

**DIATOMEAS Y FACTORES QUE EXPLICAN SU DISTRIBUCIÓN EN
HUMEDALES DEL RÍO ORINOCO (PUERTO CARREÑO, VICHADA)**

MARÍA FERNANDA CONTRERAS GUERRERO

UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER

FACULTAD DE CIENCIAS

ESCUELA DE BIOLOGIA

BUCARAMANGA

2015

**DIATOMEAS Y FACTORES QUE EXPLICAN SU DISTRIBUCIÓN EN
HUMEDALES DEL RÍO ORINOCO (PUERTO CARREÑO, VICHADA)**

MARÍA FERNANDA CONTRERAS GUERRERO

Trabajo de grado, modalidad pasantía de investigación para optar el título de
Bióloga

Director

CARLOS ALBERTO RIVERA-RONDÓN, Ph.D.

UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER

FACULTAD DE CIENCIAS

ESCUELA DE BIOLOGIA

BUCARAMANGA

2015

Sin ti madre esto no sería posible.

AGRADECIMIENTOS

Toda mi gratitud a mis padres por su incansable sacrificio y por su total apoyo, porque siempre me han acompañado en cada decisión y han sido mi mayor soporte. A mi hermano por su amor, dedicación y colaboración en toda la parte gráfica que involucro este trabajo.

A mi matriarcado Guerrero, a mis tías y primas luchadoras y consentidoras que me acogieron con su amor y me dieron fortaleza, los meses que estuve en Bogotá desarrollando mi trabajo de grado.

También deseo agradecer a compañeros y amigos que me acompañaron en este paso por la Universidad, por sus risas, consejos y aportes, especialmente a Jennifer, Daniel, Laia, Raquel, Genner, Diana, Wilmer, Silvia, Sebas, Diego y Genny.

Al laboratorio de Limnología de la Pontificia Universidad Javeriana por brindarme la oportunidad de desarrollar mi pasantía de Investigación, especialmente al profesor Carlos Alberto Rivera Rondón por sus enseñanzas, aportes y confianza brindada, a Marce por las tardes de café y donas escuchando mis líos y aportando soluciones.

CONTENIDO

	Pág.
INTRODUCCIÓN	15
1. MARCO TEÓRICO	18
1.1. HUMEDALES DE LA ORINOQUIA	19
1.2. BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA DE LAS DIATOMEAS.	20
1.3. CONOCIMIENTO ACTUAL DE LAS DIATOMEAS EN COLOMBIA.	21
2. ÁREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS	23
2.1. FASE DE LABORATORIO	25
2.2. FASE DE ANÁLISIS.....	26
2.2.1. Caracterización de la flora diatomológica.....	26
2.2.2. Patrones en la diversidad, composición y abundancia de las diatomeas. ..	27
2.2.3. Relación de las condiciones físicas y químicas con la estructura de las comunidades de diatomeas.	28
3. RESULTADOS	29
3.1. CARACTERIZACIÓN DE LA FLORA DIATOMOLÓGICA.....	29
3.2. PATRONES EN LA DIVERSIDAD, COMPOSICIÓN Y ABUNDANCIA DE LAS DIATOMEAS.	35
3.3. RELACIÓN DE LAS CONDICIONES FÍSICAS Y QUÍMICAS CON LA ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE DIATOMEAS.	39
4. ANÁLISIS Y DISCUSIÓN DE RESULTADOS	43
4.1. CARACTERIZACIÓN DE LA FLORA DIATOMOLÓGICA.....	43
4.2. PATRONES DE LA DIVERSIDAD DE DIATOMEAS.	44

4.3. PATRONES ESPACIALES Y TEMPORALES DE LAS COMUNIDADES DE DIATOMEAS.....	46
5. CONCLUSIONES.....	51
6. RECOMENDACIONES	53
BIBLIOGRAFÍA.....	54
ANEXOS.....	64

LISTA DE TABLAS

	Pág.
Tabla 1. Número de especies observadas y estimadas mediante diferentes estimadores de riqueza.....	30
Tabla 2. Valores de correlación de rangos de Spearman significativos ($p < 0,05$) para los datos de los dos periodos hidrológicos.	39
Tabla 3. Valores de correlación de Spearman significativos ($p < 0,05$) para los datos de aguas altas.....	40
Tabla 4. Valores de correlación de Spearman significativos ($p < 0,05$) para los datos de aguas bajas.....	40

LISTA DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Mapa con la ubicación de los sitios de muestreo, Puerto Carreño-Vichada, Colombia.....	23
Figura 2. Variación en el nivel del Rio Orinoco durante el 2007	25
Figura 3. Curva de acumulación de las morfoespecies observadas durante el muestreo.....	29
Figura 4. Porcentaje de morfoespecies registrada para cada género.....	31
Figura 5. Porcentaje de morfoespecies para cada género en los periodos hidrológicos.....	32
Figura 6. Número de sitios en los que estuvo presente cada género.	33
Figura 7. Número de sitios en los que estuvieron presentes las morfoespecies de diatomeas más frecuentes.	34
Figura 8. Morfoespecies dominantes y número de sitios donde predominaron. ...	35
Figura 9. Variabilidad en la diversidad de diatomeas de acuerdo con el tipo de sustrato muestreado.	36
Figura 10. Variabilidad de la diversidad en la comunidad de diatomeas de acuerdo a los tipos de ecosistema.....	37
Figura 11. Clasificación de las muestras de acuerdo con la composición y abundancia de las diatomeas.	38
Figura 12. Análisis de redundancia, donde se muestra el primer y segundo eje de la relación de las morfoespecies con las variables físicoquímicas significativas. .	41

Figura 13. Análisis de redundancia donde se muestra el primer y segundo eje de modelo. Se grafican las muestras y las variables fisicoquímicas.....42

LISTA DE ANEXOS

	Pág.
Anexo A. Lista de morfoespecies encontradas en los humedales del río Orinoco durante época de aguas altas y bajas..	64
Anexo B. Índices de diversidad, tipo de ecosistema y sustrato para cada sitio muestreado.....	73
Anexo C. Probabilidades de las pruebas no paramétricas de comparación de los tipos de ecosistema y sustrato entre periodos hidrológicos.....	75
Anexo D. Fotografías de algunas morfo especies encontradas en los humedales del Río Orinoco.....	76

RESUMEN

TITULO: DIATOMEAS Y FACTORES QUE EXPLICAN SU DISTRIBUCIÓN EN HUMEDALES DEL RÍO ORINOCO (PUERTO CARREÑO, VICHADA).*

AUTOR: MARÍA FERNANDA CONTRERAS GUERRERO. **

PALABRAS CLAVES: Diatomeas, Humedales, Orinoco, Sustrato, Léntico, Lótico, Periodos Hidrológicos.

DESCRIPCIÓN:

Las diatomeas son microalgas que han sido empleadas en zonas templadas como indicadores biológicos, debido a que son organismos que responden rápidamente a los cambios ambientales del sistema acuático. Para el trópico no se conoce completamente su flora y se sabe poco sobre sus preferencias ecológicas. En este estudio se evaluó la respuesta de diatomeas ante factores químicos, físicos e hidrológicos, en humedales del Río Orinoco (Puerto Carreño – Vichada), durante dos periodos distintos (aguas altas y bajas) del 2007. Se realizó la caracterización de la flora diatomológica para cada periodo, se comparó la composición y diversidad de las muestras entre tipos de sustrato (vegetal y roca), tipo de ecosistemas (lótico y léntico) y variables fisicoquímicas, además se realizó un análisis de redundancia (ARD) para identificar los factores ambientales que explicaban las diatomeas. No se encontró diferencias estadísticas de la composición y diversidad entre tipo de sustrato y tipo de ecosistema, pero si se observó una relación con las estacionalidad hidrológica. La riqueza y la diversidad ecológica se correlacionaron negativamente con NTK, PRS, sólidos totales y turbidez. El ARD mostró un efecto del pH, turbidez, NO_2^- y NO_3^- sobre la organización de las diatomeas y diferencias entre los sistemas estudiados de acuerdo con la estacionalidad hidrológica. Durante el periodo de aguas altas los ecosistemas presentaron valores más altos de NO_2^- y NO_3^- y pH, con respecto a aguas bajas. *Aulacoseira granulata*, *Pinnularia* sp1, *Gomphonema lagenula*, dominaron en sitios donde la turbidez fue mayor, mientras *Nupela* cf. *subpallavicinii*, *Eunotia* sp13 y *Gomphonema archaeovibrio* donde la turbidez fue baja. *Sellaphora pupula*, *Encyonema vulgare*, *Gomphonema augur* estuvieron asociadas a sitios con pH alto y baja concentración de NO_2^- y NO_3^- . Los datos presentados en este trabajo contribuyen a la comprensión de la ecología de la comunidad de diatomeas en humedales tropicales.

