

**GREMIOS ECOLÓGICOS DE DIATOMEAS EN LAGOS DE PÁRAMO DEL
PARQUE NACIONAL NATURAL CHINGAZA, CUNDINAMARCA**

WILMER JAVIER ARGUELLO RUEDA

UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER

FACULTAD DE CIENCIAS

ESCUELA DE BIOLOGÍA

BUCARAMANGA

2016

**GREMIOS ECOLÓGICOS DE DIATOMEAS EN LAGOS DE PÁRAMO DEL
PARQUE NACIONAL NATURAL CHINGAZA, CUNDINAMARCA**

WILMER JAVIER ARGUELLO RUEDA

Trabajo de grado modalidad pasantía de investigación

DIRECTOR DE PASANTÍA

CARLOS ALBERTO RIVERA RONDÓN PhD.

UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER

FACULTAD DE CIENCIAS

ESCUELA DE BIOLOGÍA

BUCARAMANGA

2016

Dedicatoria

A mis padres...

AGRADECIMIENTOS

A Juan Lorenzo Arguello y Myriam Rueda, mis padres que con su esfuerzo y apoyo incondicional me permitieron el poder realizar este sueño de formarme como Biólogo.

A Wendy Duarte, "mi Wanda" por ser mi compañera durante todo el camino.

A Carlos Rivera mi profesor y tutor de proyecto de grado, por enseñarme una nueva visión de la ciencia y la vida

A todos profundo agradecimiento.

CONTENIDO

INTRODUCCIÓN	14
OBJETIVOS.....	17
OBJETIVO GENERAL.....	17
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	17
1. MARCO TEÓRICO	18
1.1 PARAMOS.....	18
1.2 LAS DIATOMEAS.....	18
1.3 ESTUDIO DE LAS DIATOMEAS EN COLOMBIA	19
1.4 GREMIOS ECOLÓGICOS DE DIATOMEAS.....	20
2. ÁREA DE ESTUDIO MATERIALES Y MÉTODOS	23
2.1 FASE DE CAMPO	24
2.2 FASE DE LABORATORIO.....	24
2.3 ESTUDIO MORFOLÓGICO Y TAXONÓMICO	25
2.4 ANÁLISIS DE DATOS	26
2.4.1 ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	26
3. RESULTADOS.....	27
3.1 CARACTERÍSTICAS DE LOS SUSTRATOS ESTUDIADOS.....	27
3.2 FLORA DIATOMOLÓGICA.....	28
3.3 ANÁLISIS DE LOS RASGOS MORFOLÓGICOS ESTUDIADOS Y SU RELACIÓN CON LOS GREMIOS ECOLÓGICOS.....	29
3.4 BIOVOLUMEN	30
3.5 GREMIOS ECOLÓGICOS.....	33
3.6 INFLUENCIA DEL SUSTRATO SOBRE EL TIPO DE GREMIO.....	35
3.7 ÍNDICES DE DIVERSIDAD Y ANÁLISIS DE VARIANZA.....	37
4. ANÁLISIS Y DISCUSIÓN DE RESULTADOS	39
4.1 INFLUENCIA DEL SUSTRATO SOBRE LOS GREMIOS DE DIATOMEAS....	39
4.2 DIVERSIDAD DE GREMIOS	40
5. CONCLUSIONES	42

RECOMENDACIONES PARA POSTERIORES ESTUDIOS43
BIBLIOGRAFÍA.....44
ANEXOS.....55

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Localización del área de estudio y lagos muestreados.....	23
Figura 2. Perfil mostrando la fisionomía de los sustratos muestreados; fueron muestreados dos tipos de sustrato en la zona litoral de las lagunas. A. Laguna Buitrago: 1. <i>Sphagnum</i> sp, 2. <i>Drepanocladus</i> sp; B. Laguna Siecha Media: 3. <i>Isotachis</i> sp, 4. <i>Isoetes</i> sp; C. Laguna Verde 5. Sedimento fino, 6. <i>Myriophyllum</i> sp. D. Laguna Seca, 7. <i>Elatine</i> sp, 8. Sedimento fino.....	28
Figura 3. Número de morfoespecies registradas por género de diatomeas.	29
Figura 4. Análisis de Escalamiento Multidimensional donde se incluyen las formas de vida y hábito de crecimiento (color negro) analizadas para cada gremio ecológico (color rojo).....	30
Figura 5. Porcentajes de Biovolumen para los diferentes géneros de diatomeas en cada tipo de sustrato estudiado.	31
Figura 6. Morfoespecies con Biovolumen superior al 5% para cada Lago y sustrato estudiado.	33
Figura 7. Biovolumen para cada gremio de diatomeas en las lagunas estudiadas.	34
Figura 8. Diagrama de caja mostrando valores medios de biovolumen para los gremios evaluados. A. Gremio Móvil, B. Gremio Bajo, C. Gremio Alto, D. Gremio Planctónico.	37
Figura 9. Box plot, mostrando las diferencias entre las medias para los índices de Shannon-Weaver y Dominancia de Simpson.	38

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Descripción de Gremios ecológicos de diatomeas. Adaptado de Passy (2007) y (Rimet & Bouchez, 2012).....	21
Tabla 2. Lagos y tipos de sustrato muestreados.....	27
Tabla 3. Resultados para análisis de varianza evaluando los gremios de diatomeas con respecto al tipo sustrato (Sedimento y macrófitas).	35
Tabla 4. Análisis de regresión para gremios de diatomeas y variable sustrato, mostrando valores de significancia para Gremio Bajo y Móvil.	35
Tabla 5. p-valores resultantes del análisis de varianza realizado en la diversidad de gremios ecológicos entre los tipos de sustrato de cada lago (n=6) y comparando la diversidad entre los sustratos sedimento y vegetación para todos los lagos (n=24).	36

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. Listado de morfoespecies halladas en cuatro lagunas del páramo de Chingaza.....	51
Anexo 2. Fotografías de morfoespecies pertenecientes a los gremios ecológicos de diatomeas. Los números de las fotografías corresponden a la numeración asignada en el anexo 1.....	55
Anexo 3. Ejemplos de formas de vida y hábitos de crecimiento en los gremios ecológicos de las diatomeas.....	65

RESUMEN

TITULO: GREMIOS ECOLÓGICOS DE DIATOMEAS EN LAGOS DE PARAMO DEL PARQUE NACIONAL NATURAL CHINGAZA, CUNDINAMARCA*

AUTOR: WILMER JAVIER ARGUELLO RUEDA. *

PALABRAS CLAVE: Bacillariophyta, Perifiton, formas de vida, grupos biológicos, microhábitat.

DESCRIPCIÓN:

En la zona litoral de lagunas de alta montaña, los sustratos naturales como macrófitas, rocas y sedimentos son ambientes propicios para el desarrollo de comunidades de diatomeas perifíticas, organismos que pueden ser excelentes indicadores ambientales. Sin embargo, en Colombia han sido poco estudiados los requerimientos ecológicos de las especies y la relación de su morfología con el ambiente. Se estudió el efecto del tipo de sustrato sobre la composición y diversidad de gremios ecológicos de diatomeas perifíticas en lagos del Páramo de Chingaza. En una campaña de muestreo en las lagunas Buitrago, Verde, Seca y Siecha, fueron colectadas muestras de diatomeas en dos tipos de sustrato: macrófitas y sedimento fino. Las diatomeas se observaron al microscopio de contraste y se registraron características morfológicas de los individuos, como la longitud y sus hábitos de crecimiento (ej. adnadas, postradas, erectas, etc.). A partir de estos rasgos los individuos se asignaron a los gremios ecológicos del perifiton: Alto, Bajo, Móvil y Planctónico. Los individuos de cada morfotipo fueron medidos y los datos de abundancia se expresaron en biovolumen. La flora de diatomeas estuvo compuesta de 139 morfoespecies distribuidas en 18 géneros. El gremio Alto dominó en tres de los lagos estudiados, seguido por el gremio Bajo, mientras que los gremios Móvil, y Planctónico se presentaron en bajas proporciones. Los análisis estadísticos indicaron un aumento significativo del gremio Bajo en macrófitas y del gremio Móvil en sedimentos. La abundancia de los gremios Alto y Planctónico fue explicado significativamente por el pH y los nutrientes. La diversidad de gremios fue más alta en las macrófitas, sugiriendo que la complejidad del microhábitat promueve una mayor variedad de formas. El tipo de sustrato tuvo un efecto sobre la composición, morfología y la diversidad de gremios en el perifiton de los lagos estudiados.

****Trabajo de grado, modalidad pasantía de investigación.**

****Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. Director Ph.D. Carlos Alberto Rivera Rondón (Pontificia Universidad Javeriana).**

ABSTRACT

TITLE: ECOLOGICAL GUILDS OF DIATOMS IN LAKES OF PARAMO NATURAL NATIONAL PARK CHINGAZA, CUNDINAMARCA. *

AUTOR: WILMER JAVIER ARGUELLO RUEDA. *

KEY WORDS: Bacillariophyta, periphyton, life forms, biological traits, microhabitat.

DESCRIPTION:

In the littoral zone of high mountain lakes, the natural substrates, such as macrophytes, rocks and sediments provide adequate habitat for developing of diatom communities. Diatoms can be used as environmental indicators. A few number of studies about ecological requirements of diatom species, and the relationship between their morphology and the environment has been developed in Colombia. The effect of the substrate type on the composition and diversity of ecological guilds of periphytic diatoms in lakes of the Chingaza Paramo was studied. A single survey was carry out in Buitrago, Verde, Seca and Siecha lakes. Samples for diatoms analysis were collected in two types of substrate in each lake: macrophytes and fine sediment. Diatoms were identified using a contrast microscopy and morphological characteristics of individuals, such as length and growth habits (eg. Adnate, prostrate, erect, etc.) were recorded. Species were assigned to the guilds High, Low, Mobile and Plankton. Individuals from each morphotype were measured and abundance data were expressed as percentage of total biovolume. Diatom flora consisted of 139 morphospecies and 18 genera. The High guild dominated three of the lakes studied, followed by the Low guild, while Mobile and Plankton guild were presented in low proportions. Statistical analysis indicated a significant increase of Low guild in macrophytes and Mobile Guild in sediments. The abundance of High and Planktonic guilds was explained significantly by pH and nutrients. The diversity of traits was higher in the macrophytes, suggesting that the complexity of microhabitats promotes greater variety of diatom shapes. The type of substrate had an effect on the composition, morphology and diversity of guilds in the periphyton of the studied lakes.

**** Final degree project.**

**** Science Faculty. Biology School. Director Ph.D. Carlos Alberto Rivera Rondón (Pontificia Universidad Javeriana).**

INTRODUCCIÓN

Los páramos son ecosistemas de suma importancia para la ecología y economía nacional puesto que poseen gran valor por su flora y fauna endémica; además de su atractivo paisajístico. Económicamente son lugares de producción de alimentos y fuente del agua potable para la mayoría de la población humana que habita el norte de la cordillera de los Andes (Luteyn, 1992). En este tipo de ecosistema se pueden encontrar variados cuerpos de agua como turberas, praderas inundables y lagunas que son hábitat adecuado para el establecimiento de comunidades de algas.

Entre las algas, las diatomeas (Bacillariophyta) son el grupo que presenta la mayor riqueza de especies y pueden vivir en gran variedad de ambientes, incluyendo aquellos que poseen condiciones físico-químicas extremas (Round et al., 1991). Estas algas poseen especies de hábito sésil asociadas a comunidades bentónicas así como especies que poseen capacidad de formar colonias y adherirse al sustrato (Round, 1990; Cox, 1996).

Para la clasificación de las diatomeas tradicionalmente se ha utilizado el enfoque taxonómico el cual agrupa a los organismos en base a relaciones filogenéticas y que conlleva a una precisa identificación de las especies (Rimet & Bouchez, 2012). Paralelo a este tipo de clasificación taxonómica, se ha desarrollado un tipo de categorización basada en morfología, donde se agrupan los organismos en base a sus rasgos biológicos y funcionales, como por ejemplo, su forma de vida, (solitarias o coloniales, tamaño, tipo de células, móviles o sésiles), así como medidas de sus dimensiones y biovolumen (Berthon, Bouchez, & Rimet, 2011; Passy, 2007; Wang et al., 2005). En este tipo de ordenación se agrupan especies que pueden tener o no filiación taxonómica, pero que comparten requerimientos ecológicos y ambientales. Esta aproximación tiene la ventaja de que se puede estudiar la relación de las diatomeas con el ambiente sin tener la completa identificación de las especies.

A pesar que se conoce que variables como luz, pH y diferentes gradientes de profundidad influyen en la distribución de las diatomeas (Stevenson & Stoermer, 1981; Burkholder, 1996), poco se sabe sobre cómo cambia la morfología y los grupos de diatomeas en función del tipo de sustrato acuático. Para el caso de la vegetación acuática, estudios indican que actúan como sustratos inertes que permiten la colonización por parte de las diatomeas, solo en base a caracteres morfológicos (Cattaneo & Kalff, 1979; Lalonde & Downing, 1991; Cattaneo et al., 1998; Jones et al., 2000). Para los sedimentos, la estructura y nutrientes que los componen condicionan el desarrollo de diferentes grupos de algas bentónicas (Burkholder, 1996). Por lo general en tipos de sustrato como por ejemplo arena

fango o sedimentos se encuentran habitados por diatomeas con capacidad de movimiento rápido y que generalmente tienden a poseer tallas más grandes que aquellas diatomeas que se encuentran presentes en otros tipo de sustratos o en la columna de agua, esto se debe a que poseen mayor capacidad de almacenamiento de nutrientes, así como capacidad de movimiento de microambientes que posean menor o mayor concentración de moléculas orgánicas (Johnson et al., 1997; Pringle, 1990).

Dado que la morfología de los organismos puede variar en función del hábitat donde se encuentran, el objetivo de mi investigación fue determinar si el sustrato podría ser un factor importante en la variabilidad y estructura de las comunidades de diatomeas, comparando la composición en gremios ecológicos de diatomeas en diferentes tipos de sustrato. Se planteó como hipótesis que el tipo de sustrato actúa como un factor físico que selecciona distintas formas de diatomeas y por lo tanto, distintos tipos de gremios ecológicos. Los organismos que pueden habitar el sedimento poseen estructuras que le permiten movilidad dependiendo de las condiciones de luz en el entorno (Round, 1990), mientras que las diatomeas asociadas a la vegetación acuática serán sésiles y estarán adheridas a este sustrato, encontrando distintas comunidades y gremios ecológicos en cada ambiente estudiado (Burkholder, 1996).

COMPETENCIAS

1. Profundizar en el reconocimiento de las principales características morfológicas y ecológicas de las algas.
2. Obtener destreza en técnicas de laboratorio para el estudio de algas.
3. Manejar herramientas estadísticas, para el análisis de datos, obtenidos en estudios limnológicos e interpretación de los mismos desde una visión ecosistémica.
4. Reconocer y aplicar los principios que gobiernan las interacciones entre los organismos, su ambiente y los factores que los alteran.
5. Proponer y validar modelos explicativos de situaciones o fenómenos biológicos, mediante el uso de herramientas estadísticas para generar predicciones que apoyen procesos de generación de nuevo conocimiento científico y de toma de decisiones.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Evaluar si existe algún tipo de efecto por parte de diferentes sustratos, sobre la composición y diversidad de gremios ecológicos de diatomeas perfiticas en lagunas del Páramo de Chingaza.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- 1.** Categorizar las morfoespecies de diatomeas de los lagos estudiados en gremios ecológicos.
- 2.** Estudiar la composición y diversidad de gremios ecológicos de diatomeas en diferentes sustratos.
- 3.** Identificar el efecto del tipo de sustrato sobre la diversidad de los gremios ecológicos de diatomeas.

1. MARCO TEÓRICO

1.1 PARAMOS

Los páramos son ecosistemas que solo se encuentran en las cumbres de regiones neotropicales, presentes en las zonas de alta montaña de Centro y Sudamérica, Asia, África y Oceanía. En Sudamérica se puede encontrar este tipo de ecosistema en países como Venezuela, Colombia, Ecuador y Perú, formando un corredor interrumpido entre la cordillera de Mérida en Venezuela hasta la depresión de Huancabamba en Perú (Hofstede et al., 2003). Su origen es glacial y poseen diversos cuerpos de agua como lagunas, pantanos y praderas húmedas con un límite inferior de 3000 metros de altura y un límite superior entre 4500-4800 metros (Monasterio, 1980).

