados en los análisis multivariados (continuación)

Morfoespecie	Rotulo en RDA	Frecuencia de aparición (%)	Abundancia máxima (%)
<i>Luticola</i> sp1	Lut sp1	70,00	2,13
<i>Brachysira rostrata</i> (Krasske) Metzeltin & Lange-Bertalot	Bra sp2	63,33	29,60
<i>Kobayasiella</i> sp1	Kob sp1	60,00	38,05
<i>Chamaepinnularia mediocris</i> (Krasske) Lange-Bertalot & Krammer	Cha sp1	60,00	3,43
<i>Frustulia</i> sp2	Fru sp2	53,33	12,34
<i>Pinnularia</i> cf. <i>brauniana</i> (Grunow) Studnicka	Pin sp9	53,33	12,34
<i>Pinnularia brauniana</i> (Grunow) Studnicka	Pin sp3	53,33	4,52
<i>Eunotia</i> aff. <i>pileus</i> (Ehrenberg) Reichardt	Eu sp9	46,67	25,78
<i>Gomphonema</i> cf. <i>lagenula</i> Kützing	Gom sp4	46,67	10,52
<i>Eunotia</i> sp40	Eu sp40	46,67	4,41
<i>Eunotia</i> sp6	Eu sp6	46,67	4,02
<i>Mayamaea</i> sp1	May sp1	43,33	63,08
<i>Frustulia</i> sp3	Fru sp3	43,33	8,57
<i>Brachysira brebissonii</i> R.Ross	Bra sp1	40,00	46,95
<i>Frustulia</i> aff. <i>magna</i> Metzeltin & Lange-Bertalot	Fru sp6	40,00	13,51
<i>Navicula</i> cf. <i>heimansioides</i> Lange-Bertalot	Nav sp1	40,00	10,50
<i>Pinnularia subcapitata</i> W.Gregory	Pin sp7	40,00	4,40
<i>Pinnularia</i> spp1	Pin sp1	40,00	3,88
<i>Actinella</i> cf. <i>brasiliensis</i> Grunow	Act sp1	40,00	3,11
<i>Pinnularia</i> sp10	Pin sp10	40,00	2,87
<i>Eunotia yanomami</i> Metzeltin & Lange-Bertalot	Eu sp1	40,00	2,93
<i>Kobayasiella</i> sp3	Kob sp3	36,67	19,17
<i>Frustulia</i> sp4	Fru sp4	36,67	54,90
<i>Nupela</i> cf. <i>acaciensis</i> Vouilloud & Sala	Nup sp1	36,67	43,77
<i>Eunotia</i> cf. <i>indica</i> Grunow	Eu sp3	36,67	16,20
<i>Encyonema</i> sp1	Enc sp1	36,67	9,77
<i>Eunotia</i> sp32	Eu sp32	36,67	3,48
<i>Eunotia</i> sp15	Eu sp15	36,67	2,13
<i>Eunotia</i> sp34	Eu sp34	33,33	5,86
<i>Fragilariforma javanica</i> (Hustedt) C.Wetzel, E.Morales & L.Ector	Frag sp1	33,33	8,90
<i>Kobayasiella</i> aff. <i>venezuelensis</i> Lange-Bertalot	Kob sp4	33,33	6,33
<i>Stenopterobia</i> sp3	Ste sp3	33,33	13,66
<i>Nitzschia bryophila</i> (Hustedt) Hustedt	Nit sp1	33,33	3,08
<i>Stenopterobia</i> aff. <i>densestriata</i> (Hustedt) Krammer	Ste sp2	33,33	4,18
<i>Stauroneis</i> sp2	Sta sp2	33,33	2,93

(Continúa)

Apéndice 2. Descripción general de las morfoespecies encontradas y rótulos usados en los análisis multivariados (*continuación*)