*Trabajo de grado, modalidad pasantía de investigación.

** Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. Director Ph.D. Carlos Alberto Rivera-Rondón.

ABSTRACT

TITLE: DIATOMS AND FACTORS THAT EXPLAIN ITS DISTRIBUTION IN WETLANDS OF ORINOCO RIVER (PUERTO CARREÑO, VICHADA). *

AUTHOR: MARÍA FERNANDA CONTRERAS GUERRERO. **

KEY WORDS: Diatoms, Wetlands, Orinoco, Substrate, Lentic, Lotic, Hydrological Periods.

DESCRIPTION:

The diatoms are microalgae that have been used in temperate zones as biological indicators, because they are organisms that respond quickly to environmental changes of aquatic system. For the tropic environment is not known all its flora information, and there are little about their ecological preferences. In 2007, during two different periods (high and low waters), was studied the response of diatoms to chemical, physical and hydrological factors in wetlands of the Orinoco River (Vichada Puerto Carreño). The characterization of diatom flora for each period was performed, the composition and diversity of samples between substrate types (plant and rock), type ecosystems (lotic and lentic) and physicochemical variables were compared, also was made a redundancy analysis (RDA) to identify the environmental factors that explained the diatoms. It wasn't found statistical differences in the composition and diversity between type of substrate and type of ecosystem, but a relationship with hydrological seasonality was observed. The richness and ecological diversity were negatively correlated with NTK, PRS, total solids and turbidity. The RDA showed an effect of pH, turbidity, NO_2^- and NO_3^- on the organization of diatoms and also showed the differences between the systems studied according to the hydrological seasonality. During the high water period, ecosystems showed higher NO_3^- and NO_2^- and pH values in comparison with shallow waters. *Aulacoseira granulata*, *Pinnularia* sp1, *Gomphonema lagenula*, were dominant in places where the turbidity was higher, while *Nupela* cf. *subpallavicinii*, *Eunotia* sp13 and *Gomphonema archaeovibrio* where the turbidity was low. *Sellaphora pupula*, *Encyonema vulgare*, *Gomphonema augur* were associated with sites with high pH and low concentration of NO_2^- and NO_3^- . The data presented in this paper contributes to the understanding of the ecology of the community of diatoms in tropical wetlands.

** Bachelor thesis, Research internship.

** Science Faculty. Biology School. Director Ph.D. Carlos Alberto Rivera-Rondón.

INTRODUCCIÓN

Los humedales del río Orinoco son sistemas con un gran valor económico y ambiental, al aportar la mayoría de la actividad pesquera de la región (Marciales-Caro & Díaz-Olarte 2012). Estos ecosistemas están expuestos a variaciones físicas y químicas como consecuencia del fuerte contraste que existe entre los periodos hidrológicos: aguas bajas y aguas altas (Hamilton & Lewis 1987; Sarmiento & Pinillos 2001; Rivera-Rondón et al. 2010). Los cambios en las características físicas y químicas del agua causados por los periodos hidrológicos, tienen importantes consecuencias en las comunidades biológicas, afectando de manera significativa la productividad de los ecosistemas (Hamilton & Lewis 1987).

Para la Orinoquia colombiana se cuenta con poca información sobre la respuesta de las comunidades acuáticas al pulso inundación. Entre las comunidades biológicas menos estudiadas en esta región se encuentran las algas y particularmente las diatomeas (Montoya et al. 2006). Las diatomeas son un grupo de microalgas fotosintéticas con alto potencial para el uso en la indicación del estado ecológico de los ecosistemas acuáticos (Mattila & Räsänen 1998, del Pilar Arcos & Prieto 2006;), debido a que son muy sensibles a una gran variedad de factores ambientales, que incluyen las condiciones físicas del hábitat y la química del agua. Por su rápida tasa de crecimiento, son organismos que responden rápidamente a alteraciones en las condiciones ambientales (Weilhoefer & Pan 2007; Montoya-Moreno & Aguirre-Ramírez 2013).

En regiones templadas, las diatomeas son ampliamente usadas en el desarrollo de sistemas de indicación ecológica (Dam, Mertens & Sinkeldam 1994; Vis et al. 1998; Mattila & Räsänen 1998; Schneider & Lindstrøm 2009; La Hée & Gaiser 2012) .En zonas tropicales son pocos los estudios que se han realizado (Sala et

al. 2008), debido entre otras causas, al desconocimiento de la flora de diatomeas, por lo que realizar inventarios y estudios ecológicos de estos organismos aportaría información importante para su uso como indicadores. En Colombia la aplicación de diatomeas como indicadores es incipiente, debido a que no se conoce completamente su composición florística y es muy frecuente cometer errores durante su identificación, además de ser pocos los trabajos desarrollados sobre su ecología (Montoya Moreno & Aguirre Ramírez 2013). Estos vacíos dificultan la formulación de herramientas numéricas para su uso regional en la indicación ecológica.

Existen trabajos sobre composición y distribución de diatomeas para sistemas loticos y lenticos en Colombia (Abuhatab-Aragón & Donato-Rondón, 2012; Díaz-Quirós & Rivera-Rondón, 2004; Montoya-Moreno, Sala, Vouilloud, & Aguirre, 2012; Sala et al., 2008), pero son pocos los trabajos publicados sobre algas bénticas y su respuesta al pulso de inundación (Montoya et al. 2006). Estudiar y evaluar los cambios en la comunidad de diatomeas ayudaría a identificar las variables más importantes que controlan esta comunidad, incluyendo el impacto que tienen las fluctuaciones de agua (Cantonati et al. 2009). La respuesta de las diatomeas ante estos factores, puede contribuir en la construcción de modelos, dirigidos a evaluar y predecir los efectos de futuras afectaciones sobre los ecosistemas acuáticos, ya que estos organismos generan información ecológica sobre la funcionalidad de los sistemas que habitan (Díaz-Quirós & Rivera-Rondón 2004; Weillhoefer & Pan 2007).

El desconocimiento en la ecología de este grupo, también está relacionado con las pocas investigaciones existentes sobre la mayoría de los ecosistemas acuáticos colombianos. Así por ejemplo, las diatomeas de humedales asociados al río

Orinoco (León 2005) han sido escasamente estudiadas, ignorando su respuesta a la dinámica hidrológica y a los cambios químicos del agua.

Las zonas inundables de los ríos de tierras bajas, están expuestas a cambios constantes, debido a los aportes diferenciales de nutrientes desde el cauce principal, y a las fluctuaciones en el nivel del agua asociadas con los periodos hidrológicos. Todos estos cambios físicos y químicos pueden estar afectando la estructura de las comunidades acuáticas, por lo que el conocimiento de la composición de las comunidades algales y de su respuesta ecológica ante la variación hidrológica, podría ser de gran valor para el posterior direccionamiento de planes de manejo de los humedales (Marciales-Caro & Díaz-Olarte 2012). Por lo tanto, se abordó la pregunta: ¿cuál es la respuesta de la comunidad de diatomeas ante los cambios causados por el régimen hidrológico de inundación?

Este trabajo estudió la flora diatomológica de 23 humedales de Puerto Carreño Vichada con el objetivo de identificar los factores que determinan la composición y distribución de diatomeas en humedales del río Orinoco, mediante el análisis de la estructura de las comunidades y las variables físicas y químicas en dos momentos hidrológicos del 2007. Con este aporte se incrementará el conocimiento de la ecología de las diatomeas tropicales y su respuesta a la variabilidad ambiental.