En Colombia ocupan aproximadamente el 3% del territorio Nacional continental representando este porcentaje el 50% de los páramos del mundo (Hofstede et al., 2003). Estos ecosistemas son de suma importancia, por poseer gran capacidad de captación y regulación de agua; generándose gran parte de las fuentes de agua que comprenden la compleja red hidrológica de Colombia, prestando servicios ecosistémicos muy importantes; como regulación y producción del suministro de agua de riego, potable e hidroelectricidad en ciudades como Bogotá D.C. la cual se abastece en un 80% del agua producto del complejo del páramo ubicado en el Parque Nacional Natural (PNN) Chingaza (Memorias del Congreso Mundial De Paramos, 2002; Hofstede , 2002).

1.2 LAS DIATOMEAS

Las algas bentónicas son importantes contribuyentes de la productividad primaria de los ecosistemas lenticos, especialmente en ambientes oligotróficos (Liboriussen & Jeppesen, 2003). Dentro de los grupos de algas que conforman el bentos, las diatomeas son el grupo generalmente dominante y se encuentran presentes tanto en zonas marinas como dulceacuícolas siendo abundantes en lagos que poseen baja concentración de nutrientes (Stevenson & Stoermer, 1981; Roberts & Boylen, 1988).

La morfología de las diatomeas puede verse influenciada por diversos factores ambientales que condicionan el desarrollo de sus células; entre estos encontramos la luz que es una de las más importantes ya que de ella depende directamente la fotosíntesis (Hill, 1996). Otros factores que afectan el crecimiento de las diatomeas son, la turbidez, la fluctuación del nivel del agua, la temperatura y el tipo de sustrato (Cox, 1996; Cantonati et al., 2009). Los sustratos influyen sobre la composición y abundancia de diatomeas bénticas en los lagos, debido a que la transición desde la zona litoral a la zona pelágica puede estar marcada por

diferentes sustratos naturales como roca, arena, grava, barro y plantas acuáticas (macrófitas) (Burkholder, 1996; Flower et al., 2007). Por tanto, todas estas variaciones de sustrato proporcionan diferentes condiciones físicas y químicas para el desarrollo de floras diatomológicas distintas (Krecji & Lowe, 1986; Pringle 1990; Burkholder, 1996).

1.3 ESTUDIO DE LAS DIATOMEAS EN COLOMBIA

Para Colombia existen variados estudios sobre diatomeas, tanto en ambientes loticos como lénticos, donde el enfoque principal de estos estudios es ecológico, taxonómico y de evaluación de la calidad del agua (Montoya-Moreno et al., 2011; 2012; Sala et al., 2002; 2008, Sala & Ramírez 2008 Vouilloud et al., 2010, 2014). Siendo pocos los estudios donde se tiene en cuenta la morfología y los rasgos biológicos de las diatomeas (Rivera & Donato, 2008).

Estudios taxonómicos sobre diatomeas también se han realizado en ciénagas colombianas siendo los más recientes los de Sala et al., (2008), Montoya-Moreno et al., (2011), Montoya & Aguirre (2008) quienes realizan una descripción de los taxones presentes en algunos ecosistemas lénticos, incluida la ciénaga de Tumaradó, Chocó, el complejo cenagoso de Ayapel; investigando los ensamblajes de diatomeas perifíticas asociadas a raíces de macrófitas en los sistemas cenagosos.

En general, los estudios de diatomeas bentónicas en Colombia se han realizado en ríos Alto Andinos y han estado enfocados en estudiar la estructura y composición de las comunidades diatomológicas y su relación con las variables ambientales del agua (Pedraza-Garzón & Donato-Rondón, 2011; Ramírez & Plata-Díaz, 2008; Díaz-Quirós & Rivera-Rondón 2004, Rivera & Donato, 2008).

Otros estudios, realizados principalmente en sistemas lénticos de Antioquia, registran especies de diatomeas en comunidades perifíticas (Moreno, 1989; Sierra & Ramirez, 2000). Para lagos de páramo se pueden mencionar los de Donato & Rodriguez, (1996) y Donato (2010) y en sistemas lóticos se han desarrollado trabajos como los de Montoya (1998) en el río Medellín y Hernández et al., (2005) en la quebrada La Vega- Antioquia.

Recientemente se han realizado investigaciones en el campo de la paleolimnología enfocada en diatomeas. Trabajos como los de Lozano et al., (1999) y Vélez *et al.*, (2001, 2003, 2005 y 2006), han permitido reconstrucciones basadas en diatomeas, las cuales han sido fundamentales para la comprensión de la ecología actual.

En cuanto a estudios donde se use el enfoque de gremios ecológicos de diatomeas en Colombia han sido nulos; si habiendo trabajos donde la morfología y rasgos biológicos ha sido tratado generalmente para la comunidad fitoplanctónica en donde se incluye el componente diatomológico, pero que, no es el eje central de estudio. Para Colombia, estudios relacionados con rasgos biológicos y funcionales se destacan los de Gómez (2008) y Palma (2011), quienes realizaron los primeros estudios de este tipo en la amazonia colombiana en el lago Yahuaraca. Palma (2011) estudió el fitoplancton de 20 lagos y cinco ríos en dos períodos hidrológicos (aguas bajas y en ascenso) del río Amazonas, clasificando el fitoplancton en grupos morfológicos-funcionales. Hernández et al., (2012) realizaron un estudio sobre seis sistemas lénticos de las regiones amazónica, andina y caribe, concluyendo que los rasgos morfológicos permiten evidenciar diferencias entre los seis sistemas, adicionalmente se observaron particularidades de la ecología de los organismos en función de los distintos escenarios ambientales; la morfología del fitoplancton caracterizada por rasgos como el área superficial, el volumen, la dimensión lineal máxima y la relación S/V representan caracteres que inciden en las estrategias de adaptación ambiental en los diferentes sistemas.

1.4 GREMIOS ECOLÓGICOS DE DIATOMEAS

La importancia ecológica de las formas de crecimiento ha sido reconocida para el fitoplancton y las diatomeas en las décadas de 1970-1980 (Margalef, 1978; Littler & Littler, 1980; Steinman et al., 1992; Carrick & Steinmann, 2001). Las formas de vida hace referencia a los diferentes tipos de habito de crecimiento de las algas bentónicas basadas en la forma, postura, tipo de adhesión y motilidad de las especies, son características fundamentales en el éxito ecológico de los organismos en donde especies poco relacionadas taxonómicamente pueden utilizar el mismo tipo de hábitat y competir por los mismos recursos (Hudon & Bourget, 1981; Hudon y Legendre, 1987).

Las distintas formas de vida de las diatomeas pueden ser agrupadas; esta forma de asignación pueden ser definidas como gremios ecológicos (Rimet & Bouchez, 2012). Un gremio ecológico consiste en taxones que se caracterizan por poseer requerimientos ecológicos particulares, pero que tienen formas morfológicas de adaptación para sobrevivir y habitar un determinado tipo de ambiente (Devito et al., 2004). Los gremios de diatomeas se definen como alianzas basadas en la utilización de los recursos, el espacio y la resistencia a perturbaciones en el ambiente.

Basandose en la forma de crecimiento de las diatomeas, Passy (2007) define tres gremios ecológicos, que fueron complementados por Rimet & Bouchez (2012),

definiendo los grupos: Gremio Bajo, Gremio Alto, Gremio Móvil y Gremio Planctónico (Tabla 1). Cada uno de estos grupos se caracteriza por tener una respuesta distinta a la disponibilidad de recursos y adaptaciones distintas al estrés. Gremio Bajo, está compuesto por especies de talla corta, lento movimiento y que están adaptadas a soportar disturbios. El Gremio Alto, por el contrario se compone de especies de talla grande, filamentosas, ramificadas, formadoras de cadenas, tubos, céntricas, coloniales y que habitan ambientes ricos en nutrientes y son susceptibles a la presión de pastoreo. El tercer grupo denominado Gremio Móvil, lo constituyen especies de rápido movimiento que no soportan perturbación y toleran ambientes ricos en nutrientes (Hudon & Legendre, 1987). Por último el Gremio planctónico corresponde a especies adaptadas a ambientes lenticos con caracteres morfológicos que les permiten resistir la sedimentación (Rimet & Bouchez, 2012). Este tipo de clasificación ha resultado útil para estudiar la respuesta de las comunidades algales ante el cambio de parámetros ambientales (Wang et al., 2005) y fluctuaciones en la corriente (Smucker & Vis, 2010).

Estudios usando este tipo de clasificación en lagos son pocos los realizados, destacando los de (Faria et al., 2015; Gottschalk, 2014; Gottschalk & Kahlert, 2012), donde se estudió en un lago de Brasil la relación entre el disturbio ejercido por el viento sobre el agua y como afecta la estructura y ensamblajes de diatomeas, y en lagos de Suiza relacionando las variables fisicoquímicas y el cómo influyen el establecimiento de los gremios de diatomeas.

Tabla 1. Descripción de Gremios ecológicos de diatomeas. Adaptado de Passy (2007) y (Rimet & Bouchez, 2012).

Gremio Ecológico	Características
Bajo	<p>Taxones de talla corta adheridas al sustrato clasificadas de la siguiente forma:</p> <ul style="list-style-type: none"> -Postradas: células adheridas al sustrato con toda la superficie de la valva. -Adnadas: células adheridas apicalmente y paralelo al sustrato. -Erectas: células adheridas apicalmente y perpendicular al sustrato. -Solitarias céntricas y de movimiento lento.

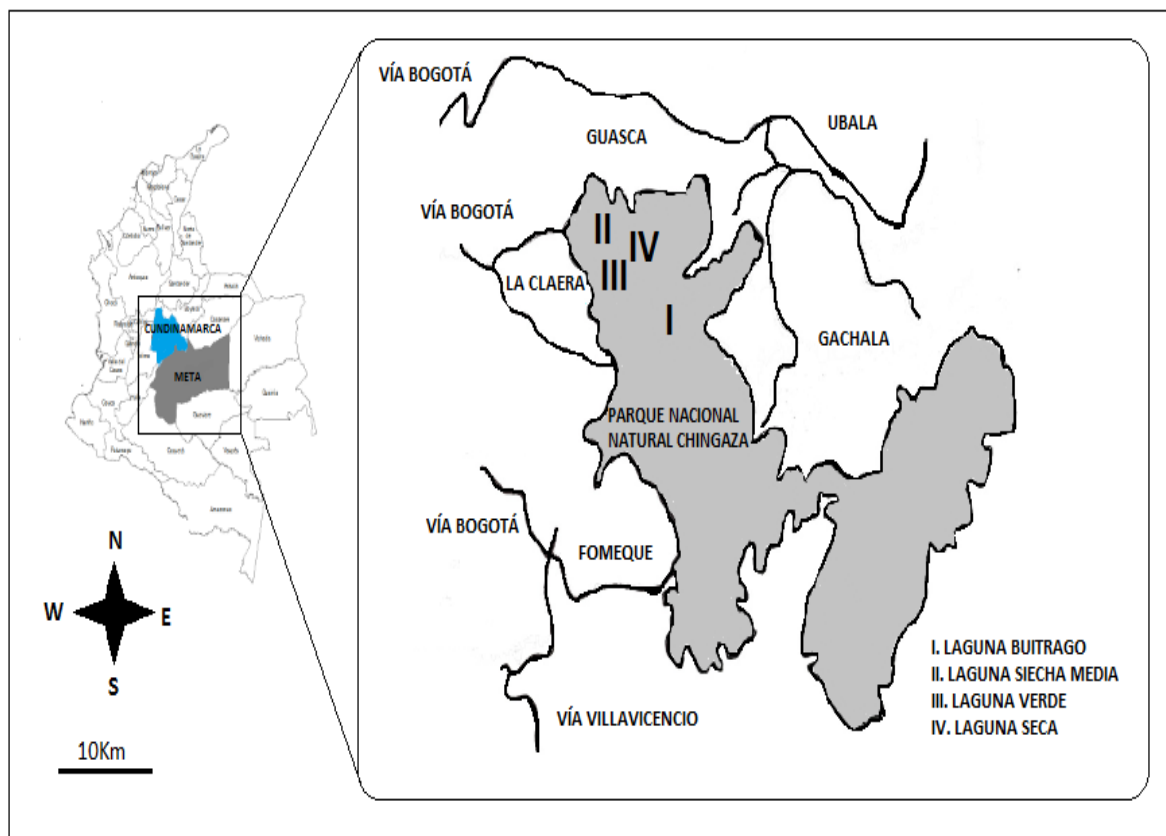
	En este gremio se encuentran taxones como por ejemplo (<i>Achnanthes</i> , <i>Achnantheidium</i> , <i>Amphora</i> , <i>Cocconeis</i> , <i>Cymbella</i> , <i>Meridion</i> , <i>Opephora</i> , and <i>Reimeria</i>).
Alto	Taxones de talla larga en la que se incluyen especies erectas, filamentosas, ramificadas, o especies pequeñas con capacidad de formar colonias céntricas <i>Diatoma</i> , <i>Ellerbeckia</i> , <i>Eunotia</i> , <i>Fragilaria</i> , <i>Gomphoneis</i> , <i>Gomphonema</i> , <i>Melosira</i> (<i>Melosira varians</i>), así como capacidad de formar tubos por ejemplo (<i>Amphipleura</i> , <i>Berkeleya</i> , <i>Encyonema</i> , <i>Frustulia</i> and <i>Parlibellus</i>).
Móviles	Taxones de movimiento rápido como por ejemplo <i>Navicula sp</i> , <i>Nitzschia sp</i> , <i>Sellaphora sp</i> , y <i>Surirella sp</i> .
Plantónico	En este gremio se incluyen taxones de ambientes lenticos que poseen adaptaciones morfológicas que les permiten resistir la sedimentación como por ejemplo <i>Cyclotella sp</i> y <i>Stephanodiscus sp</i> . Así como taxones filamentosos (<i>Aulacoseira</i> y <i>Skeletonema</i>).

2. ÁREA DE ESTUDIO MATERIALES Y MÉTODOS

En el marco del proyecto de investigación “Influencia del hábitat sobre la estructura de los ensamblajes de diatomeas en lagos de montaña” (Financiado por la Pontificia Universidad Javeriana), se realizó una salida de campo al Parque Nacional Natural Chingaza. Este se encuentra ubicado en la Cordillera Oriental de los Andes Colombianos entre los Departamentos de Cundinamarca y Departamento del Meta, entre las coordenadas $73^{\circ}30'$ y los $73^{\circ}55'$ O y los $4^{\circ}20'$ y $4^{\circ}50'$ N, en un rango altitudinal que oscila entre los 800 y 4020 msnm.

En el parque fueron muestreadas las lagunas ubicadas en dos sectores (Figura 1), sector de Palacio: Laguna Seca ($4^{\circ}67'768''$ N, $73^{\circ}78'727''$ O) y Laguna Verde ($4^{\circ}40'34,599''$ N, $73^{\circ}46'43.098''$ O), sector de Siecha: Laguna Siecha Media ($4^{\circ}76'397''$ N, $73^{\circ}84'996''$ O) y la Laguna Buitrago ($4^{\circ}75'453''$ N, $73^{\circ}828'728''$ O).

Figura 1. Localización del área de estudio y lagos muestreados.



2.1 FASE DE CAMPO

Se tomaron muestras de Perifiton asociado a dos tipos de sustratos natural dominantes (sedimento Fino y plantas acuáticas) en la zona litoral de 4 lagunas del Parque Nacional Natural Chingaza. Se colectaron tres muestras para cada tipo de sustrato obteniéndose un total de 24 muestras, 18 de plantas acuáticas y 6 de sedimento fino. El material obtenido se almacenó en frascos plásticos de 100mL y fue preservado con formol al 4%. En campo se cuantificó el pH, la conductividad (potenciómetro OAKTON PC10), el oxígeno disuelto y la temperatura (oxímetro OAKTON DO450).

Con el objeto de caracterizar los sustratos, se colectaron muestras botánicas siguiendo la metodología estándar para la colecta de plantas (Mori et al., 1989). El material se depositó en el Herbario de la Pontificia Universidad Javeriana (PUJ).

Para su identificación fueron usadas claves taxonómicas especializadas (Schmidt-Mumm & Vargas, 2012). También se corroboraron las especies con la ayuda de especialistas en el área junto a comparaciones con excicados de macrófitas disponibles en el Herbario PUJ.

2.2 FASE DE LABORATORIO

Las muestras de diatomeas fueron procesadas para la elaboración de láminas permanentes de diatomeas siguiendo la metodología propuesta por Díaz & Rivera (2004) y depositadas en la colección de Limnología de la Pontificia Universidad Javeriana. La metodología consistió en oxidar las muestras. Se tomó 1mL de muestra a la cual le fue agregado 0.3 mL de ácido clorhídrico (HCl) 1N y 5mL de peróxido de hidrógeno (H₂O₂) al 30%, posteriormente se colocó en un baño maría subiendo la temperatura gradualmente hasta los 80 °C por un periodo de 72 horas.