Morfoespecie	Rotulo en RDA	Frecuencia de aparición (%)	Abundancia máxima (%)
<i>Pinnularia</i> sp16	Pin sp16	33,33	2,24
<i>Pinnularia</i> sp18	Pin sp18	33,33	1,23
<i>Kobayasiella</i> sp2	Kob sp2	30,00	9,41
<i>Surirella</i> sp1	Sur sp1	30,00	6,00
<i>Craticula</i> spp3	Cra sp3	26,67	6,17
<i>Pinnularia</i> cf. <i>microstauron</i> (Ehrenberg) Cleve	Pin sp29	26,67	7,53
<i>Sellaphora</i> cf. <i>tridentula</i> (Krasske) C.E.Wetzel	Se sp1	26,67	2,15
<i>Eunotia</i> sp37	Eu sp37	26,67	5,38
<i>Eunotia</i> sp45	Eu sp45	26,67	1,29
<i>Navicula</i> sp3	Nav sp3	23,33	3,81
<i>Eunotia</i> sp41	Eu sp41	23,33	2,46
<i>Pinnularia</i> sp17	Pin sp17	23,33	1,27
<i>Brachysira Jankae</i> Metzeltin & Lange-Bertalot	Bra sp3	20,00	8,47
<i>Eunotia</i> sp39	Eu sp39	20,00	6,49
<i>Eunotia</i> sp42	Eu sp42	20,00	5,43
<i>Stenopterobia krammeri</i> Metzeltin & Lange-Bertalot	Ste sp1	20,00	2,73
<i>Frustuliasp7</i>	Fru sp7	20,00	3,42
<i>Pinnularia</i> sp2	Pin sp2	20,00	1,67
<i>Eunotia</i> sp19	Eu sp19	20,00	2,86
<i>Eunotia</i> sp27	Eu sp27	20,00	1,35
<i>Neidium</i> cf. <i>affine</i>	Nei sp2	20,00	1,24
<i>Eunotia</i> sp51	Eu sp51	16,67	4,10
<i>Gomphonema archaeovibrio</i> Lange-Bertalot & E. Reichardt	Gom sp1	16,67	4,44
<i>Eunotia</i> cf. <i>formica</i> Ehrenberg	Eu sp43	16,67	2,42
<i>Fallacia</i> sp2	Fa sp2	16,67	2,13
<i>Pinnularia</i> sp21	Pin sp21	16,67	1,44
<i>Nitzschia</i> sp2	Nit sp2	16,67	1,23
<i>Eunotia trigibba</i> Hustedt	Eu sp30	16,67	1,21
<i>Eunotia</i> sp26	Eu sp26	16,67	1,35
<i>Luticola</i> sp2	Lut sp2	16,67	1,11
Spp. <i>Eunotia</i> aff. <i>naegelii</i> Migula	Eu sp11	16,67	0,98
<i>Pinnularia</i> sp27	Pin sp27	16,67	0,49
<i>Eunotia</i> sp17	Eu sp17	16,67	0,83
<i>Frustulia</i> cf. <i>crassinervia</i> (Brébisson ex W.Smith) Lange-Bertalot & Krammer	Fru sp5	13,33	15,02

(Continúa)

Apéndice 2. Descripción general de las morfoespecies encontradas y rótulos usados en los análisis multivariados (continuación)

Morfoespecie	Rotulo en RDA	Frecuencia de aparición (%)	Abundancia máxima (%)
<i>Eunotia</i> sp60	Eu sp60	13,33	10,80
<i>Humidophila</i> cf. <i>contenta</i> (Grunow) D. G Mann	Hu sp2	13,33	10,45
<i>Craticula</i> sp2	Cra sp2	13,33	2,21
<i>Stenopterobia delicatissima</i> (F.W.Lewis) Brébisson ex Van Heurck	Ste sp4	13,33	2,46
<i>Eunotia</i> sp38	Eu sp38	13,33	3,31
<i>Encyonopsis</i> cf. <i>cesatii</i> (Rabenhorst) Krammer	Enp sp3	13,33	2,07
<i>Mayamaea</i> sp2	May sp2	13,33	3,85
<i>Eunotia rabenhorstii</i> Cleve & Grunow	Eu sp18	13,33	2,45
<i>Eunotia georgii</i> Metzeltin & Lange-Bertalot	Eu sp29	13,33	2,07
<i>Stauroneis</i> aff. <i>gracilior</i> Reichardt	Sta sp1	13,33	2,54
<i>Eunotia</i> cf. <i>torganiae</i> Metzeltin & Lange-Bertalot	Eu sp23	13,33	1,45
<i>Pinnularia</i> cf. <i>divergens</i> var. <i>mesoleptiformis</i> Krammer & Metzeltin	Pin sp11	13,33	1,88
<i>Pinnularia</i> sp23	Pin sp23	13,33	0,98
<i>Luticola</i> sp3	Lut sp3	13,33	0,55
<i>Eunotia mucophila</i> (Lange-Bertalot, Nörpel-Schempp & Alles) Lange-Bertalot	Eu sp54	10,00	30,00