1. MARCO TEÓRICO

El río Orinoco es el segundo río más caudalosos de Suramérica, la superficie de su cueca es aproximadamente de 1.000.000 Km², de la cual una tercera parte se encuentra en Colombia y la restante en Venezuela (Hamilton, Sippel & Melack 2004). El Orinoco tiene 1.783 Km de longitud desde su nacimiento en el cerro Delgado Chalbaud, hasta el ápice de su delta, por lo que su longitud total depende de la salida que se tome hasta el océano Atlántico. La trayectoria del Orinoco describe un arco que encierra casi toda la Guayana venezolana. El río Orinoco se puede dividir en tres regiones hidrográficas: alto Orinoco (10% de la cuenca), Orinoco Medio (60%) y bajo Orinoco (30%). El Orinoco medio comprende la Orinoquia colombiana, la cual posee un régimen de precipitación unimodal, con lluvias concentradas entre los meses de mayo y octubre. La precipitación media anual es de 1.600 mm en el departamento de Arauca y 2.000 mm en Puerto Carreño (Vichada); también presenta una estación seca desde diciembre hasta abril (León 2005).

Los ecosistemas acuáticos de la cuenca de la Orinoquía tiene gran trascendencia socioeconómica debido a que son el soporte de la actividad pesquera comercial local (Marciales-Caro & Díaz-Olarte 2012). Dentro de los componentes de estos ecosistemas, las comunidades planctónicas y bénticas juegan un papel importante en las redes tróficas, al ser la principal fuente de alimento de muchos peces de talla pequeña y de los primeros estadios larvales de algunas especies (Parra 2007; Zamudio et al. 2008; Marciales-Caro & Díaz-Olarte 2012).

En los planos de inundación de los ríos, las comunidades se ven afectadas principalmente por los aportes diferenciales de nutrientes desde el cauce principal del río, a causa de las fluctuaciones en el nivel del agua asociadas con los periodos hidrológicos (Lewis et al. 2000). La época de aguas altas consiste en la

inundación y las fases de drenaje, produciendo un aumento importante en la profundidad de los ecosistemas acuáticos, favoreciendo el desarrollo de macrófitas flotantes que a su vez beneficia el crecimiento de la comunidad fitoplanctónica, generando un agotamiento de nitrógeno libre en este periodo (Hamilton & Lewis 1987). Durante la época de aguas bajas, el agua se retrae progresivamente desde la porción boscosa de la llanura de inundación a medida que el nivel del río desciende (Hamilton, Sippel, & Melack 2004).

1.1. HUMEDALES DE LA ORINOQUIA

El Orinoco puede alcanzar una franja inundable en algunas zonas hasta de 600 kilómetros desde su delta hasta la confluencia con el Río Meta y el tallo principal del Orinoco. La llanura se compone 2.300 cuencas, y se encuentran rodeadas por bosque inundable (Lewis et al. 2000). Las fluctuaciones estacionales en los niveles del río modifican las características físicas y químicas de los hábitats acuáticos de las llanuras de inundación (Hamilton & Lewis 1987), por ejemplo, las zonas que se inundan estacionalmente por los ríos localizados en el departamento de Vichada originan complejos de humedales continentales caracterizados por presentar valores bajos de fósforo, nitrógeno, salinidad y pH ácidos (Rivera-Rondón et al. 2010). La estacionalidad climática también tiene un efecto importante en la química de estos sistemas ya que las lluvias generan una reducción en la conductividad y los sólidos totales. Igualmente a través del estudio de la estratificación térmica de algunos humedales, se ha encontrado que la variación hidrológica afecta la estructura vertical de la columna de agua (Rivera-Rondón et al. 2010).

La variabilidad hidrológica y ecológica de estos ecosistemas responde a un conjunto interconectado de procesos de diferente naturaleza: geológicos, climáticos, paleoclimáticos e hidrográficos, que en conjunto han condicionado la historia geomorfológica regional del paisaje. Esta evolución, a su vez, ha guiado a

los procesos de formación del suelo y el comportamiento funcional de los diferentes tipos de ecosistemas de sabanas, bosques y humedales de la Orinoquía (Sarmiento & Pinillos 2001).

1.2. BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA DE LAS DIATOMEAS.

Las diatomeas son algas unicelulares o coloniales, principalmente encontradas en el bentos, debido a que generalmente están asociadas a un sustrato (Stevenson et al. 1996), también hacen parte del plancton y pueden ser encontradas en una gran variedad de ambientes que incluyen mares, ríos, lagos y suelos (Smol & Stoermer 2010). Las diatomeas pertenecen a la clase Bacillariophyceae y su principal característica es la presencia de una pared celular conformada por dióxido de silicio (SiO_2), denominada frústula. La frústula presenta diferentes ornamentaciones y estructuras que son utilizadas para su identificación taxonómica (Stoermer & Julius 2003).

Las diatomeas poseen gran diversidad ecológica ya que florecen prácticamente en todos los hábitats de los humedales; se pueden desarrollar como epífitas, epilíticas, y algunas planctónicas (Stevenson et al. 1996). Al ser algas fotosintéticas son muy importantes para el ecosistema, ya que captan la energía lumínica y la transforman en compuestos orgánicos, a partir de los cuales se pueden mantener niveles tróficos superiores (Jiménez-Pérez & Toro-Restrepo 2014).

La importancia de las algas para la producción primaria y el ciclaje de nutrientes de los humedales está siendo cada vez más reconocida (Jiménez-Pérez & Toro-Restrepo 2014; Díaz-Quirós & Rivera-Rondón 2004). Su baja tolerancia al cambio de muchas variables ambientales, sus rápidas respuestas al medio ambiente y su

rápida tasa de crecimiento, las hace excelentes indicadores de cambio ambiental (Montoya Moreno & Aguirre Ramírez 2013).

La frústula al ser de sílice le permite permanecer en los sedimentos por años, y junto con su habilidad de responder rápidamente a los cambios, hace a las diatomeas un componente importante en estudios paleoecológicos y en general en estudios del impacto del cambio climático (Caballero-Miranda 1997; Smol & Stoermer 2010).

1.3. CONOCIMIENTO ACTUAL DE LAS DIATOMEAS EN COLOMBIA.

En Colombia han sido pocos los trabajos elaborados exclusivamente sobre la taxonomía y la ecología de las diatomeas. La mayor parte de investigaciones han sido orientadas a estudiar la composición y estructura del perifiton (Mattila & Räsänen 1998; del Pilar Arcos & Prieto 2006; Montoya-Moreno & Ramírez 2007; Montoya-Moreno & Aguirre-Ramírez 2008; Montoya-Moreno & Aguirre-Ramírez 2013; Osorio-Ávila et al. 2015), por lo que la recopilación de información a nivel de las especies tiene un escaso nivel de desarrollo.