Paso seguido se adicionó 1mL de HCl 1N para transparentar el material no digerido y abrir la estructura valvar de las diatomeas. Los químicos disueltos se eliminaron mediante sucesivos lavados con agua destilada hasta obtener un pH 6 en la muestra. Esta muestra fue depositada en un baño de ultrasonido por un periodo de 5 minutos con el fin de dispersar las diatomeas. Por último, las diatomeas fueron montadas en preparados permanentes empleando la resina Naphrax.

2.3 ESTUDIO MORFOLÓGICO Y TAXONÓMICO

El estudio de la morfología, identificación y determinación taxonómica de las morfoespecies de diatomeas encontradas se realizó por medio de claves taxonómicas (Lange-Bertalot, 2007; Metzeltin & Lange-Bertalot, 1998; Round et al., 1991; Sar et al., 2009).

La visualización y cuantificación de diatomeas se realizó por medio de un microscopio Zeiss de contraste de fases. Se contaron 500 valvas de diatomeas en cada muestra. Se tomaron fotografías y mediciones de longitud, ancho y profundidad de las diatomeas encontradas. Las medidas de profundidad de las valvas se tomaron observando ejemplares de las morfoespecies en las muestras preservadas no digeridas y complementando con una matriz de medidas de profundidad media de los géneros de diatomeas proporcionada por Rimet & Bouchez (2012) Estos valores fueron ingresados en una matriz de Microsoft Excel® que contenían las fórmulas matemáticas para el cálculo de área superficial (S), volumen (V), dimensión linear máxima (MLD) y relación S/V.

Generalmente en los estudios de fitoplancton y diatomeas los análisis de su estructura y asociaciones se basan en el conteo de células con lo que se busca evaluar como cada especie está representada numéricamente en una comunidad, teniendo el inconveniente, que este método no tiene en cuenta el tamaño de los individuos (Busse, 2002). El tamaño es un carácter importante puesto que puede afectar diversas respuestas ecológicas de los individuos, puesto que las especies grandes son poco frecuentes en las comunidades de diatomeas lo que ecológicamente podría estar subestimando estas especies en los conteos (Snoeijs et al., 2002). Una de las formas más populares para el cálculo del volumen celular es el de los modelos geométricos para los géneros fitoplanctónicos (Hillebrand et al., 1999; Sun & Liu, 2003). La cual se basa en mediciones de longitud, diámetro y profundidad de las especies asignadas a una forma geométrica preestablecida. El biovolumen celular se expresó en medidas de porcentaje para el análisis de los datos.

Las mediciones se realizaron a una escala de 100x con el uso de una cámara Lumenera y el software INFINITY ANALIZE versión 6.5.3.4

2.4 ANÁLISIS DE DATOS

Para definir y establecer si los gremios (ecológicos utilizados correspondían con los rasgos biológicos esperados, para cada uno de ellos, se realizó una ordenación por medio de la técnica de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) usando como distancia el índice de Jaccard.

Los objetivos del NMDS consisten en generar coordenadas para los gremios en un espacio reducido de dos dimensiones y determinar así un modelo geométrico simplificado. Con esta técnica se busca relacionar las distintas morfoespecies a uno u otro gremio ecológico basado en las formas de vida que posean, en un plano espacial.

Las morfoespecies encontradas en el estudio fueron asignados a cuatro gremios ecológicos, siguiendo las clasificaciones propuestas por Passy (2007) y Berthon, Bouchez, & Rimet (2011). Inicialmente se asignaron las morfoespecies según el listado de géneros para cada gremio propuesto por Passy (2007), no obstante, teniendo en cuenta que se encontraron algunas morfoespecies muy grandes con longitud mayor a 50μ y 10μ de profundidad, estas morfoespecies aunque fuesen móviles según Passy (2007) fueron asignadas al Gremio Alto. Esta asignación fue corroborada mediante observación directa al microscopio de muestras vivas, observando que estos morfotipos no presentaron movimiento. También se corroboró la formación de colonias o tubos para la asignación a los gremios. En esta clasificación fueron asignadas las morfoespecies a los gremios Bajo, Alto, Móvil y Planctónico con base a sus formas de vida. Así, se analizó por ejemplo para el Gremio Bajo si las morfoespecies correspondían a los rasgos Pionera, Tallo adherido (T_adhe), Adnada (Adn), Pedunculada (Pedun), Almohadilla adherida (Alm_adhe) y Erecta (Erec), Para la especies asignadas al Gremio Alto se validó que tuviesen rasgos como tubos mucilaginosos (T_muc) y ser formadoras de colonias (colo). Para el Gremio Móvil si eran motiles (Mov)) y para el Gremio Planctónico se revisó si los géneros son reportados en habitats plantónicos.

2.4.1 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Para calcular la diversidad de los gremios de diatomeas se utilizaron índices ecológicos como la diversidad de Shannon (H') (Shannon & Weaver, 1949), la equitatividad de Pielou (e^H) (Pielou, 1969) y el inverso de Simpson ($1/D$) (Simpson, 1949). Un análisis de varianza ANOVA de una vía se realizó para establecer si habían diferencias entre la diversidad de gremios en los diferentes tipos de sustrato, un análisis de regresión lineal múltiple para variables categóricas y cuantitativas, se realizó para evaluar si existía un efecto del tipo de sustrato sobre los gremios de diatomeas (Daniel, 2005). Los cálculos de diversidad y los análisis estadísticos se realizaron usando el paquete Vegan y otros paquetes base del software R versión 3.2.3 (Oksanen et al., 2007).

3. RESULTADOS

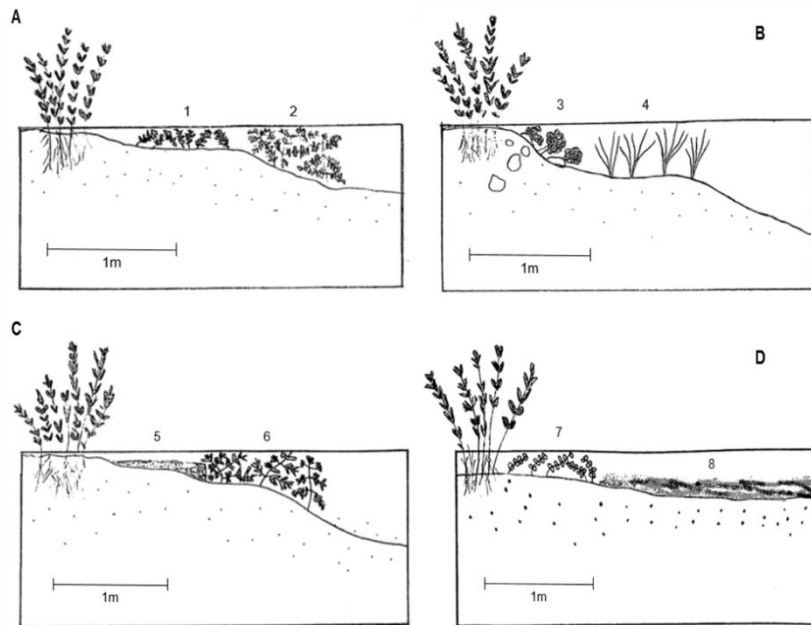
3.1 CARACTERÍSTICAS DE LOS SUSTRATOS ESTUDIADOS.

Los sustratos de vegetación muestreados en cada lago fueron los más comunes encontrándose en todos los cuerpos de agua. Para todo el estudio se muestrearon 6 morfoespecies de macrófitas en las 4 lagunas y dos tipos de sedimento fino (Tabla 2).

Tabla 2. Lagos y tipos de sustrato muestreados.

Lago	sustrato	
Laguna Buitrago	vegetación	<i>Sphagnum</i> sp (Bryophyta)
		<i>Drepanocladus</i> sp (Bryophyta)
Laguna Siecha Media	vegetación	<i>Isotachis</i> sp (Bryophyta)
		<i>Isoetes</i> sp (Pteridophyta)
Laguna Verde	Sedimento	Sedimento Fino
	vegetación	<i>Myriophyllum</i> sp (Eudicotyledonea)
Laguna seca	Sedimnto	Sedimento Fino
	vegetación	<i>Elatine</i> sp (Eudicotyledonea)

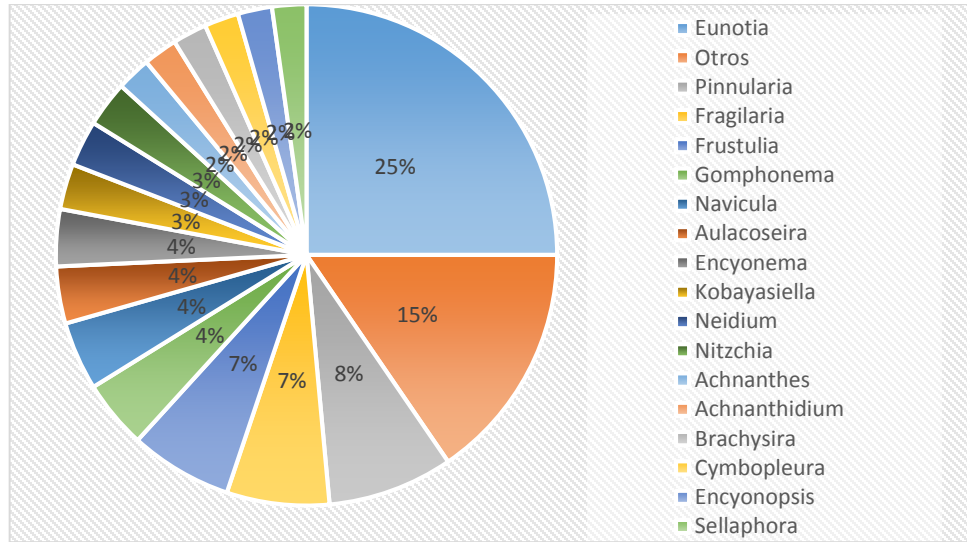
Figura 2. Perfil mostrando la fisionomía de los sustratos muestreados; fueron muestreados dos tipos de sustrato en la zona litoral de las lagunas. A. Laguna Buitrago: 1. *Sphagnum* sp, 2. *Drepanocladus* sp; B. Laguna Siecha Media: 3. *Isotachis* sp, 4. *Isoetes* sp; C. Laguna Verde 5. Sedimento fino, 6. *Myriophyllum* sp. D. Laguna Seca, 7. *Elatine* sp, 8. Sedimento fino.



3.2 FLORA DIATOMOLÓGICA

Se registraron un total de 139 morfoespecies de diatomeas distribuidas en 18 familias y 31 géneros. 124 morfoespecies se encontraron para los sustratos de vegetación acuática y 96 morfoespecies para sedimento fino. El mayor número de morfoespecies se registró para los géneros *Eunotia* con 34 morfoespecies (25%), *Pinnularia* 11 (8%), *Fragilaria* 9 (7%) y *Frustulia* 9 (7%). Trece géneros registraron entre 6 y 3 morfoespecies (38%) mientras que los once géneros restantes presentaron 19 morfoespecies en total (15%) (Figura 1).

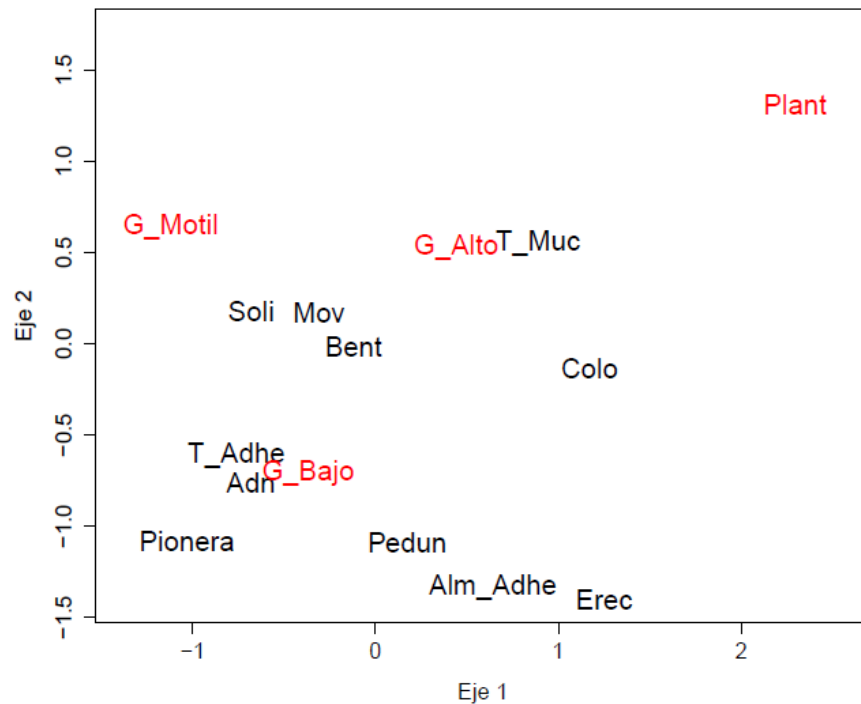
Figura 3. Número de morfoespecies registradas por género de diatomeas.



3.3 ANÁLISIS DE LOS RASGOS MORFOLÓGICOS ESTUDIADOS Y SU RELACIÓN CON LOS GREMIOS ECOLÓGICOS.

Un análisis de NMDS usando una matriz de las características morfológicas de las especies mostró la relación entre los rasgos biológicos y los gremios ecológicos evaluados. Para el Gremio Bajo se asocian rasgos como Pionera y Tallo adherido (T_adhe), Adnada (Adn), Pedunculada (Pedun), Almohadilla adherida (Alm_adhe) y Erecta (Erec); para el Gremio Alto, rasgos como formación de tubos mucilaginosos (T_muc) y formadores de colonias (colo); Para el Gremio Móvil el rasgo de movilidad y para el Gremio Planctónico, hábito planctónico (Plant). Estos gremios ecológicos se ajustan según los resultados de Berthon et al., (2011) y Passy (2007).

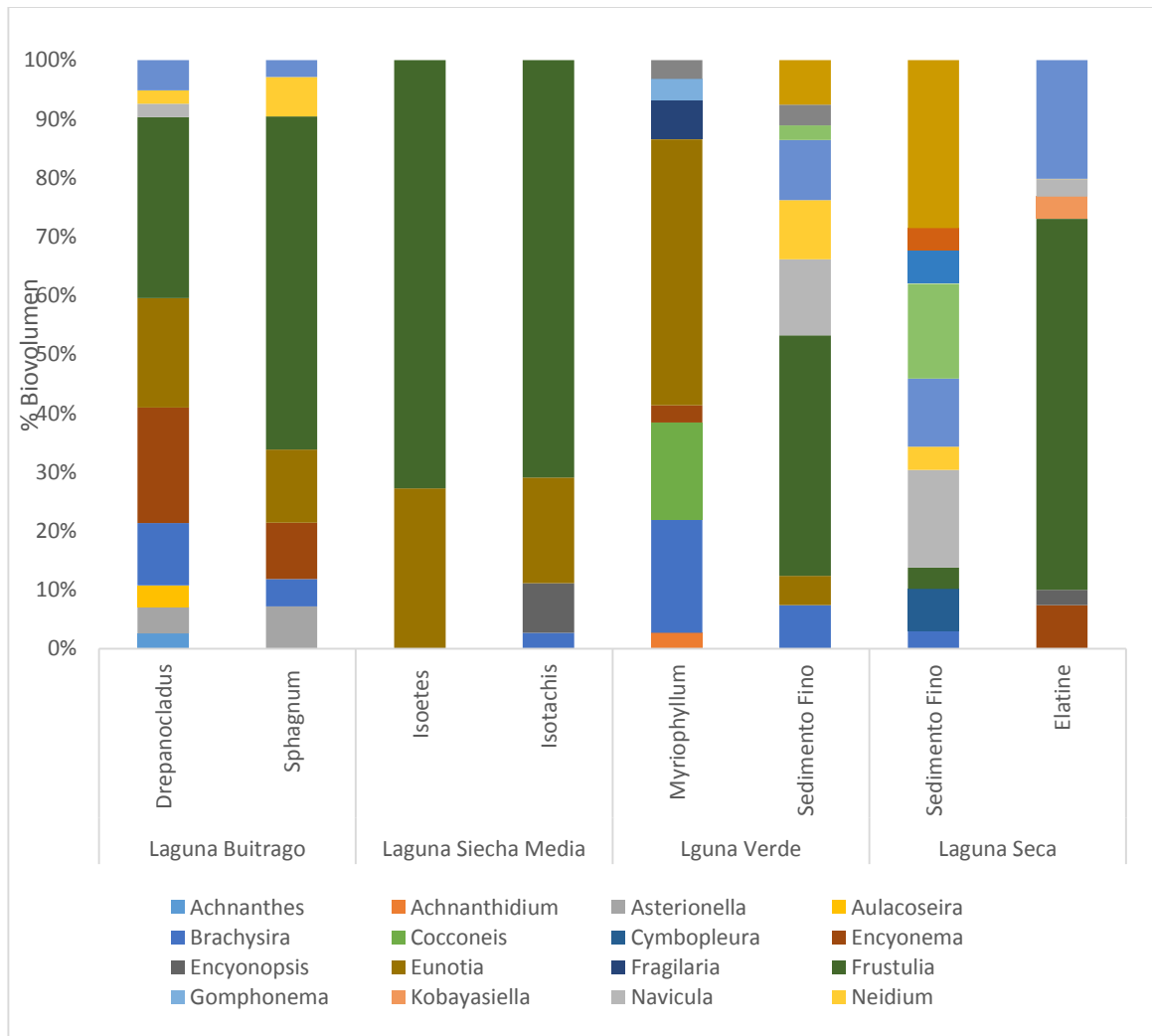
Figura 4. Análisis de Escalamiento Multidimensional donde se incluyen las formas de vida y hábito de crecimiento (color negro) analizadas para cada gremio ecológico (color rojo).



3.4 BIOVOLUMEN

Solo 22 generos presentaron porcentajes de biovolumen superiores al 2% del biovolumen total cuantificado para el total de lagunas. Para los sustratos de vegetación acuática; los generos que presentan mayor biovolumen fueron *Frustulia* (45%) y *Eunotia* (19%) mientras que para los sustratos de sedimento fueron géneros como *Frustulia* (20%), *Navicula* (13%), *Pinnularia* (10%) y *Sellaphora* (16%) (Figura 5).

Figura 5. Biovolumen para los diferentes géneros de diatomeas en cada tipo de sustrato estudiado presentado en porcentaje (%)



En los sustratos de vegetación, 13 morfoespecies presentaron los mayores valores de biovolumen celular, mientras que en los sedimentos 10 morfoespecies.

Para la laguna Buitrago las morfoespecies que presentan mayores porcentajes de biovolumen en *Drepanocladus* sp fueron *Frustulia* aff. *magaliesmontana* Cholnoky (21,15%), *Encyonema* sp2 (18,82%), *Brachysira* cf. *Brebissonii* Ross in Hartley (10,14%) *Frustulia* sp3 y *Eunotia* serra Ehrenberg, En *Sphagnum* sp fueron dominantes *Frustulia* aff. *magaliesmontana*, *Frustulia* sp3, *Encyonema* sp2 y *Asterionella* sp1. (Figura 6).

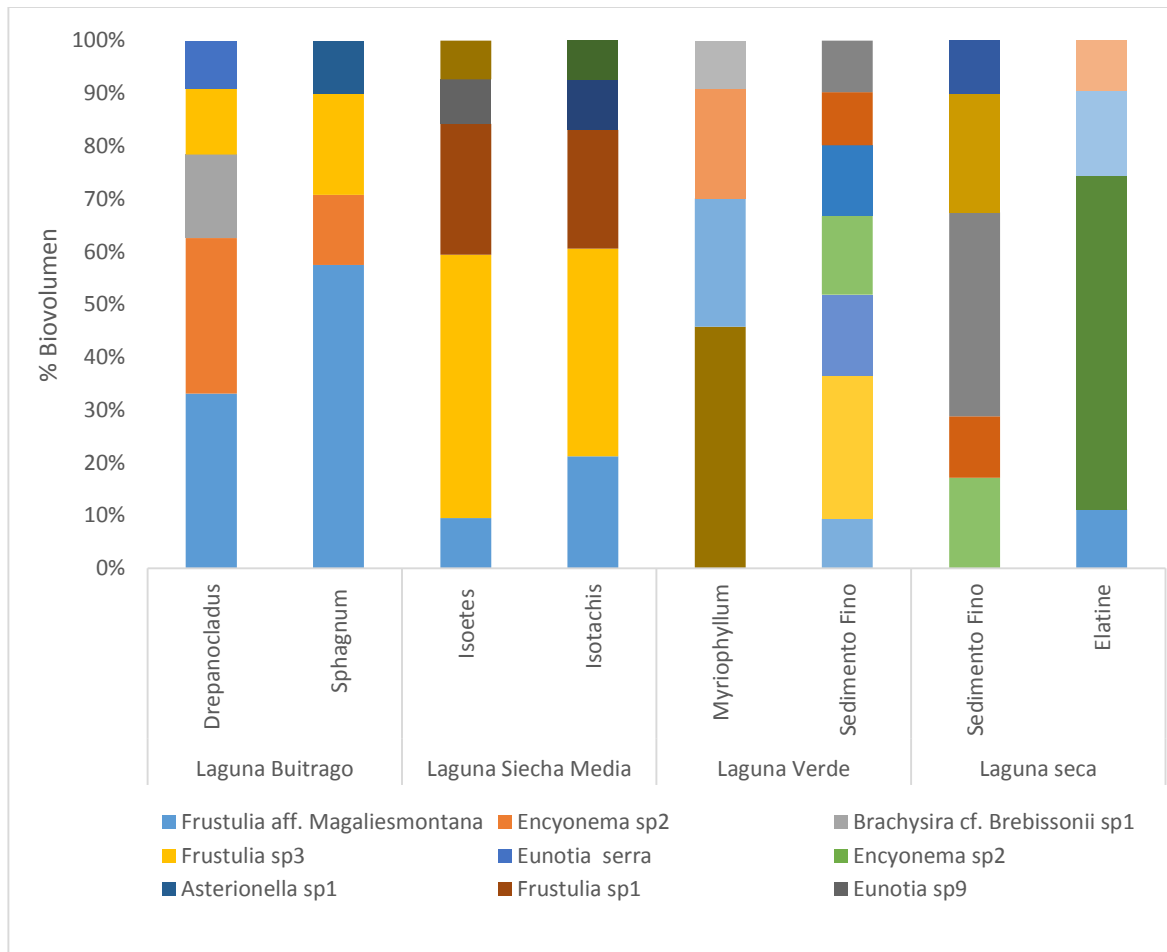
En los dos tipos de sustrato de Siecha Media se presentaron similares porcentajes de biovolumen para las morfoespecies más abundantes. El sustrato *Isoetes* sp fue

representado en mayor medida por morfoespecies como *Frustulia* sp3, *F.* sp1, *F. aff. Magaliesmontana*, *Eunotia* sp9, *E.* sp8, mientras que *Isotachis* sp por morfoespecies como *Frustulia* sp3, *F.* sp1, *F. aff. magaliesmontana*, *Eunotia aff. Femoriformes* (Patrick) Hustedt y *Encyonopsis* sp1.

En Laguna verde las morfoespecies con mayor biovolumen en el sustrato *Myriophyllum* sp fueron *Eunotia* sp8, *Brachysira* sp2, *Cocconeis* sp1 y *Eunotia* sp7, mientras que para el sustrato de Sedimento Fino las abundancias más altas lo presentaron *Frustulia* sp8, *F.* sp6, *Neidium* sp3, *Pinnularia* sp8, *P.* sp9, *Sellaphora cf.pupula*, *Brachysira* sp2.

En laguna seca las morfoespecies de mayor biovolumen para Sedimento Fino fueron *Sellaphora cf.pupula*, *Stauroneis* sp2, *Pinnularia* sp8, *Pinnularia* sp9 y *Cymbopleura* sp1, mientras que en *Elatine* sp fueron *Frustulia* sp10, *Pinnularia* sp11 y *Frustulia aff. magaliesmontana* y *Encyonema* sp3, son las más abundantes (Figura 6).

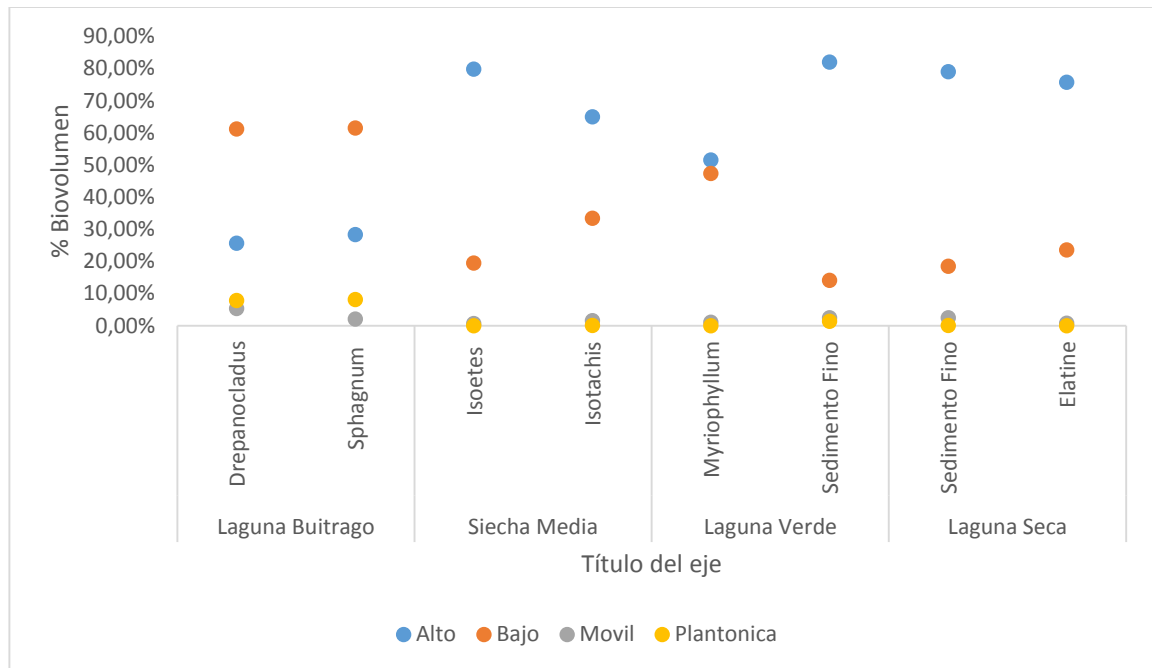
Figura 6. Morfoespecies con Biovolumen superior al 5% para cada Lago y sustrato estudiado.



3.5 GREMIOS ECOLÓGICOS

El biovolumen total para los gremios (Alto, Bajo, Móvil, Planctónico) en las lagunas Buitrago, Siecha Media y Laguna Seca (figura 7), fueron similares en porcentajes para los dos tipos de sustrato, mientras que en Laguna verde, se presentó poca similitud en los porcentajes de biovolumen total para cada gremio y sustrato.

Figura 7. Biovolumen para cada gremio de diatomeas en las lagunas estudiadas.



En laguna Buitrago (Figura 7), se observó dominancia del Gremio Bajo para los dos tipos de sustrato. Las especies dominantes de este gremio fueron *Frustulia* aff. *magaliesmontana* y *Encyonema* sp2, *Brachysira* cf. *Brebissonii*, y en menor medida *Achnanthes* sp1 y *Eunotia* sp2.

En Siecha Media igualmente se observó el mayor porcentaje de biovolumen para el Gremio Alto en los dos tipos de sustrato. En este gremio se encontraron taxones como *Frustulia* sp1, *Frustulia* sp3, *Eunotia* sp8 y *Eunotia* sp9.

Laguna Verde presentó los porcentajes de biovolumen con mayores diferencias para los gremios entre los dos tipos de sustrato, para el sedimento domino el Gremio Alto con presencia de taxones como *Frustulia* sp8, *Frustulia* sp6, *Pinnularia* sp8, *Neidium* sp3, *Pinnularia* sp9, *Sellaphora* cf. *pupula*, todas ellas pertenecientes al Gremio Alto; mientras para el sustrato de vegetación domino del Gremio Bajo donde encontramos taxones como *Brachysira* sp2, *Cocconeis* sp1, *Fragilaria* sp1, *Gomphonema* sp3 y sp4.

En laguna Seca encontramos dominancia del Gremio Alto para los dos tipos de sustrato vegetación y sedimento donde los taxones más abundantes para los dos sustratos fueron *Sellaphora* cf. *pupula*, *Stauroneis* sp2, *Pinnularia* sp8, *Pinnularia* sp9 y *Cymbopleura* sp1, mientras que para vegetación fueron *Frustulia* sp10, *Pinnularia* sp11, todas morfoespecies pertenecientes al Gremio Alto.

Los resultados de ANOVA, realizados para comparar los sustratos sedimento y vegetación, mostró que hay diferencias significativas entre las medias de Gremio Bajo ($P=0.00142^*$) y Gremio Móvil ($P=0.00476^*$) (Tabla 3).

Tabla 3. Resultados para análisis de varianza evaluando los gremios de diatomeas con respecto al tipo sustrato (Sedimento y macrófitas).

Gremio	<i>P_valor</i>
Alto	0.598
Bajo	0.00142**
Móvil	0.00476**
Planctónico	0.208497

3.6 INFLUENCIA DEL SUSTRATO SOBRE EL TIPO DE GREMIO.

El análisis de regresión lineal mostró que la abundancia de los Gremios Bajo ($p=0.00458^*$, $n=24$) y Móvil ($P=0.0135^*$, $n=24$) fueron explicados significativamente por el tipo de sustrato. Mientras que el Gremio Alto fue explicado por las variables ambientales NH_4 ($P=0.026^*$, $n=24$), conductividad ($p=0.045^*$, $n=24$) y temperatura ($P=0.0123$, $n=24$) respectivamente. Para el gremio Planctónico el pH fue la única variable que explicó su abundancia ($p=0.0189^*$, $n=24$).

Tabla 4. Análisis de regresión múltiple para gremios de diatomeas y variable sustrato, mostrando valores de significancia para Gremio Bajo y Móvil.

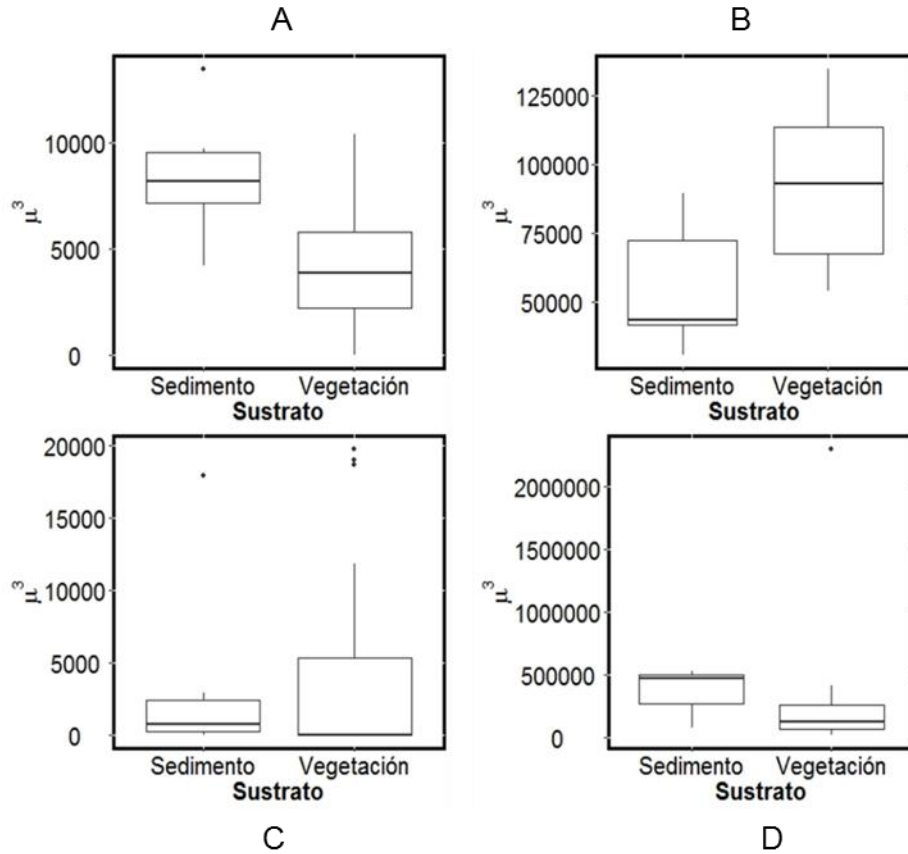
Variable	Bajo	Alto	Móvil	Planctónico
Sustrato	0.00458*	0.3233	0.0135 *	0.4951
pH	0.9133	0.0858	0.1182	0.0189 *
NH4	0.6755	0.0260 *	0.4460	0.2109
Conductividad	0.5512	0.0449 *	0.2062	0.1244
Temperatura	0.4942	0.0123 *	0.2062	0.6973
p-value	0.06501	0.09847	0.03536	0.01023
R²	0.2522	0.208	0.3106	0.4122
F-statistic	2.551 _(5, 18)	2.208 _(5, 18)	3.073 _(5, 18)	4.226
Res,stand,error	26070	406800	2771	5523
gl	18	18	18	18

Tabla 5. p-valores resultantes del análisis de varianza realizado en la diversidad de gremios ecológicos entre los tipos de sustrato de cada lago (n=6) y comparando la diversidad entre los sustratos sedimento y vegetación para todos los lagos (n=24).