Investigaciones dirigidas solo al estudio de las diatomeas han producido algunas publicaciones. Se cuenta con una revisión que abarco la lista de diatomeas colombianas y los ambientes en los que han sido encontradas (Yimmy. Montoya-Moreno et al. 2013), también se ha escrito sobre aspectos taxonómicos y descripción de especies nuevas (S. Sala et al. 2014). Algunos de estos estudios están enfocados en realizar inventarios para regiones de Choco, Santander y Antioquia (Sala et al., 2008). Para ecosistemas acuáticos andinos, se han realizado trabajos donde se relacionaron las variables ambientales con las diatomeas para definir su potencial como indicadores de la química del agua

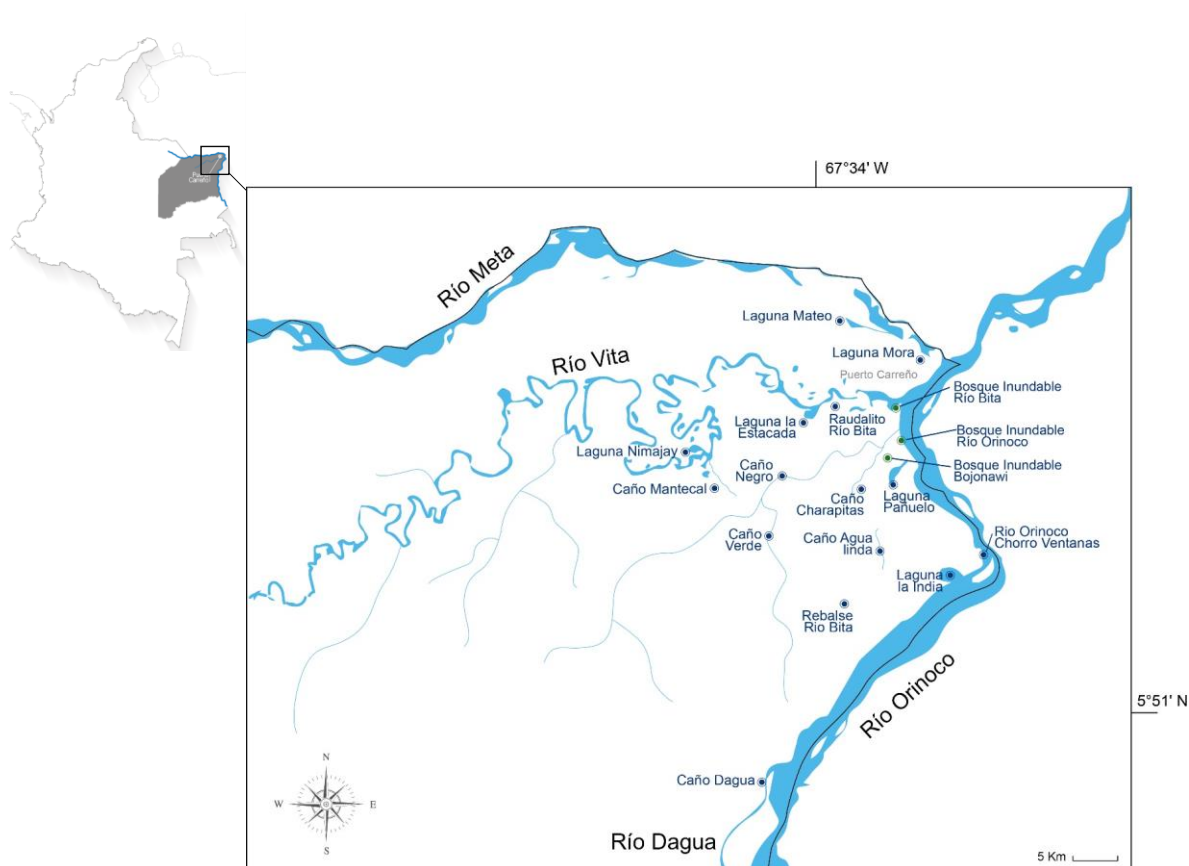
(Díaz-Quirós & Rivera-Rondón 2004). También se ha evaluado la diversidad y la distribución de las diatomeas en pequeños ríos (Pedraza-Garzon & Donato-Rondon 2011; Rivera-Rondón & Donato-Rondón 2008) y se ha evaluado el potencial de ciertos géneros para la indicación de sistemas oligotróficos (Abuhatab-Aragón & Donato-Rondón 2012). Por otro lado, aunque en la amazonia han sido pocos los trabajos realizados con esta comunidad (Vouilloud et al. 2009; S. E. Sala, Núñez-Avellaneda, & Vouilloud 2008), se reportan taxones como nuevos registros para esta zona. Otros trabajos para la Amazonía brasilera describen nuevas especies (Wetzel et al. 2011), demostrándose la gran diversidad de diatomeas que falta por estudiar en esta zona. Para la Orinoquía y sobre todo para el escudo Guayanes, Metzeltin & Lange –Bertalot (1998) realizaron un estudio en el que reportan una gran diversidad de la flora diatomológica.

Para la Orinoquia colombiana no se tienen trabajos recientes con esta comunidad, de hecho el único trabajo que incluye aspectos limnológicos de los humedales del Orinoco analiza el conjunto del perifiton en una época hidrológica, pero no se presenta de manera detallada un análisis de las diatomeas (Rivera-Rondón et al. 2010). Para esta región solo existe una lista de diatomeas del Orinoco Venezolano (Blanco & Sánchez 1984). El desconocimiento de la composición de este grupo es notorio en nuestro país, por lo que es importante estudiar su composición y evaluar aspectos de su ecología que sean útiles para estimar su potencial como indicadores biológicos regionales.

2. ÁREA DE ESTUDIO Y MÉTODOS

El área de estudio comprendió 19 humedales del área circundante del municipio Puerto Carreño (Vichada), Colombia (fig. 1). Se colectaron cuarenta muestras en dos periodos hidrológicos distintos, 16 muestras en aguas bajas (febrero/2007) y 24 en aguas altas (julio/2007) (fig. 2).

Figura 1. Mapa con la ubicación de los sitios de muestreo, Puerto Carreño-Vichada, Colombia.



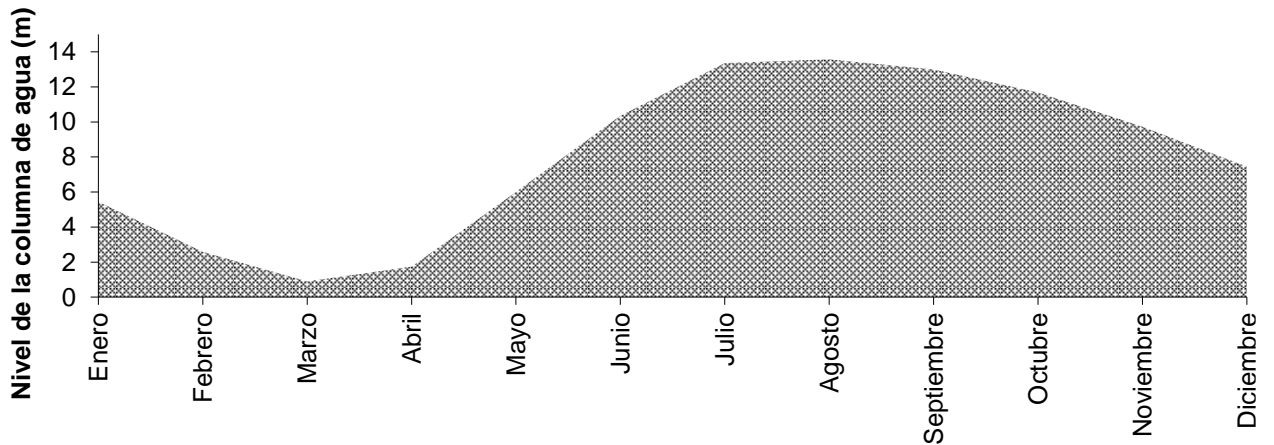
Los sistemas pertenecen a ecosistemas lóticos y lénticos de cuatro cuencas principales: Orinoco, Meta, Vita y Dagua. Los puntos seleccionados se caracterizaron por tener baja profundidad, la zona litoral dominada por sustrato

rocoso y baja abundancia de macrófitas durante los dos periodos. Las muestras fueron colectadas de los siguientes sustratos: roca, arena, limo, espuma, hojas y troncos (Rivera-Rondón et al. 2010). Para los análisis, las muestras se agruparon en cuatro categorías según el tipo de sustrato: vegetación (hojas y troncos), roca, espuma y fino (arena y limo). De las cuatro categorías, espuma incluye una sola muestra colectada en el Río Orinoco en aguas altas. En esta misma época se muestrearon 3 sitios de sustrato rocoso, uno de fino y 19 para vegetación. Para el periodo hidrológico de bajas se colectaron 8 muestras en sustrato vegetal, 4 en rocoso y 4 en fino.