Laguna	Shannon-Wiener	Simpson	Equidad (J)
Buitrago	0.05	0.42	0.057
Siecha Media	0.25	0.27	0.25
Laguna Verde	0.16	0.05	0.16
Laguna Seca	0.91	0.92	0.91
Total sustratos	0.09	0.04*	0.71

Al evaluar los valores medios de biovolumen para los gremios de diatomeas se mostró que hubo disimilitud entre las medias de biovolumen entre los dos tipos de sustratos para el Gremio Bajo y Móvil (Figura 8 A-B). Mientras para Gremio Alto y Planctónico no se observan diferencias importantes (Figura 8 C-D). Estos resultados confirman el posible efecto que ejerce el tipo de sustrato sobre los tipos de gremios de diatomeas.

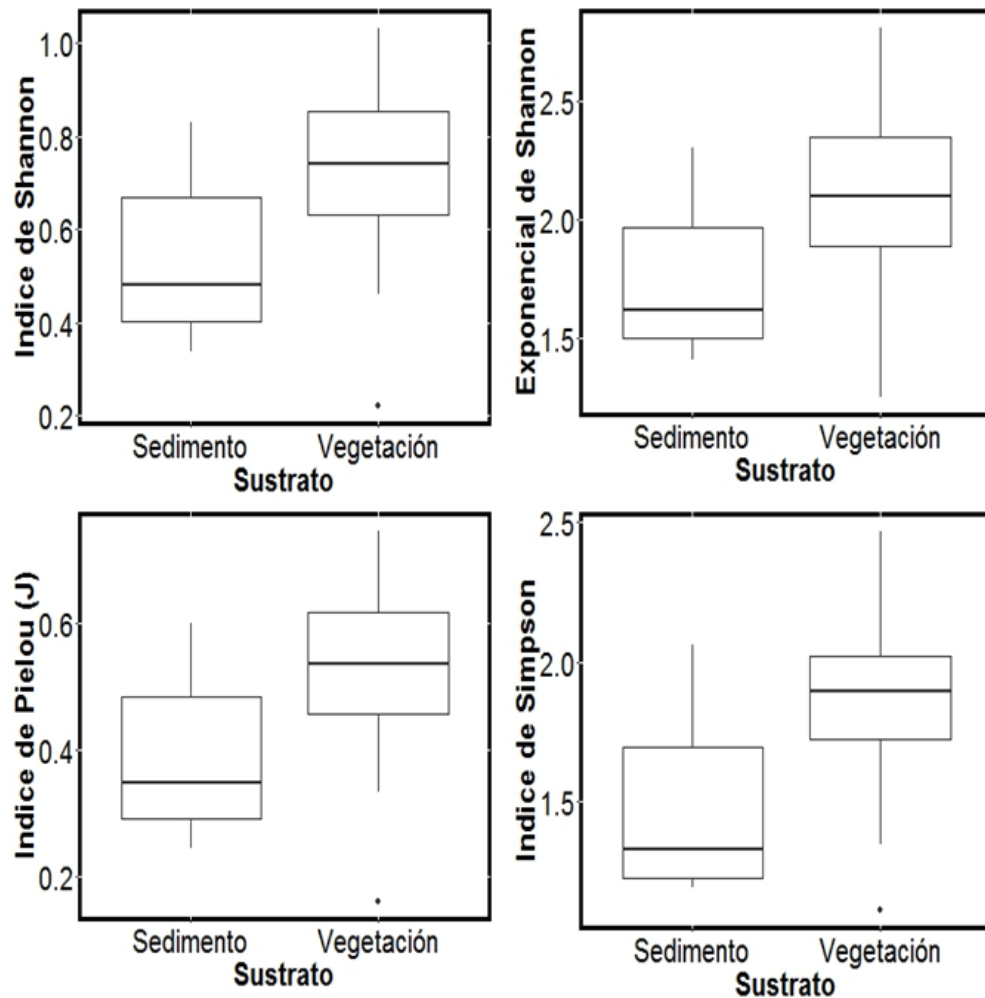
Figura 8. Diagrama de caja mostrando valores medios de biovolumen para los gremios evaluados. A. Gremio Móvil, B. Gremio Bajo, C. Gremio Alto, D. Gremio Planctónico.



3.7 ÍNDICES DE DIVERSIDAD Y ANÁLISIS DE VARIANZA.

Los valores de diversidad de Shannon ($H=0.52$ a 0.95), dominancia ($D=1.48$ a 2.14) y equidad ($E=0.37$ a 0.69) de los gremios fueron bajos (figura 9). No se observaron diferencias significativas entre las diversidad de Shannon de los gremios encontrados y la variable tipo de sustrato ($P > 0.05$, $n=24$). Solo se observaron diferencias significativas en el índice de dominancia de Simpson al comparar los sustratos sedimento y vegetación con todos los lagos ($P > 0.04$, $n=24$) (Tabla 5).

Figura 9. Box plot, mostrando las diferencias entre las medias para los índices de Shannon-Weaver y Dominancia de Simpson.



El análisis de varianza realizado para los valores de diversidad mostraron diferencias significativas solo para índice de Simpson ($p=0.04$ $n=24$) en los dos tipos de sustrato sedimento y vegetación (Tabla 5).

4. ANÁLISIS Y DISCUSIÓN DE RESULTADOS

4.1 INFLUENCIA DEL SUSTRATO SOBRE LOS GREMIOS DE DIATOMEAS

Para tres de los cuatro sistemas estudiados, el Gremio Alto tuvo la tendencia a ser dominante. Los taxones que conforman este gremio viven en condiciones de baja turbulencia y ambientes ricos en nutrientes. Este tipo de gremio posee la característica de tener fácil acceso a los nutrientes y luz debido a su posición expuesta en las biopelículas y presenta una tendencia epífita y epilítica (Passy, 2007). La dominancia del Gremio Alto puede ser explicada por su alta relación superficie-radio lo que les concede mayor competitividad por los nutrientes al poseer la capacidad de extenderse sobre la biopelícula del perifiton (DeNicola et al., 2006). Otro factor físico que podría estar jugando un papel importante en la composición de los gremios de diatomeas en zonas de litoral en lagos, es el viento. En zonas más calmas y menos expuestas a la acción del viento tiende a dominar el Gremio Alto (Faria et al., 2015; Cantonati & Lowe, 2014), debido a que puede ser más competitivo y tiene condiciones más estables para su desarrollo.

También se relaciona la dominancia del Gremio Alto con ambientes oligotróficos y con bajos niveles de pH, debido a que en ambientes con estas características suele existir una baja presión de pastoreo (Stokes, 1986; Steinman, 1996). Por su perfil alto, este gremio es más susceptible a la herbívora, contrario a los demás gremios. La dominancia del Gremio Alto en lagos oligotróficos se ha documentado, reportando la dominancia de taxones de los géneros *Frustulia* y *Eunotia* (Gottschalk, 2014), géneros muy representativos en las lagunas de Chingaza.

Otras razones que podrían explicar la dominancia del Gremio Alto sobre el sustrato sedimento se debe a que en este tipo de gremio se incluye taxones que pueden ser móviles entre las que se encontraron en este estudio tenemos por ejemplo taxones de los géneros *Pinnularia*, *Neidium* y *Sellaphora* diatomeas móviles que pueden secretar enzimas que les permiten hacer uso de macromoléculas absorbidas sobre los sustratos o sedimentos (Pringle, 1990). Por otro lado, las diatomeas móviles también tienen la ventaja de moverse rápidamente de ambientes pobres en nutrientes a ambientes que poseen mayores concentraciones de estos (Johnson et al., 1997). Un mayor número de taxones de perfil alto para los sedimentos, posiblemente se deba a que este tipo de diatomeas están adaptadas a microambientes donde la competencia por espacio no es alta (Hoagland et al., 1982).

Las abundancias relativas de los cuatro gremios evaluados no dependen exclusivamente de factores abióticos como el tipo de sustrato. Factores bióticos, como la presión de pastoreo y competencia entre especies, también son importantes.

Las diatomeas de bajo perfil en las que se incluyen las formas adnadas, postradas y erectas, se han adaptado a resistir tanto la perturbación física causada por la turbulencia del agua (Robinson y Rushford, 1987; Passy, 2007) como la presión de pastoreo (Luttenton et al., 1986; Katoh, 1992). El Gremio Bajo dominó en Laguna Buitrago, la cual se caracteriza por ser el sistema de menor profundidad y estar mayormente expuesto a la acción del viento. Estas características físicas pueden favorecer el establecimiento de comunidades de diatomeas con capacidad de adherirse al sustrato, donde las macrófitas actúan como un excelente hábitat para especies adaptadas al disturbio. Bajo estas condiciones formas de vida postradas y adnadas pueden adherirse al sustrato y resistir en ambientes de alto oleaje (Rimet & Bouchez 2012; Passy, 2007; Lowe & Laliberte 1996).

El tipo de sustrato fue la variable que explicó la abundancia del gremio Móvil y Bajo en las lagunas estudiadas. Passy (2007) sugiere que el Gremio Móvil tiende a prevalecer en ambientes ricos en nutrientes, como son los sedimentos de lodo fino, en donde además se presentan condiciones anóxicas y baja disponibilidad de luz (Moss, 1977). Por esta razón, la capacidad de movimiento de este gremio, les proporciona una ventaja, al poder transportarse a microambientes con condiciones adecuadas de nutrientes y luminosidad (Harper, 1969). Mientras que, la abundancia del gremio bajo fue explicada por la vegetación. Los taxones pertenecientes a este Gremio son conocidos por ser los primeros colonizadores de sustratos, justo después de las bacterias (Hoagland et al., 1982).

4.2 DIVERSIDAD DE GREMIOS

La diversidad de gremios no mostró diferencias significativas entre los tipos de sustrato. Sin embargo, un mayor número de taxones se encontraron en los sustratos de vegetación. Similares resultados han sido reportados para lagos de Europa (Mutinová, 2015; Cuesta et al., 2007; Poulíčková et al., 2004), donde encuentran mayor diversidad de taxones de diatomeas en sustratos de vegetación acuática frente a otros como madera, sedimentos y arena.

Los valores más altos de diversidad correspondieron con una mayor cantidad de gremios; los valores más altos de diversidad podrían ser el resultado de una baja competencia entre las especies que conforman cada gremio, dada por un mayor número de micro hábitats, nutrientes y homogeneidad ambiental (Miller et al., 1987).

Varios estudios demuestran la influencia que ejerce el tipo de sustrato sobre la composición de diatomeas dependiendo del tipo de superficie muestreada. Por ejemplo, Yang & Flower (2012) observaron que existen diferentes asociaciones de diatomeas móviles entre sedimentos y sustratos artificiales en lagos, Townsend & Gell (2005) encontraron que las asociaciones en ríos son similares para diatomeas encontradas en macrófitas pero difieren de aquellas encontradas sobre

sedimentos y arenas. Asimismo, Poulíčková et al., (2004) compararon las comunidades de diatomeas en rocas, lodos y tallos de macrófitas y encuentran que existen diferencias en la composición de especies entre los sustratos encontrando en relación a macrófitas especies de diatomeas con rasgos biológicos que les otorga capacidad de adherirse al sustrato. En este tipo de ambientes dominaron especies como *Achnanthes minutissima*, *Fragilaria delicatissima*, *Cymbella aspera* y especies del genero *Navicula* (diatomeas móviles) y *Fragilaria* características en muestras de lodo.

Cook & Whipple (1982) describen que en una comunidad o asociación, dominan una o unas cuantas especies, para este trabajo podemos observar que los valores más elevados de dominancia ocurrieron en los sustratos de sedimento, en donde dominaron diatomeas de gran tamaño , pudiéndose decir que existe algún tipo de dominancia espacial que podría estar dado por diferentes factores como tolerancia fisiológica de las especies, capacidad de almacenamiento de nutrientes entre otros, características propias del Gremio Alto.

Si bien se espera que los sustratos de sedimentos de litoral presenten la mayor diversidad de especies por el hecho de almacenar valvas de especies planctónicas provenientes de la columna de agua, así como de otros sustratos de la zona litoral como macrófitas; la proporción de especies planctónicas y no estrictas de los sedimentos fue baja por lo que el efecto acumulador que podría dar un sesgo a los resultados no fue tan alto. Las proporciones de diatomeas planctónicas alcanzadas en los sedimentos son inferiores al 2% con diferentes morfoespecies de los géneros *Aulacosira* y *Cyclotella*.

5. CONCLUSIONES

- Existe una relación entre el tipo de sustrato y especificidad de hábitat para algunas especies de diatomeas. Se encontraron morfoespecies de diatomeas exclusivas de los sustratos de sedimento y vegetación.
- En las cuatro lagunas estudiadas dominaron los Gremios Bajo y Alto mientras que los Gremios Móvil y Planctónico aparecieron con bajos porcentajes. Estos resultados sugieren que los sustratos de vegetación y sedimento son hábitats que favorecen el establecimiento de diatomeas que poseen caracteres morfológicos de adhesión al sustrato y talla celular grande.
- El tipo de sustrato tuvo un efecto sobre la estructura de los gremios de diatomeas Bajo y Móvil. Aportando evidencia a lo que posiblemente permita aceptar la hipótesis alterna en la cual el tipo de sustrato podría estar influyendo en el tipo de comunidades que colonizan y habitan las superficies de estudio.
- La abundancia de los gremios Alto y Planctónico no fue afectada por el tipo de sustrato pero sí por características químicas del agua.
- La diversidad de gremios, así como su equidad generalmente fueron más altos en los sustratos de vegetación. Este resultado sugiere que la vegetación puede tener un mayor número de microambientes que favorecen una mayor complejidad morfológica de las comunidades de diatomeas.

RECOMENDACIONES PARA POSTERIORES ESTUDIOS

Para clasificar las diatomeas en Gremios Ecológicos, es frecuente la asignación de la categoría taxonómica de género a un único tipo de gremio. Sin embargo, diferentes especies pertenecientes a un mismo género pueden corresponder a diferentes gremios, lo que dificulta la asignación de las especies. Se sugiere realizar estudios similares, sobre indicadores de hábitat donde se utilice la clasificación de gremios ecológicos en lagos altamente disturbados.

BIBLIOGRAFÍA

BERE, Taurai. Benthic diatom community structure and habitat preferences along an urban pollution gradient in the Monjolinho River, São Carlos, SP, Brazil. En: *Acta Limnologica Brasiliensia*. 2010. Vol., 22. No. 1., p. 80-92.

BERTHON, Vincent; BOUCHEZ, Agnès; RIMET, Frédéric. Using diatom life-forms and ecological guilds to assess organic pollution and trophic level in rivers: a case study of rivers in south-eastern France. En: *Hydrobiologia*. 2011. Vol., 673. No. 1., p. 259-271.

BURKHOLDER, J. M. Interactions of benthic algae with their substrata. *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*. En: Academic Press, San Diego. 1996. Vol., 253298.

BUSSE, Svenja. Benthic diatoms in the Gulf of Bothnia: community analysis and diversity. 2002.

CANTONATI, Marco. Environmental controls of epilithic diatom depth-distribution in an oligotrophic lake characterized by marked water-level fluctuations. En: *European Journal of Phycology*. 2009. Vol., 44. No. 1., p. 15-29.

CANTONATI, Marco; LOWE, Rex L. Lake benthic algae: toward an understanding of their ecology. *Freshwater Science*. 2014. Vol., 33. No. 2., p. 475-486.

CARRICK, Hunter J.; STEINMAN, Alan D. Variation in periphyton biomass and species composition in Lake Okeechobee, Florida (USA): distribution of algal guilds along environmental gradients. En: *Archiv fur Hydrobiologie*. 2001. Vol., 152. No. 3., p. 411-438.

CATTANEO, Antonella; KALFF, J. Primary production of algae growing on natural and artificial aquatic plants: a study of interactions between epiphytes and their

substrate. En: *Limnology and Oceanography (USA)*. 1979. Vol., 24. No. 6., p. 1031-1037.

CATTANEO, Antonella; GAETANO Galanti; GENTINETTA Silvia. "Epiphytic algae and macroinvertebrates on submerged and floating-leaved macrophytes in an Italian lake". En: *Freshwater Biology*. 1998. Vol., 39. No. 6., p. 725-740.

COX, Eileen J. *Identification of freshwater diatoms from live material*. Chapman & Hall, 1996.

CUESTA, Eduardo Linares; OLOFSSON, Leif; CASTILLO, Pedro Miguel Sánchez. Comunidades de diatomeas epipélicas en las lagunas de alta montaña de Sierra Nevada (Granada, España). *Limnetica*, 2007, Vol., 26. No. 1., p. 99-113.

DANIEL, W. *Bioestadística*. Madrid, España: Editorial Limusa, 2005.

DEVITO, J; MEIK, J. M; GERSON, M. M. & FORMANOWICZ, J, D. R. Physiological tolerances of three sympatric riparian wolf spiders (Araneae: Lycosidae) correspond with microhabitat distributions. En: *Canadian journal of zoology*. 2004. Vol., 82. No. 7., p. 1119-1125.

DÍAZ-QUIRÓS, Catherina; RIVERA-RONDÓN, Carlos Alberto. Diatomeas de pequeños ríos andinos y su utilización como indicadoras de condiciones ambientales. En: *Caldasia*. 2004. Vol., 26. No. 2., p. 381.

DONATO, J., GONZÁLEZ, L., & RODRÍGUEZ, C. Ecología de dos sistemas acuáticos de páramo. En: *Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, Bogota, DC Colombia. 1996.

DONATO, Jhon. *Phytoplankton of Andean Lakes in Northern South America (Colombia)*. En: *Diatom Monograph*, Koenigstein, Germany. 2010.

FARIA, D. M.; CARDOSO, Luciana de Souza; MOTTA-MARQUES, D. Periphytic diatoms exhibit a longitudinal gradient in a large subtropical shallow lake. En: *Inland Waters*. 2015. Vol., 5. No. 2., p. 117-124.

FLOWER, Roger; MONTEITH, D. T; TYLER, J., Shilland, E. & PLA, S. The aquatic flora of Lochnagar. En *Lochnagar: The Natural History of a Mountain Lake*. En: Springer Netherlands. 2007. p. 199-229.

FRENGUELLI, Joaquín. Catálogo de los géneros, especies y taxa infraespecíficos erigidos por J. Frenguelli. Gantner. 2009.

GOTTSCHALK, Steffi; KAHLERT, Maria. Shifts in taxonomical and guild composition of littoral diatom assemblages along environmental gradients. En: *Hydrobiology*. 2012. Vol., 694. No. 1., p. 41-56.

GOTTSCHALK, S. Benthic diatoms in lakes. 2014. Vol., 2014, No. 47.

GÓMEZ, M. C. Dinámica espacial y temporal de la comunidad fitoplanctónica en el lago Yahuaraca, planicie de inundación del río Amazonas. 2008. Tesis Doctoral. Tesis de maestría, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá.

HARPER, M. A. Movement and migration of diatoms on sand grains. En: *British Phycological Journal*. 1969. Vol., 4. No.1., p. 97-103.

HERNÁNDEZ-ATILANO, Esnedy; AGUIRRE, Néstor J.; PALACIO, Jaime A. Variación espacio-temporal de la estructura de la comunidad de algas perifíticas en la microcuenca de la quebrada La Vega, municipio de San Roque (Antioquia), Colombia. En: *Actualidades Biológicas*. 2005. Vol., 27. No. 82., p. 67-77.MLA

HERNÁNDEZ-ATILANO, Esnedy, et al. Rasgos morfológicos del fitoplancton en seis sistemas leníticos de las regiones Amazónica, Andina Y Caribe de Colombia. En: *Actualidades Biológicas*. 2012. Vol., 34. No. 96., p. 67.

HILL, W. R. Algal ecology: freshwater benthic ecosystems. En: Stevenson, R.J. 1996. p. 121-148.

HILLEBRAND, Helmut; DÜRSELEN, C. D; KIRSCHTEL, D; POLLINGHER, U. & ZOHARY, T. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. En: Journal of phycology. 1999. Vol., 35. No. 2., p. 403-424.

HOFSTEDE, Robert. Los páramos Andinos; su diversidad, sus habitantes, sus problemas y sus perspectivas. Un breve diagnóstico regional del estado de conservación de los páramos. En: Congreso Mundial de Páramos. 2002. Vol., 2.

HOFSTEDE, Robert; SEGARRA, Pool; MENA, P. V. Los páramos del mundo. En: Global Peatland Initiative/NC-IUCN/EcoCiencia, Quito. 2003. p. 299.

HOAGLAND, Kyle D.; ROEMER, Stephen C.; ROSOWSKI, James R. Colonization and community structure of two periphyton assemblages, with emphasis on the diatoms (Bacillariophyceae). En: American Journal of Botany. 1982. p. 188-213.

HUDON, Christiane; BOURGET, Edwin. Initial colonization of artificial substrate: community development and structure studied by scanning electron microscopy. En: Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1981. Vol., 38. No. 11., p. 1371-1384.

HUDON, Christiane; LEGENDRE, Pierre. The ecological implications of growth forms in epibenthic diatoms 1. En: Journal of Phycology. 1987. Vol., 23. No. 3., p. 434-441.

IWAN JONES; MOSS, B.; EATON, J. W.; & YOUNG, J. O. J. Do submerged aquatic plants influence periphyton community composition for the benefit of invertebrate mutualists?. En: Freshwater Biology. 2000. Vol., 43. No. 4., p. 591-604.

JOHNSON, Ronald E.; TUCHMAN, Nancy C.; PETERSON, Christopher G. Changes in the vertical microdistribution of diatoms within a developing periphyton mat. En: Journal of the North American Benthological Society. 1997. p. 503-519.

KATOH, Kazuhiro. Correlation between cell density and dominant growth form of epilithic diatom assemblages. En: Diatom Research. 1992. Vol., 7. No. 1., p. 77-86.

KREJCI, M. E.; LOWE, R. L. Importance of sand grain mineralogy and topography in determining micro-spatial distribution of epipsammic diatoms. En: Journal of the North American Benthological Society. 1986. p. 211-220.

LALONDE, Sophie; DOWNING, John A. Epiphyton biomass is related to lake trophic status, depth, and macrophyte architecture. En: Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1991. Vol., 48, No. 11., p. 2285-2291.

LANGE-BERTALOT, Horst; CAVACINI, Paolo; ALFINITO, Silvia. Diatoms of Sardinia: rare and 76 new species in rock pools and other ephemeral waters. Gantner. 2003.

LIBORIUSSEN, Lone; JEPPESEN, Erik. Temporal dynamics in epipelagic, pelagic and epiphytic algal production in a clear and a turbid shallow lake. En: Freshwater Biology. 2003. Vol., 48. No. 3., p. 418-431.

LITTLER, Mark M.; LITTLER, Diane S. The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory tests of a functional form model. En: American Naturalist. 1980. p. 25-44.

LOWE, Rex L.; LALIBERTE, Gina D. Benthic stream algae: distribution and structure. En: Methods in stream ecology. 1996. p. 269-293.

LOZANO, C. G., PARRA, L. N., MORO, R. S., & RAMÍREZ, J. J. Inferencias paleolimnológicas del holoceno con base en diatomeas en la laguna Puente Largo, Páramo de Frontino, Antioquia. Silicofósiles altoandinos. Colciencias, Universidad Nacional de Medellín, Comité de Investigaciones Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia. 1999. p. 57-116.

LUTTENTON, Mark L.; VANSTEENBURG, Jeffrey B.; RADA, Ronald G. Phycoperiphyton in selected reaches of the Upper Mississippi River: community composition, architecture, and productivity. En: *Hydrobiologia*. 1986. Vol., 136. No. 1., p. 31-45.

MARGALEF, Ramon. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. En: *Oceanologica acta*. 1978. Vol., 1. No. 4., p. 493-509.

Memorias del Congreso Mundial de Páramos, Paipa, Colombia. 2002. Tomo II pp 819.

MILLER, Ann R.; LOWE, R. L.; ROTENBERRY, J. T. Succession of diatom communities on sand grains. En: *The Journal of Ecology*. 1987. p. 693-709.

MAGURRAN, Anne E. Diversidad ecológica y su medición. 1989.

METZELTIN, D.; LANGE-BERTALOT, H. Tropical diatoms of South America I. *Iconographia Diatomologica*. Annotated Diatom Micrographs. 1998. Vol., 5.

MONASTERIO, M. Las formaciones vegetales de los páramos de Venezuela. Estudios ecológicos en los páramos andinos. Editorial Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela, 1980.

MONTOYA, Yimmy. Estructura de la comunidad perifítica presente en dos estaciones muestreo en la zona de rital del Río Medellín, Antioquia, Colombia. Trabajo de grado. Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia. 1998.

MONTOYA-MORENO, Yimmy; AGUIRRE-RAMÍREZ, Nestor. Asociación de algas perifíticas en raíces de macrófitas en una ciénaga tropical Colombiana. En: *Hidrobiológica*. 2008. Vol., 18. No. 3.,p. 189-197.

MONTOYA-MORENO, Y., SALA, S., VOUILLOUD, A., & AGUIRRE, N.. *Capartogramma crucicula* (Grunow ex Cleve) Ross, first record of the genus for Colombia. En: *Universitas Scientiarum*. 2011. Vol., 16. No. 1., p. 70-76.

MONTOYA-MORENO, Y., SALA, S. E., VOUILLOUD, A. A., & AGUIRRE, N.. Diatomeas (Bacillariophyta) perifíticas del complejo cenagoso de Ayapel, Colombia. I. En: *Caldasía*. 2012. Vol., 34. No 2., p. 457-474.

MORENO, L. F. Colonización del perifiton en tres embalses del oriente antioqueño. Tesis Doctoral. Disertación de Maestría. Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia. 1989.

MORI, SA; SILVA, LAM; LISBOA, G; CORANDIN, L. Manual de manejo do herbário fanerogâmico. Ilhéus (Bahía, Brasil): Centro de Pesquisas do Cacau. 1989. p. 103.

MOSS, Brian. Adaptations of epipellic and epipsammic freshwater algae. *Oecologia*. 1977. Vol., 28. No. 1., p. 103-108.

MUTINOVÁ, Petra. Substrate specificity of epiphytic communities of diatoms (Bacillariophyceae) and desmids (Desmidiáles). Master's thesis Supervisor: doc. RNDr. Jiří Neustupa, Ph.D. 2015.

OKSANEN, Jari; KINDT, R; LEGENDRE, P; O'HARA, B; STEVENS, M. H. H.J. & SUGGESTS, M. A. S. S. The vegan package. *Community ecology package*. 2007. Vol., 10.

PALMA, Liliana. Efecto de la conectividad del río Amazonas en la ecología del fitoplancton en lagos amazónicos. Tesis Doctoral. Tesis de maestría en estudios amazónicos. Universidad Nacional de Colombia. Leticia, Colombia. 2007.

PASSY, Sophia I. Diatom ecological guilds display distinct and predictable behavior along nutrient and disturbance gradients in running waters. En: *Aquatic Botany*. 2007. Vol., 86. No. 2., p. 171-178.

PEDRAZA-GARZON, Edna; DONATO-RONDON, John. Diversity and distribution of diatoms in a mountain stream of the Colombian Andes. En: *Caldasia*. 2011. Vol., 33. No. 1., p. 177-191.

POULÍČKOVÁ, Aloisie; DUCHOSLAV, Martin; DOKULIL, Martin. Littoral diatom assemblages as bioindicators of lake trophic status: A case study from perialpine lakes in Austria. En: *European Journal of Phycology*. 2004. Vol., 39. No. 2., p. 143-152.

PRINGLE, Catherine M. Nutrient spatial heterogeneity: effects on community structure, physiognomy, and diversity of stream algae. En: *Ecology*. 1990. Vol., 71. No. 3., p. 905-920.

RAMÍREZ, ANGÉLICA M.; PLATA-DÍAZ, YASMÍN. Diatomeas perifíticas en diferentes tramos de dos sistemas lóticos de alta montaña (Páramo de Santurbán, Norte de Santander, Colombia) y su relación con las variables ambientales. En: *Acta biológica colombiana*. 2008. Vol., 13. No 1., p. 217.

RIMET, F.; BOUCHEZ, A. Life-forms, cell-sizes and ecological guilds of diatoms in European rivers. En: *Knowledge and management of Aquatic Ecosystems*. 2012. No. 406, p. 01.

RIVERA, Carlos; DONATO, Jhon. Influencia de las variaciones hidrológicas y químicas sobre la diversidad de diatomeas bénticas. En: *Ecología de un río de montaña de los Andes Colombianos (río Tota, Boyacá)*. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Colección Textos. 2008.

ROBERTS, Deborah A.; BOYLEN, Charles W. PATTERNS OF EPIPELIC ALGAL DISTRIBUTION IN AN ACIDIC ADIRONDACK LAKE¹. En: *Journal of phycology*. 1988. Vol., 24. No. 2., p. 146-152.

ROBINSON, Christopher T.; RUSHFORTH, Samuel R. Effects of physical disturbance and canopy cover on attached diatom community structure in an Idaho stream. En: *Hydrobiologia*. 1987. Vol., 154. No. 1., p. 49-59.

ROUND, Frank Eric; CRAWFORD, Richard M.; MANN, David G. *Diatoms: biology and morphology of the genera*. Cambridge University Press. 1990.

SALA, Silvia E., et al. Diatoms from the Colombian Amazonia. *Cryptogamie. Algologie*. 2002. Vol., 23. No. 1., p. 75-99.

SALA, Silvia E.; RAMÍREZ, John J. Diatoms from lentic and lotic systems in Antioquia, Chocó and Santander Departments in Colombia. En: *Revista de biología tropical*. 2008. Vol., 56. No. 3., p. 1159-1178.

SALA, Silvia; RAMÍREZ-R, John J. *Cyclotella katiana* sp. nov. from La Reina Swamp, Parque Nacional Natural Los Ratíos, Colombia. En: *Diatom Research*. 2008. Vol., 23. No. 1., p. 147-157.

SCHMIDT-MUMM, Udo; VARGAS RÍOS, Orlando. Comunidades vegetales de las transiciones terrestre-acuáticas del páramo de Chingaza, Colombia. En: *Revista de Biología Tropical*. 2012. Vol., 60. No. 1., p. 35-64.

SIERRA, Omaira R., et al. Variación espacio-temporal de biopelículas en la represa La Fe en el retiro, Antioquia (Colombia). En: *Actualidades Biológicas (Colombia)* v. 2000. Vol., 22. No. 73., p. 153.

SMUCKER, Nathan J.; VIS, Morgan L. Diatom biomonitoring of streams: reliability of reference sites and the response of metrics to environmental variations across temporal scales. En: *Ecological Indicators*. 2011. Vol., 11. No. 6., p. 1647-1657.

SNOEIJIS, Pauli; BUSSE, Svenja; POTAPOVA, Marina. the importance of diatom cell size in community analysis. En: *Journal of Phycology*. 2002. Vol., 38. No. 2., p. 265-281.

STEINMAN, Alan D.; MULHOLLAND, Patrick J.; HILL, Walter R. Functional responses associated with growth form in stream algae. *Journal of the North American Benthological Society*. 1992. p. 229-243.

STEINMAN, A. D. Effects of grazers on freshwater benthic algae. *Algal ecology: freshwater benthic ecosystems*. En: Academic Press, San Diego, California. 1996. p. 341-373.

STEVENSON, R. Jan; STOERMER, Eugene F. Quantitative differences between benthic algal communities along a depth gradient in lake Michigan. En: *Journal of Phycology*. 1981. Vol., 17. No 1., p. 29-36.

STOKES, Pamela M. Ecological effects of acidification on primary producers in aquatic systems *Acidic Precipitation*. En: Springer Netherlands. 1986. p. 421-438.

SUN, Jun; LIU, Dongyan. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. En: *Journal of plankton research*. 2003. Vol., 25. No 11., p. 1331-1346.

TOWNSEND, Simon A.; GELL, Peter A. The role of substrate type on benthic diatom assemblages in the Daly and Roper Rivers of the Australian wet/dry tropics. En: *Hydrobiologia*. 2005. Vol., 548. No. 1., p. 101-115.

VÉLEZ, M. I., WILLE, M., HOOGHMSTRA, H., METCALFE, S., VANDENBERGHE, J., & VANDER BORG, K. Late Holocene environmental history of southern Chocó region, Pacific Colombia; sediment, diatom and pollen analysis of core El Caimito. En: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2001. Vol., 173. No. 3., p. 197-214.

VÉLEZ, M. I., HOOGHMSTRA, H., METCALFE, S., MARTÍNEZ, I., & MOMMERSTEEG, H. Pollen-and diatom based environmental history since the Last Glacial Maximum from the Andean core Fúquene-7, Colombia. En: *Journal of Quaternary Science*. 2007. Vol., 18. No.1., p. 17-30.

VELEZ, M. I., WILLE, M., HOOGHMSTRAL, H., & METCALFE, S. Integrated diatom-pollen based Holocene environmental reconstruction of lake Las Margaritas, eastern savannas of Colombia. En: *The Holocene*. 2005. Vol., 15. No. 8., p. 1184-1198.

VÉLEZ, M. I., HOOGHMSTRA, H., METCALFE, S., WILLE, M., & BERRÍO, J. C. Late Glacial and Holocene environmental and climatic changes from a limnological transect through Colombia, northern South America. En: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2005. Vol., 234. No. 1., 81-96.