Para el análisis, los ecosistemas se dividieron en léntico y lótico (24 ecosistemas lóticos: 14 en aguas altas y 10 en aguas bajas. 16 lénticos: 10 en aguas altas y 6 en bajas). Para cada tipo de sistema se obtuvieron muestras colectadas en sustrato: vegetal y roca, mientras que espuma y fino solo se colectaron en sistemas lóticos. En sistemas lóticos se incluyeron las muestras de ríos (corriente de agua continental que se mantiene constantemente en curso) y caños (canal por donde corren las aguas de ríos que se desvían ligeramente de su cauce). En sistemas lénticos: lagunas (depresión en la superficie terrestre que se inunda por la presencia de lluvias o influencia de ríos), y bosques inundables (áreas altamente productivas a orillas de los ríos que se inundan durante la estación lluviosa).

Las muestras colectadas se encuentran depositadas en la Colección de Limnología del Museo de la Pontificia Universidad Javeriana.

Figura 2. Variación en el nivel del Rio Orinoco durante el 2007 (Dimar 2013).



Para cada humedal se contó con datos de pH, potencial de óxido reducción (POR), conductividad (cond), oxígeno disuelto (O_2), temperatura (temp), turbidez (turb), silicatos (SO_4), fósforo total (PT), fósforo reactivo soluble (PRS), nitrógeno amoniacal (NH_4), nitrógeno total Kjeldahl (NTK), nitratos (NO_3^-) y nitritos (NO_2^-). Los métodos de colecta, cuantificación y de análisis de estas variables son presentados en Rivera – Rondón et al. (2010).

2.1. FASE DE LABORATORIO

Para el conteo e identificación de las diatomeas se prepararon láminas permanentes. El procedimiento consistió en limpiarlas mediante un método oxidativo que digirió la materia orgánica; para esto se usó 1 ml de la muestra, 0,3 ml de HCl 1 N y 5 ml de H_2O_2 al 30%, se colocó en un baño de agua subiendo la temperatura progresivamente hasta alcanzar $70^\circ C$. La digestión se mantuvo hasta que se digirió el total de la materia orgánica, por lo cual el proceso se prolongó durante dos semanas. Posteriormente, se agregó 1,5 ml de HCl (1N), con el objeto de facilitar la apertura de las valvas de diatomeas y transparentar la materia orgánica que no fue digerida. Se realizaron sucesivos lavados para eliminar el

exceso de reactivo usando agua MilliQ. Finalmente, se hicieron preparados permanentes empleando como resina Naphrax.

La abundancia relativa de las diatomeas se calculó a partir del recuento de 500 valvas por muestra. Solo en una muestra (Río Orinoco, sustrato limoso) no fue posible alcanzar este número de valvas después de un esfuerzo de conteo de 16 horas.

La identificación se hizo hasta la máxima resolución taxonómica posible, usando los siguientes trabajos: Krammer et al. 1997; Metzeltin & Lange-Bertalot 1998; Lange-Bertalot 2001; Krammer 2003; Metzeltin & Lange-Bertalot 2007; Lange-Bertalot et al. 2011; Sala et al. 2014. La identificación y el conteo se hicieron en un microscopio de contraste por interferencia diferencial Zeiss Axio.Imager A2.

2.2. FASE DE ANÁLISIS

Para evaluar la respuesta de la comunidad de diatomeas a los factores químicos, físicos e hidrológicos, primero se realizó la caracterización de la flora en los humedales del Orinoco para cada época, luego se observó si la composición y diversidad de las diatomeas respondían al tipo de sustrato, al tipo de ecosistema y/o a la temporalidad. Finalmente, mediante un análisis de redundancia (ARD) se examinó las relaciones de las morfoespecies con las variables físicas y químicas.

2.2.1. Caracterización de la flora diatomológica.

Usando los conteos de todas las muestras se elaboró una curva de acumulación, para tener una aproximación de la riqueza total de diatomeas esperada en los humedales de la región estudiada. Asimismo, se calcularon los estimadores de riqueza de Chao, Bootstrap, Jackknife 1 y Jackknife 2 (Colwell & Coddington 1994).

Por otro lado, se estimó el porcentaje de morfoespecies presente en cada género para todo el muestreo y cada una de las épocas, y así determinar cuáles géneros presentaban más riqueza y si esta cambiaba como consecuencia de la variación hidrológica. También se calculó la frecuencia de géneros y morfoespecies durante el muestreo, y se observó cuales estuvieron presentes en más de cinco sitios. Asimismo, a partir del índice inverso de Simpson ($1/D$) se calculó el número de morfoespecies dominantes en cada sitio, luego se graficaron frente al número de sitios que apareció cada una y así observar cuales fueron las morfoespecies más dominantes a lo largo de todo el estudio.

2.2.2. Patrones en la diversidad, composición y abundancia de las diatomeas.

Para el análisis de patrones en la diversidad de las diatomeas se utilizó el número de especies como indicador de riqueza y los índices de diversidad de Shannon (H') (Shannon & Weaver 1949), equitatividad de Pielou (e^H) (Pielou 1969) y el índice de Simpson inverso ($1/D$) (Simpson 1949), como medidas de la diversidad ecológica. Estos índices fueron calculados usando el paquete vegan del Software R (R Development Core Team 2011, Oksanen et al. 2013). Los índices fueron calculados para cada una de las muestras y posteriormente fueron agrupados por tipos de sustrato y de ecosistema (lótico o léntico) para probar si existían diferencias entre los dos periodos estudiados. Las comparaciones se realizaron usando pruebas no paramétricas de comparación (prueba de la U de Mann-Whitney) usando el programa estadístico Statistica 7.0 (StatSoft 2006).

Se elaboró un análisis de cluster empleando la disimilitud de Bray-Curtis para establecer si la composición de diatomeas formaba algún patrón de los sitios de muestreo con algún factor (hidrológico, sustrato y/o tipo ecosistema), utilizando la librería vegan en el Software R (R Development Core Team 2011).

Adicionalmente, algunas de las variables físicas y químicas se relacionaron con la diversidad de las comunidades empleando correlaciones de rangos de Spearman, para el total de datos y separando por épocas, empleando el programa estadístico Statistica 7.0 (StatSoft 2006).

2.2.3. Relación de las condiciones físicas y químicas con la estructura de las comunidades de diatomeas.

Para identificar los factores ambientales que explicaban la comunidad de diatomeas se usó un análisis de redundancia (ARD) con transformación de Helling (Legendre & Gallagher 2001). El ARD se desarrolló en el programa Canoco 4.5 (Braak & Smilauer 2002). Este método extrae y resume la variación de un conjunto de variables que responden y se explican por otro conjunto de variables.

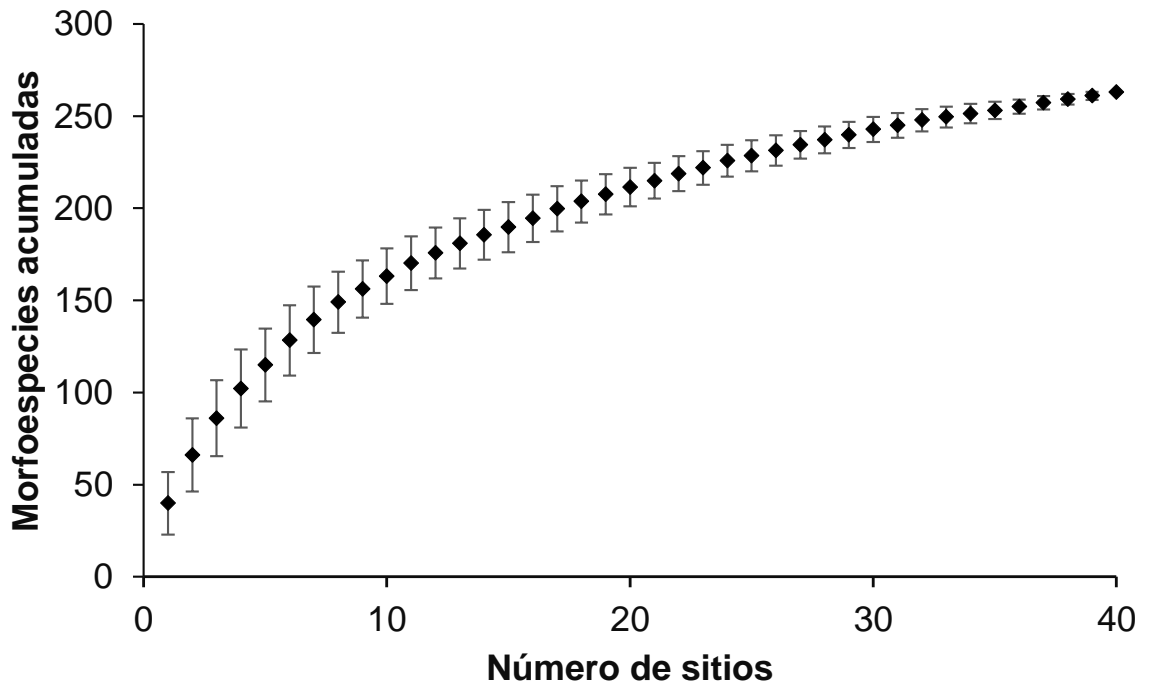
En el análisis fueron incluidas las especies que presentaron una frecuencia y una abundancia relativa mayor a 2. Para el análisis se preseleccionaron las variables químicas y físicas con un bajo grado de correlación con otras variables incluidas en el modelo (factor de inflación <10%). Las variables significativas en el modelo fueron seleccionadas mediante el procedimiento "Forward Selection", en el cual se adicionan una a una las variables, comenzando desde la más explicativa a la menos explicativa con respecto a la variabilidad de las especies.