VOUILLOUD, A. A., SALA, S. E., NÚÑEZ AVELLANEDA, M., & DUQUE, S. R. Diatoms from the Colombian and Peruvian Amazon: the Genera *Encyonema*, *Encyonopsis* and *Gomphonema* (Cymbellales: Bacillariophyceae). En: *Revista de biología tropical*. 2010. Vol., 58. No.1., 45-62.

VOUILLOUD, A. A., SALA, S. E., NÚÑEZ-AVELLANEDA, M., MONTOYA-MORENO, Y., & DUQUE, S. R. (2014). *Brachysira* (Naviculales, Bacillariophyceae) in lowland waters from Colombia. En: *Diatom Research*. 2014. Vol., 29. No.2., 147-163.

WANG, Yi-Kuang; STEVENSON, R. Jan; METZMEIER, Lythia. Development and evaluation of a diatom-based Index of Biotic Integrity for the Interior Plateau Ecoregion, USA. En: *Journal of the North American Benthological Society*. 2005. Vol., 24. No. 4., p. 990-1008.

YANG, Hong; FLOWER, Roger J. Effects of light and substrate on the benthic diatoms in an oligotrophic lake: A comparison between natural and artificial substrates. En: *Journal of phycology*. 2012. Vol., 48. No. 5., p. 1166-1177.

ANEXOS

Anexo A. Listado de morfoespecies halladas en cuatro lagunas del páramo de Chingaza

- 1 *Achnanthes* sp1
- 2 *Achnanthes* sp1
- 3 *Achnanthidium* sp1
- 4 *Achnanthidium* sp2
- 5 *Achnanthidium* sp3
- 6 *Actinela* sp1
- 7 *Asterionella* sp1
- 8 *Aulacoseira* sp1
- 9 *Aulacoseira* sp2
- 10 *Aulacoseira* sp3
- 11 *Aulacoseira* sp4
- 12 *Aulacoseira* sp5
- 13 *Brachysira* cf. *Brebissonii* Ross in Hartley sensu latu.
- 14 *Brachysira* sp2
- 15 *Brachysira* sp4
- 16 *Chamaepinnularia* sp1
- 17 *Chamaepinnularia* cf. *brasilianopsis* Metzeltin & Lange- Bertalot
- 18 *Cocconeis* sp1
- 19 *Cyclotella* sp1
- 20 *Cyclotella* sp2
- 21 *Cymbopleura* sp1
- 22 *Cymbopleura* sp2
- 23 *Cymbopleura* sp3
- 24 *Encyonema* sp1
- 25 *Encyonema* sp2
- 26 *Encyonema* sp3
- 27 *Encyonema* sp4
- 28 *Encyonema* sp5
- 29 *Encyonopsis* sp1
- 30 *Encyonopsis* sp2
- 31 *Encyonopsis* sp3
- 32 *Eolimna* sp1
- 33 *Eunotia* sp1
- 34 *Eunotia* sp2
- 35 *Eunotia* sp3

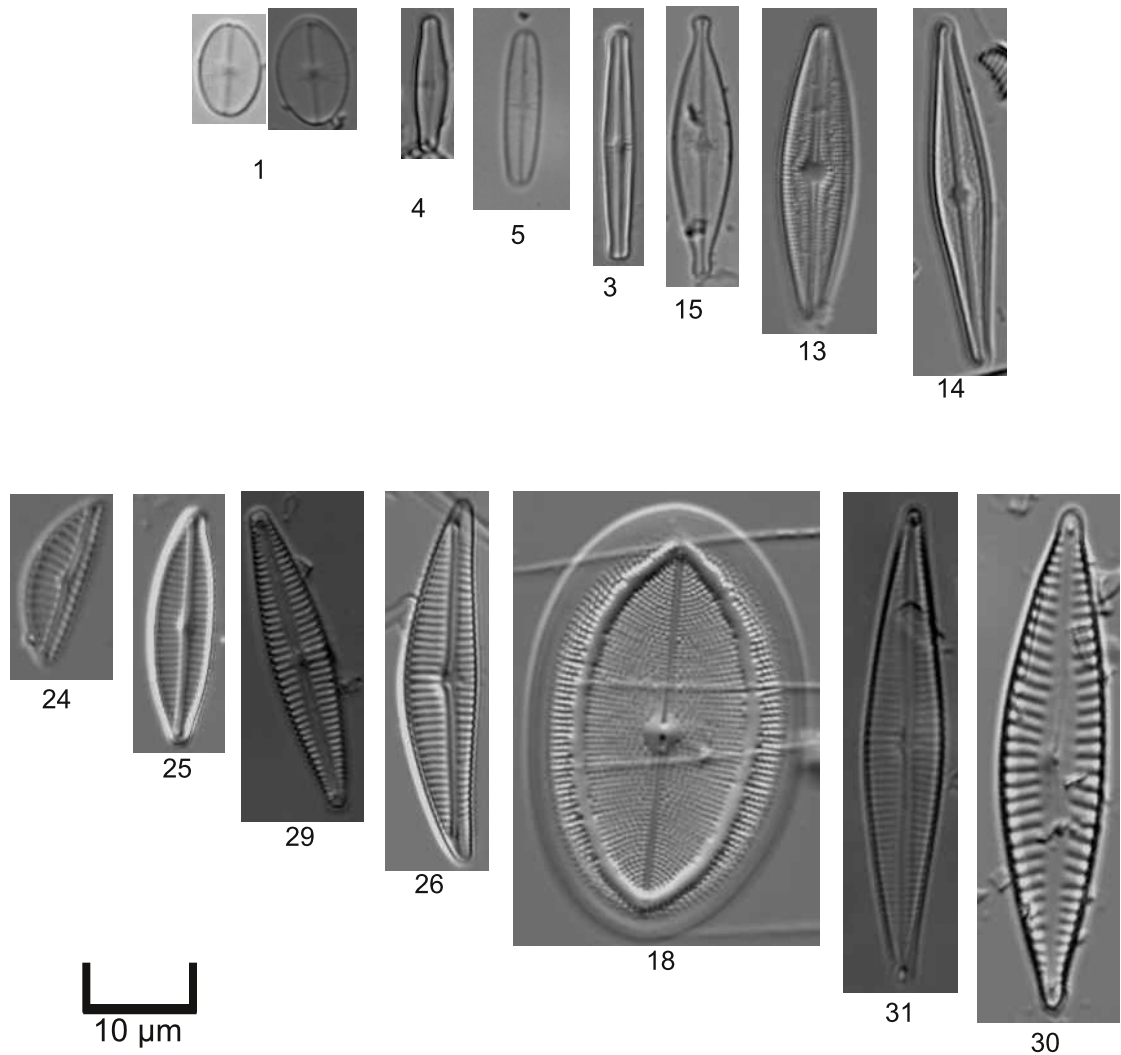
- 36 *Eunotia* aff. *neocompacta* Mayama
- 37 *Eunotia* sp5
- 38 *Eunotia* aff. *tenella* (Grunow) Hustedt
- 39 *Eunotia* aff. *femoriformes* (Patrick) Hustedt
- 40 *Eunotia* *serra* Ehrenberg
- 41 *Eunotia* *subarcuatooides* Alles, Norpel-Schempp & Lange- Bertalot
- 42 *Eunotia* aff. *incisa* Gregory
- 43 *Eunotia* sp7
- 44 *Eunotia* sp8
- 45 *Eunotia* sp9
- 46 *Eunotia* sp10
- 47 *Eunotia* sp11
- 48 *Eunotia* sp13
- 49 *Eunotia* sp14
- 50 *Eunotia* sp15
- 51 *Eunotia* sp16
- 52 *Eunotia* sp17
- 53 *Eunotia* sp18
- 54 *Eunotia* sp19
- 55 *Eunotia* sp20
- 56 *Eunotia* sp21
- 57 *Eunotia* sp22
- 58 *Eunotia* sp23
- 59 *Eunotia* sp24
- 60 *Eunotia* sp25
- 61 *Eunotia* sp26
- 62 *Eunotia* sp27
- 63 *Eunotia* sp28
- 64 *Eunotia* sp29
- 65 *Eunotia* sp30
- 66 *Eunotia* sp31
- 67 *Fragilaria* sp1
- 68 *Fragilaria* sp2
- 69 *Fragilaria* sp3
- 70 *Fragilaria* sp4
- 71 *Fragilaria* sp5
- 72 *Fragilaria* sp6
- 73 *Fragilaria* sp7
- 74 *Fragilaria* sp8
- 75 *Fragilaria* sp9
- 76 *Frustulia* sp1
- 77 *Frustulia* aff. *magaliesmontana* Cholnoky
- 78 *Frustulia* sp3
- 79 *Frustulia* sp4
- 80 *Frustulia* sp5

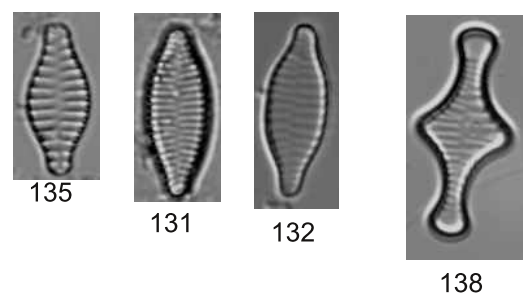
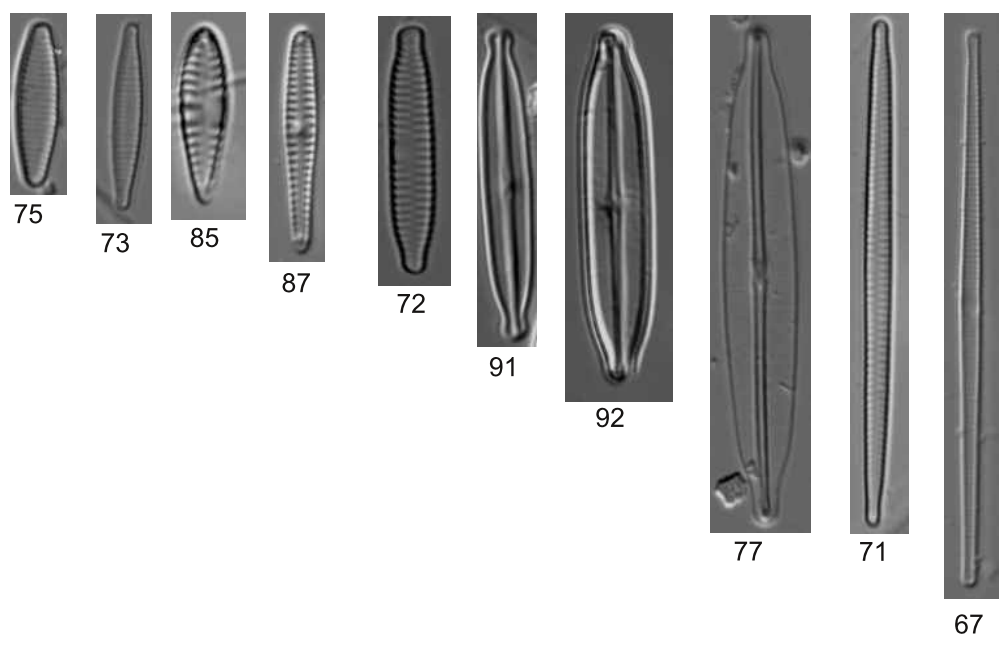
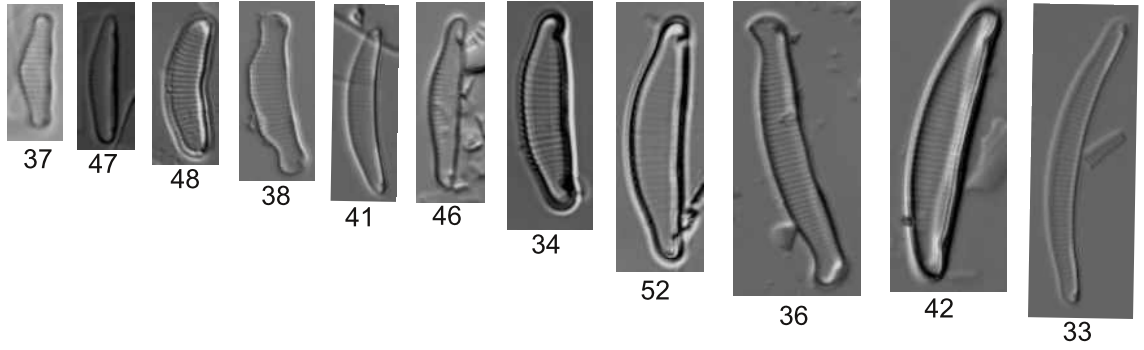
- 81 *Frustulia* sp6
- 82 *Frustulia* sp8
- 83 *Frustulia* sp9
- 84 *Frustulia* sp10
- 85 *Gomphonema* sp1
- 86 *Gomphonema* sp2
- 87 *Gomphonema* sp3
- 88 *Gomphonema* sp5
- 89 *Gomphonema* sp6
- 90 *Gomphonema* sp7
- 91 *Kobayasiella* sp1
- 92 *Kobayasiella* sp2
- 93 *Kobayasiella* sp3
- 94 *Kobayasiella* sp4
- 95 *Kraskella* sp1
- 96 *Navicula* sp1
- 97 *Navicula* sp2
- 98 *Navicula* sp3
- 99 *Navicula* sp4
- 100 *Navicula* sp5
- 101 *Naviculadicta* sp1
- 102 *Naviculadicta* sp2
- 103 *Neidium* cf. *krasskei* Lange- Bertalot
- 104 *Neidium* sp2
- 105 *Neidium* sp3
- 106 *Neidium* sp4
- 107 *Nitzchia* sp1
- 108 *Nitzchia* sp2
- 109 *Nitzchia* sp3
- 110 *Nitzchia* sp4
- 111 *Nupela* sp1
- 112 *Pinnularia* aff. *microstaurum* (Ehrenberg) Cleve sensu lato
- 113 *Pinnularia* sp2
- 114 *Pinnularia* sp3
- 115 *Pinnularia* sp4
- 116 *Pinnularia* sp5
- 117 *Pinnularia* sp8
- 118 *Pinnularia* sp9
- 119 *Pinnularia* sp10
- 120 *Pinnularia* sp11
- 121 *Pinnularia* sp12
- 122 *Navicula* sp6
- 123 *Pinnularia* sp14
- 124 *Sellaphora* cf. *pupula* (Kutzing) Mereschkowski sensu lato
- 125 *Sellaphora* sp2

- 126 *Sellaphora* sp3
- 128 *Semiorbis* sp1
- 129 *Stauroneis* sp1
- 130 *Stauroneis* sp2
- 131 *Staurosira* sp1
- 132 *Staurosira* sp2
- 133 *Staurosira* sp3
- 134 *Staurosirella* sp1
- 135 *Staurosirella* sp3
- 136 *Stenopterobia* aff. *delicatissima* (Lewis) Van Heurck sensu lato
- 137 *Stenopterobia* aff. *krammeri* Metzeltin & Lange- Bertalot
- 138 *Tabellaria flocculosa* var. *andina* Lange-Bertalot
- 139 *Tabellaria flocculosa* Lange-Bertalot

Anexo B. Fotografías de morfoespecies pertenecientes a los gremios ecológicos de diatomeas. Los números de las fotografías corresponden a la numeración asignada en el anexo 1.

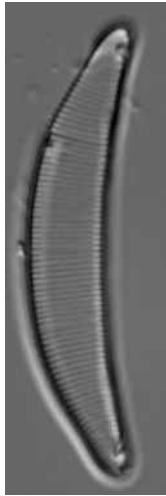
Morfoespecies Gremio Bajo



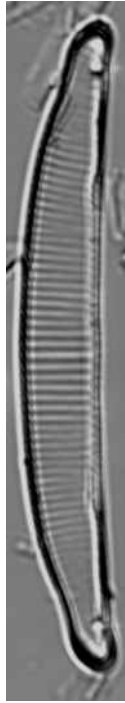


┌
└ 10 μm

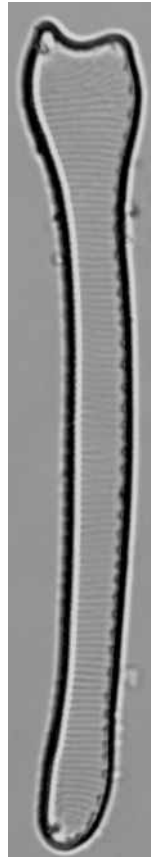
Morfoespecies Gremio Alto.