3. RESULTADOS

3.1. CARACTERIZACIÓN DE LA FLORA DIATOMOLÓGICA.

Durante el muestreo se encontraron 263 morfoespecies (Anexo A) y el número de especies por muestra osciló entre 13 y 87. La curva de acumulación de especies mostró que una gran proporción de la riqueza regional fue observada en el estudio (fig. 3). Sin embargo, la curva no se estabilizó, sugiriendo que existe una fracción importante de flora diatomológica a nivel regional que no fue colectada.

Figura 3. Curva de acumulación de las morfoespecies observadas durante el muestreo.



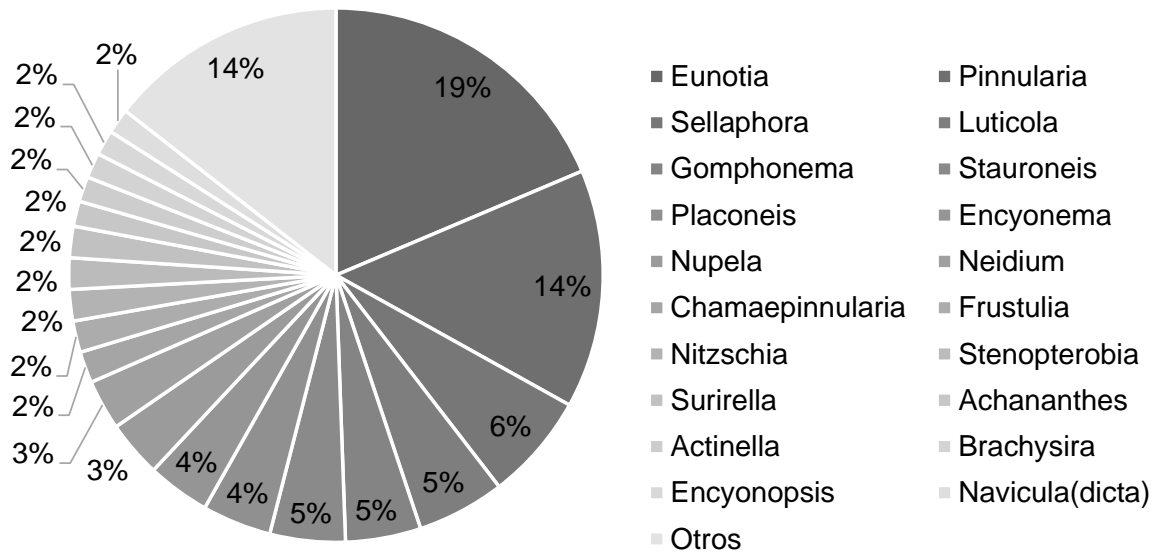
Los estimadores de riqueza Chao, Jackknife 1 y 2 y Bootstrap sugieren que el total de las especies en la región podría estar entre 297 y 362 especies (tabla 1). Este resultado indica que existe un remanente entre el 11 y 27% de morfoespecies que quedan por coleccionar, reafirmando que falta por conocer una parte importante de la diversidad de diatomeas en la Orinoquia Colombiana.

Tabla 1. Número de especies observadas y estimadas mediante diferentes estimadores de riqueza.

Observadas	Chao	Jackknife 1	Jackknife 2	Bootstrap
263	320	335	362	297

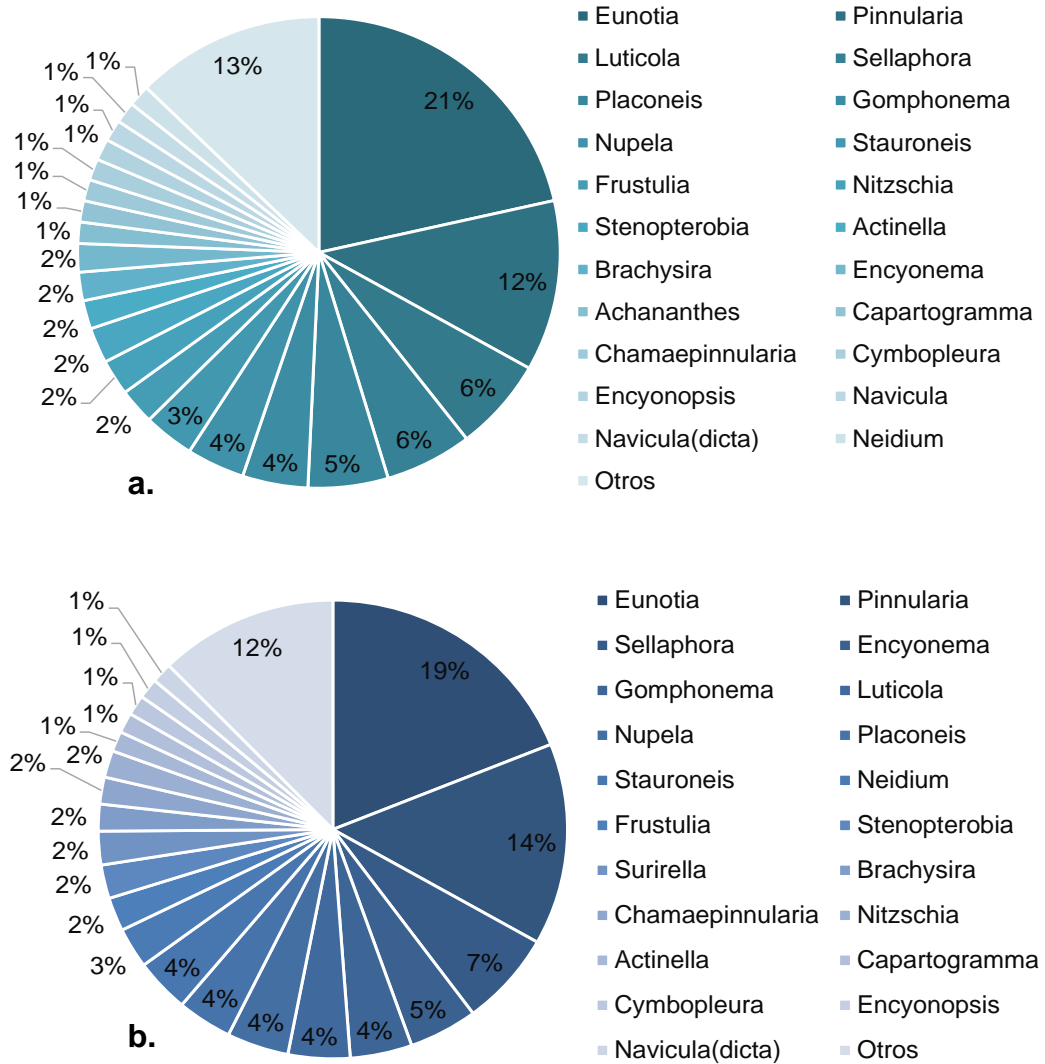
Las morfoespecies se agruparon en 45 géneros, de los cuales Eunotia presentó la mayor riqueza, con 49 morfoespecies (19%), seguido de Pinnularia con 38 (14%) (fig. 4). Géneros como: Sellaphora, Luticola, Stauroneis, Nupela, Chamaepinnularia y Actinella, entre otros, estuvieron representados entre el 6 y 2% de riqueza. Géneros que contribuyeron con 1% o menos de la riqueza se agruparon en Otros en la figura 4 y corresponden a: Capartogramma, Cymbopleura, Navicula, Amphora, Caloneis, Craticula, Gyrosigma, Kobayasiella, Staurosira, Ulnaria, Aulacoseira, Cyclotella, Cymbella, Diadsmis, Diploneis, Discotella, Eolimna, Fragillaria, Fragillariforma, Halamphora, Hantzschia, Orthoseira, Planothidium, Reimeria y Staurosirella.

Figura 4. Porcentaje de morfoespecies registrada para cada género.



Durante los dos periodos hidrológicos se observó un número semejante de géneros, reportándose 44 géneros en aguas altas y 43 en bajas. Durante los dos periodos los géneros con un mayor número de especies fueron Eunotia y Pinnularia (fig. 5), mientras que la riqueza de los géneros Luticola, Sellaphora, Gomphonema, Actinela, entre otros, varió ligeramente entre los dos periodos ($\approx 1\%$).

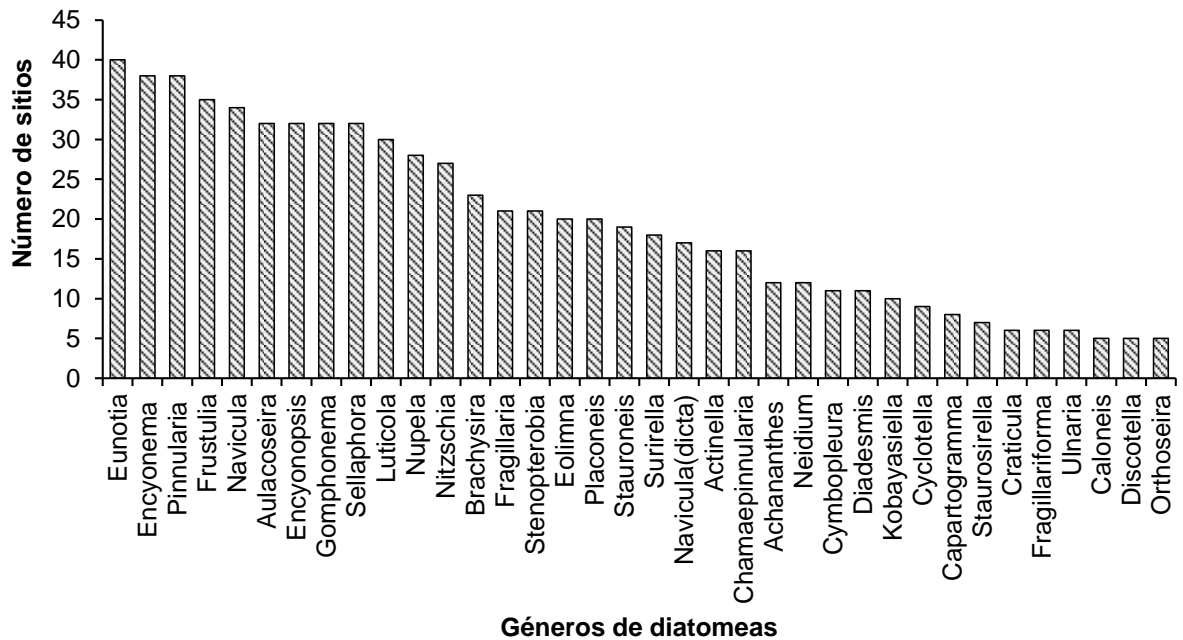
Figura 5. Porcentaje de morfoespecies para cada género en los periodos de: a. Aguas altas, b. Aguas bajas.



El género Eunotia fue el más frecuente, ya que apareció en los 40 sitios de muestreo, seguido por Encyonema y Pinnularia con 38 localidades, Frustulia, Navicula, Aulacoseira, Gomphonema y Luticola ocurrieron entre 35 y 30 sitios (fig. 6) .Los géneros Reimeria, Staurosira, Amphora, Gyrosigma, Hantzschia, Cymbella,

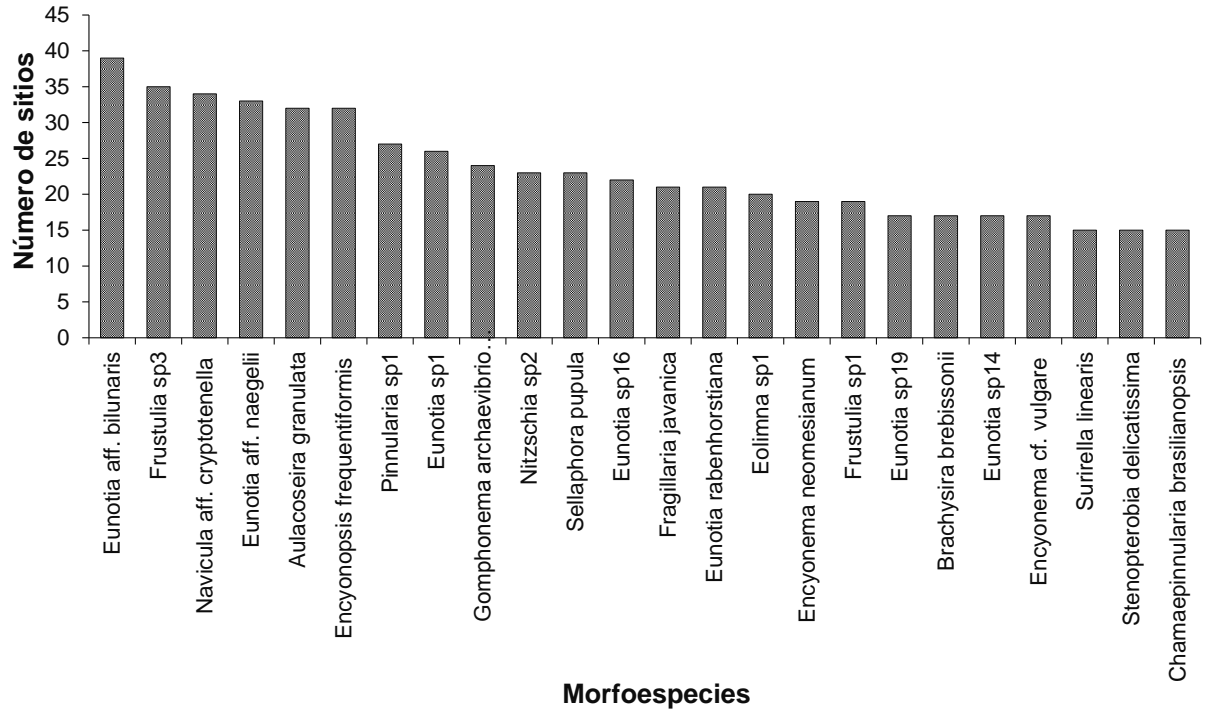
Diploneis, Halamphora y Planothidium fueron los menos frecuentes, aparecieron en menos de cinco sitios (estos no se muestran en la figura).

Figura 6. Número de sitios en los que estuvo presente cada género.