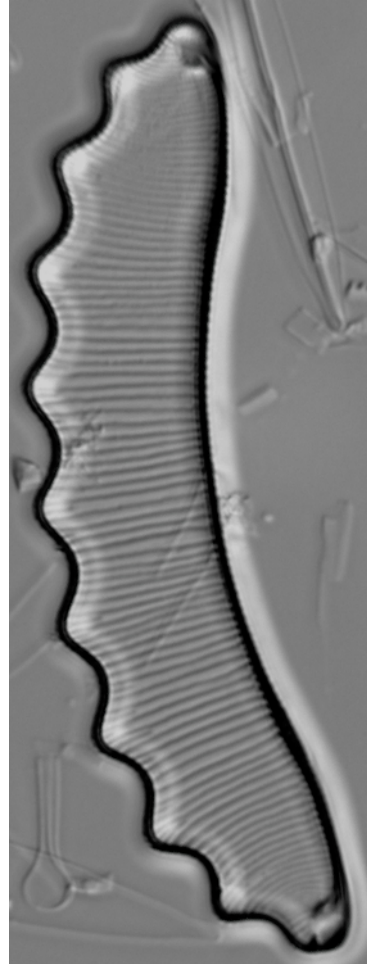
36



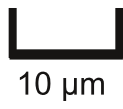
45



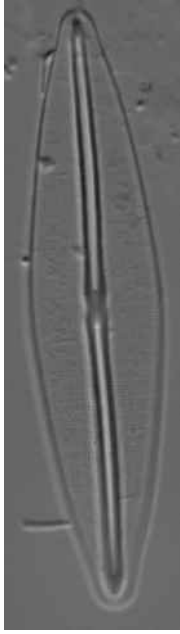
6



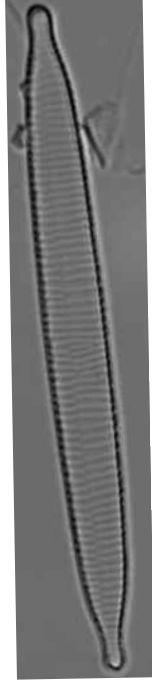
41



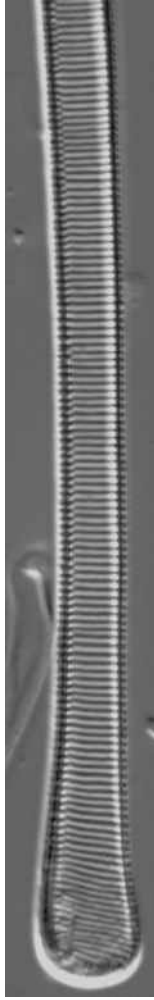
10 μ m



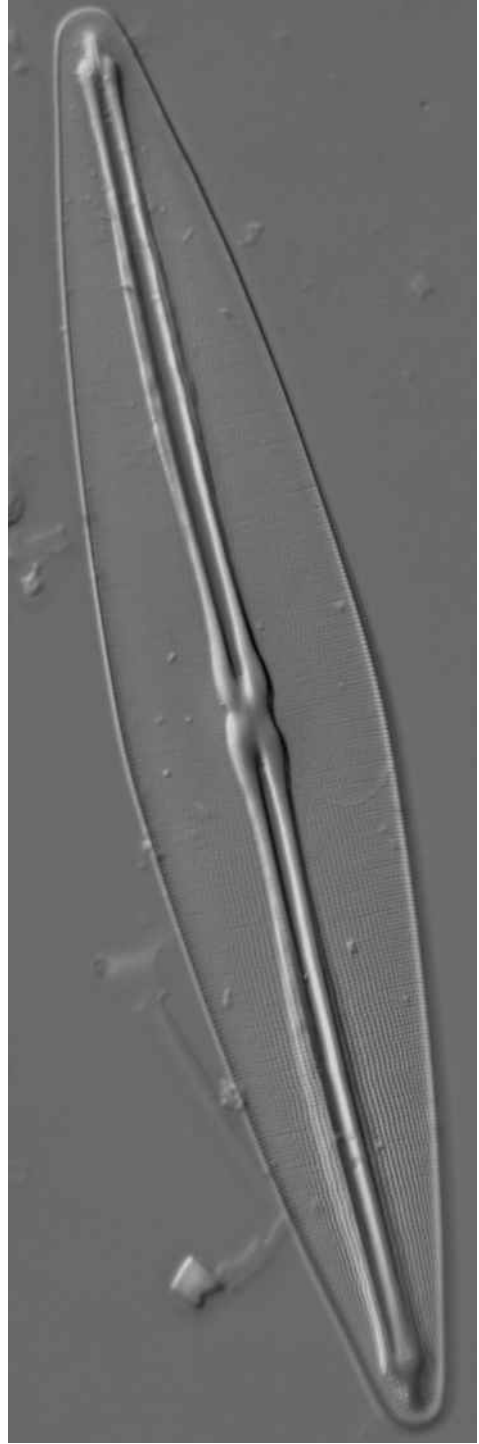
76



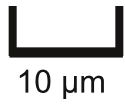
68



39



76



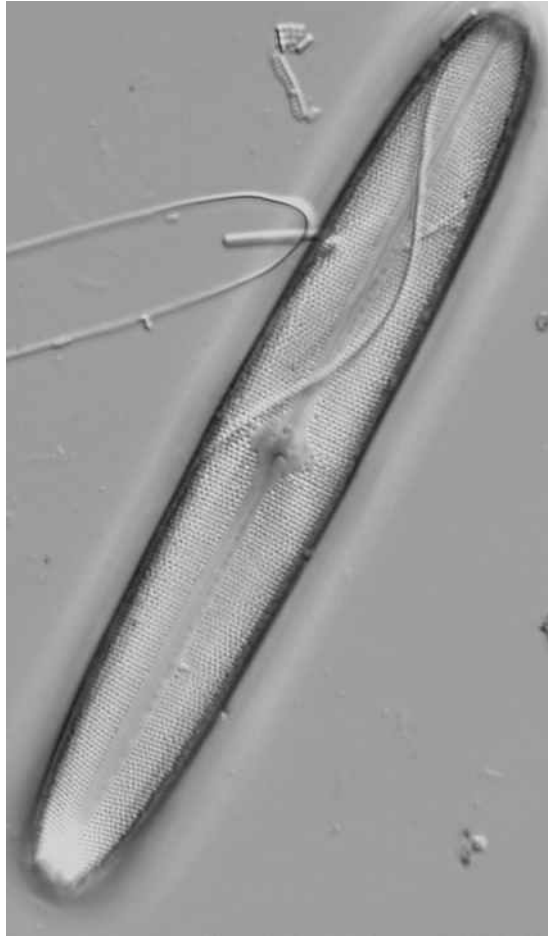
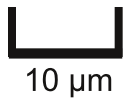
10 μ m



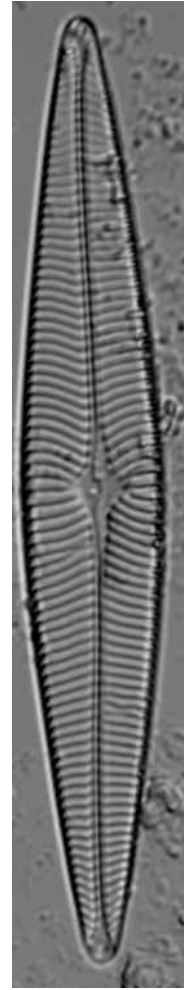
80



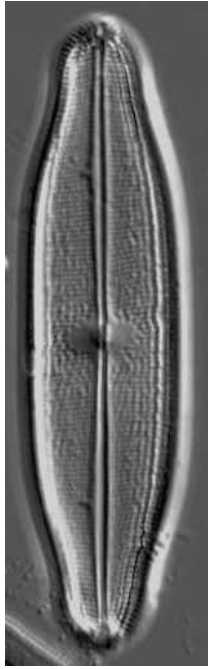
86



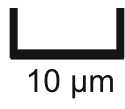
103



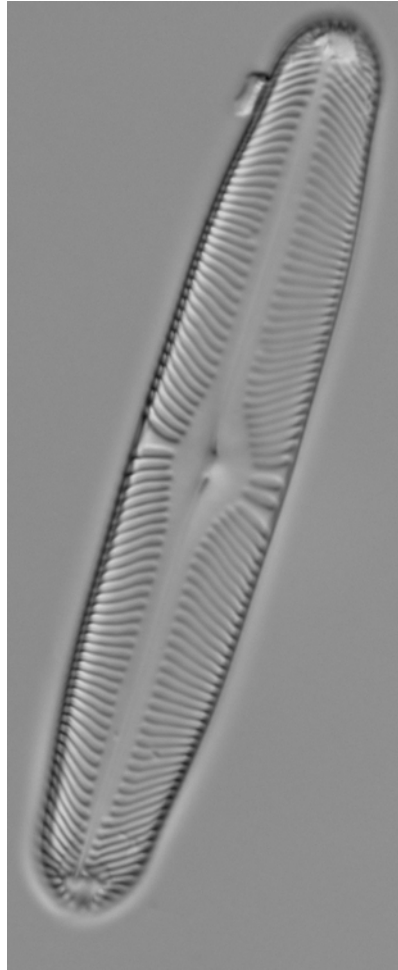
100



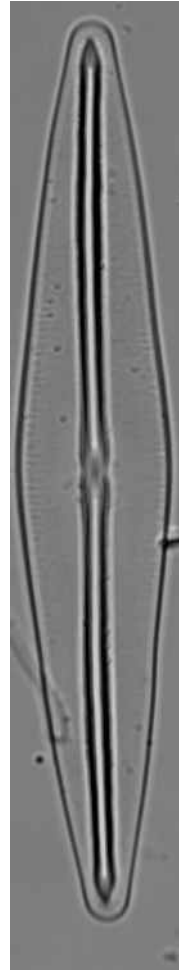
105



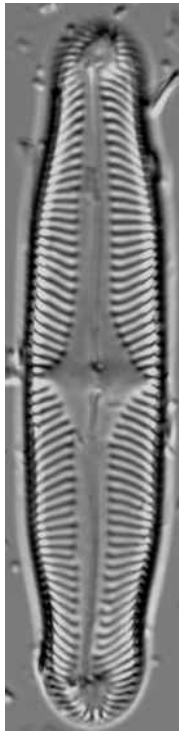
10 μm



112



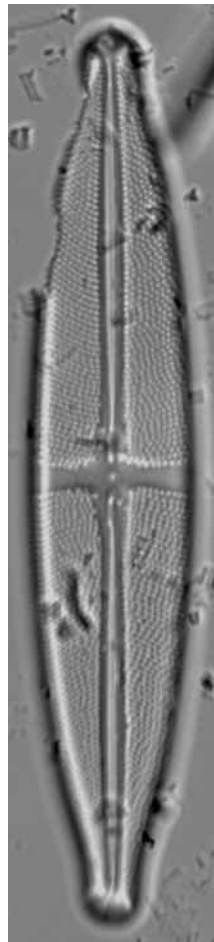
79



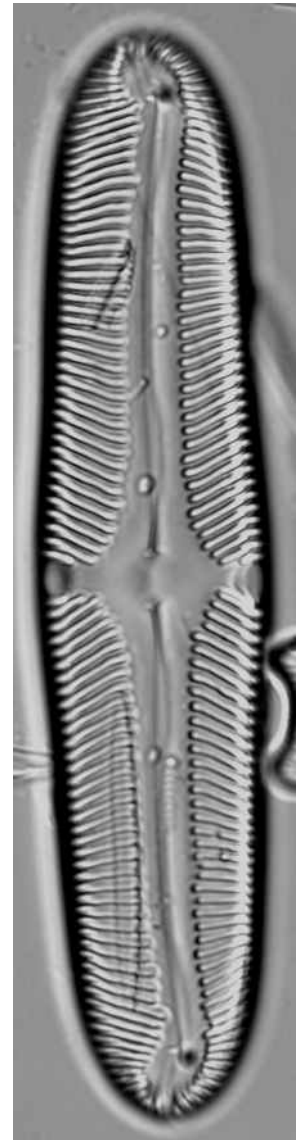
118



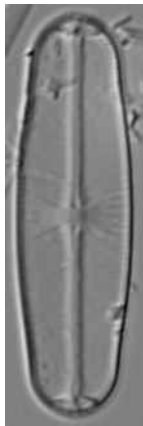
129



130



123

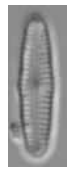


124



10 μm

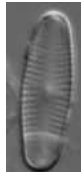
Morfoespecies Gremio Móvil.



16



17



32



102



111



99



96



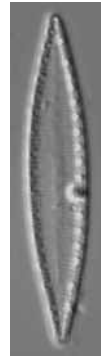
109



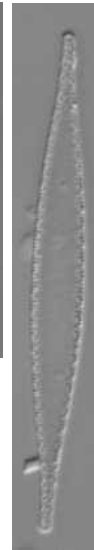
107



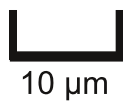
108



136



136

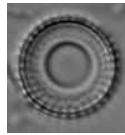


10 μ m

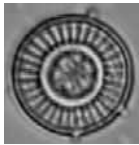
Morfoespecies Gremio Planctónico.



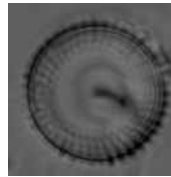
8



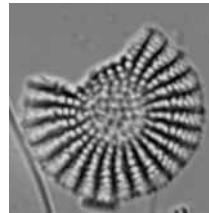
10



19



11



20



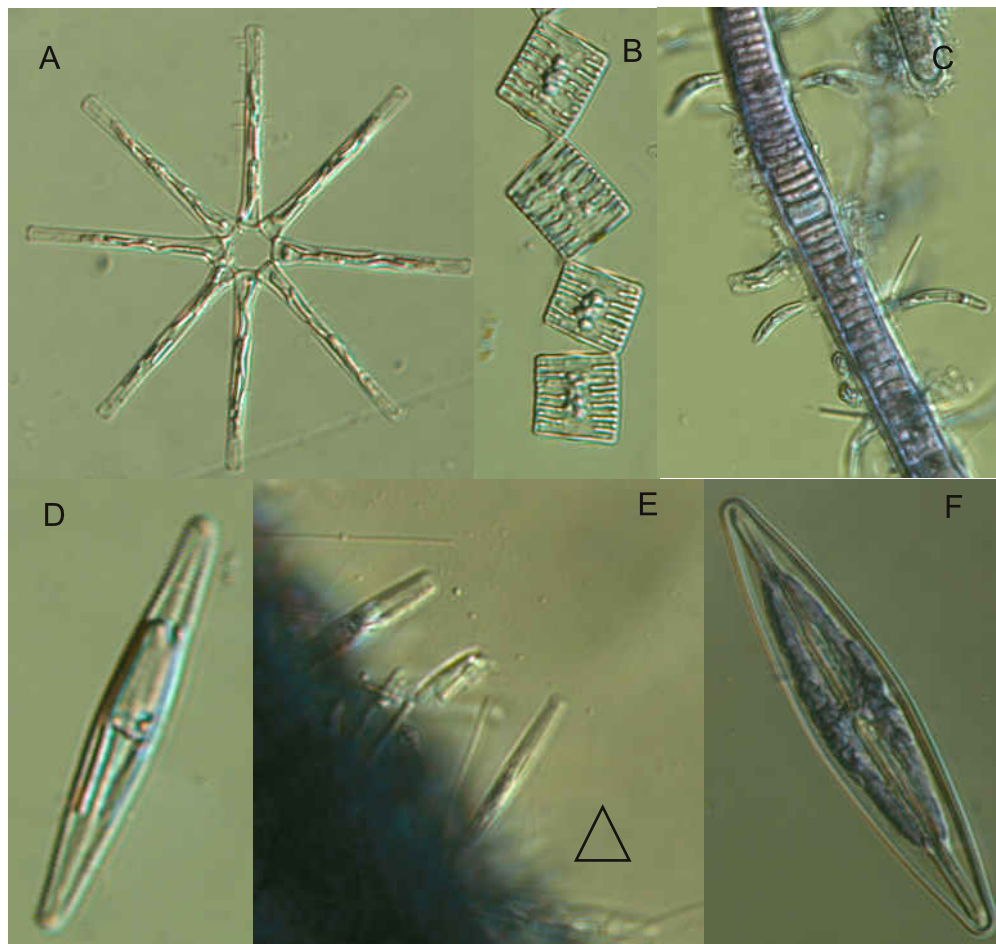
10 μm




7

Anexo C. Ejemplos de formas de vida y hábitos de crecimiento en los gremios ecológicos de diatomeas.

(A) colonia estrellada con *Asterionella* sp, (B) colonia en forma de caja con *Tabellaria* sp, (C) *Eunotia* sp adherida a alga filamentosa por tallos mucilaginosos, (D) diatomea móvil con *Navicula* sp, (E) colonia en roseta con *Fragilaria* sp (triangulo) adherida a macrófita *Myriophyllum* sp, (F) *Frustulia* sp de habito libre.




30 μm