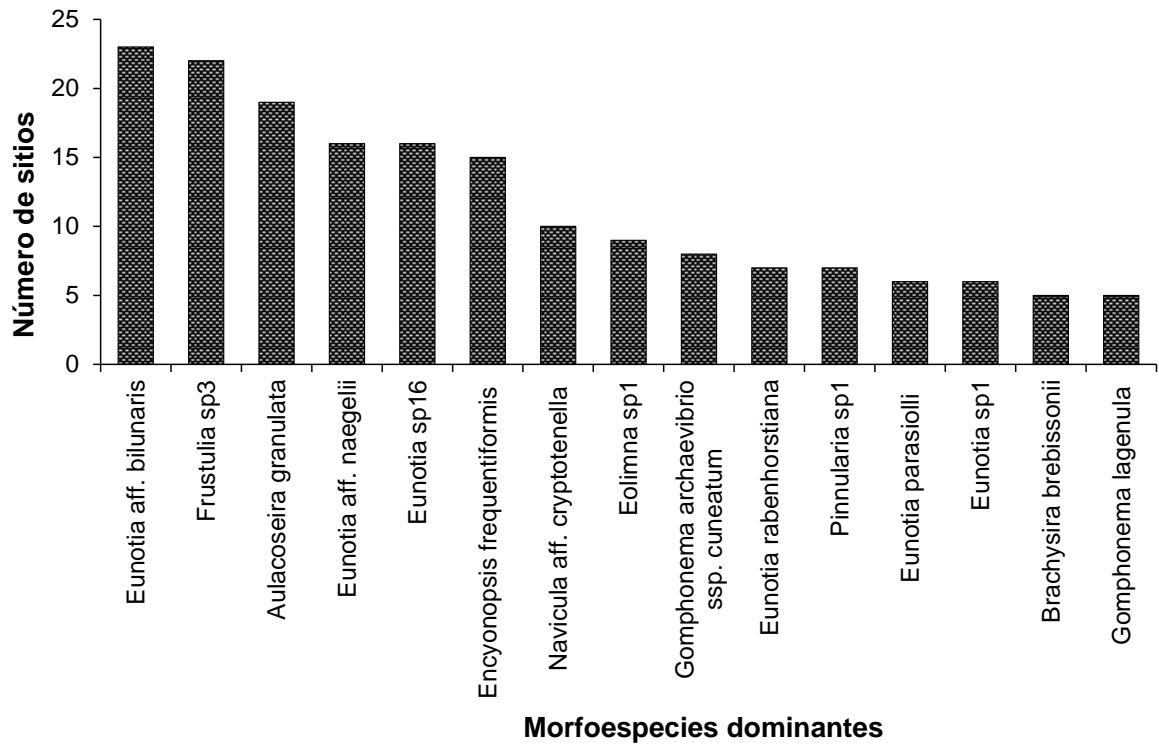
Por otro lado, las morfoespecies más frecuentes fueron: *Eunotia* aff. *bilunaris* (Ehrenberg) Schaarschmidt, *Frustulia* sp3, *Navicula* aff. *cryptotenella* Lange-Bertalot y *Eunotia* aff. *naegelii* Migula. Ocurriendo en más de 30 muestras (fig. 7). También se encontraron 36 y 26 especies que estuvieron representadas con uno y dos individuos respectivamente en todo el inventario.

Figura 7. Número de sitios en los que estuvieron presentes las morfoespecies de diatomeas más frecuentes.



Eunotia aff. bilunaris y *Frustulia sp3* fueron las especies que dominaron en mas sitios de muestreo, 23 y 22, respectivamente (fig. 8), mientras que morfoespecies que hacen parte del género *Sellaphora*: *Sellaphora pupula* (Kützing) Mereschkowsky, *Sellaphora cf. pseudopupula* (Krasske) Lange-Bertalot y *Sellaphora sp7* fueron dominantes en menos de 5 sitios (estas no son representadas en la figura).

Figura 8. Morfoespecies dominantes y número de sitios donde predominaron.

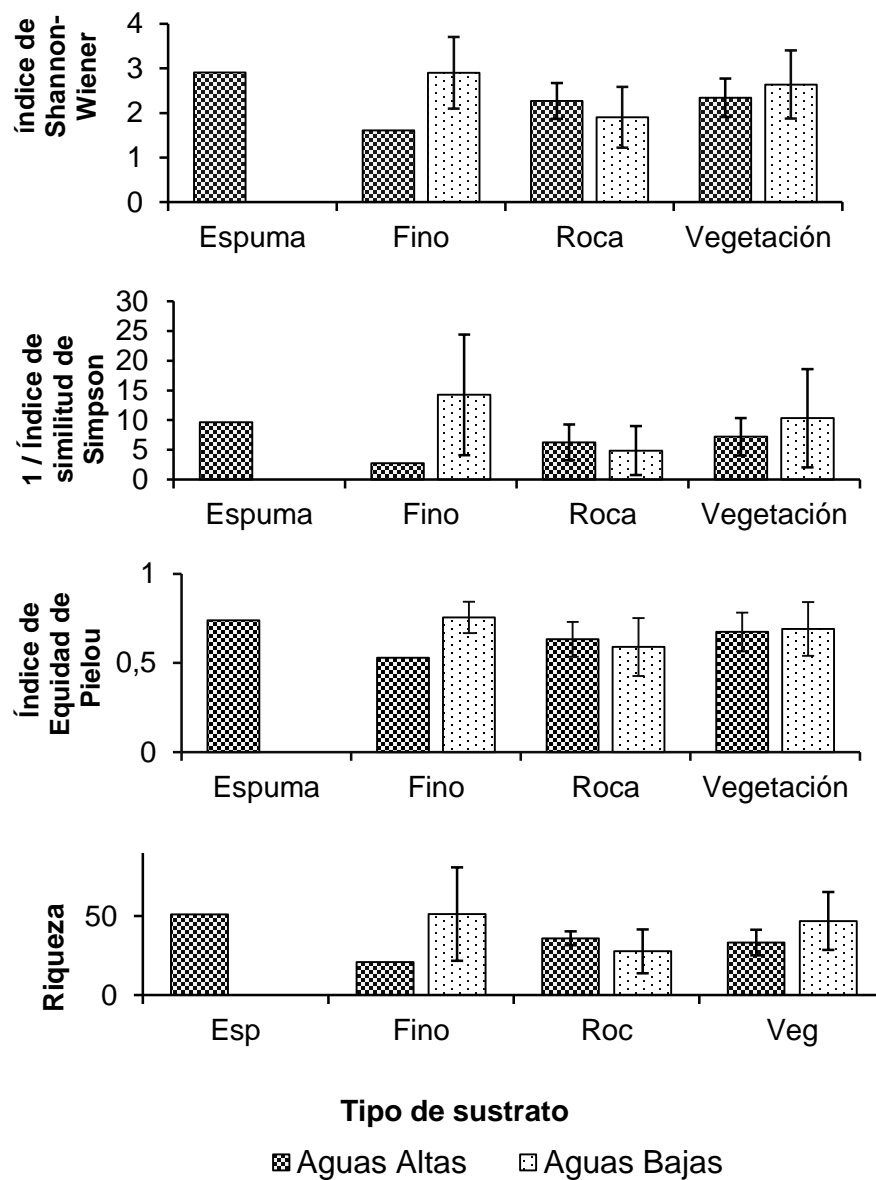


3.2. PATRONES EN LA DIVERSIDAD, COMPOSICIÓN Y ABUNDANCIA DE LAS DIATOMEAS.

En las localidades muestreadas en el periodo de aguas altas, la riqueza osciló entre 21 y 51 morfoespecies, en aguas bajas estuvo entre 13 y 87. En cuanto a la diversidad el periodo hidrológico de aguas bajas presentó los valores más altos. En la figura 9 se muestran los patrones de diversidad de los sustratos para cada periodo hidrológico con los índices de: Sahnnon Wiener, Equidad de Pielou, inverso de Simpson y riqueza. Se encontró que no existen diferencias significativas ($p > 0,05$) de la diversidad entre los tipos de sustrato vegetal y rocoso (Espuma y fino no se tuvieron en cuenta por que solo aparecieron en un sitio). De igual forma, no hubo diferencias en los sustratos entre los periodos hidrológicos,

es decir la diversidad en roca es similar en aguas bajas y altas y de igual forma para el sustrato vegetal.

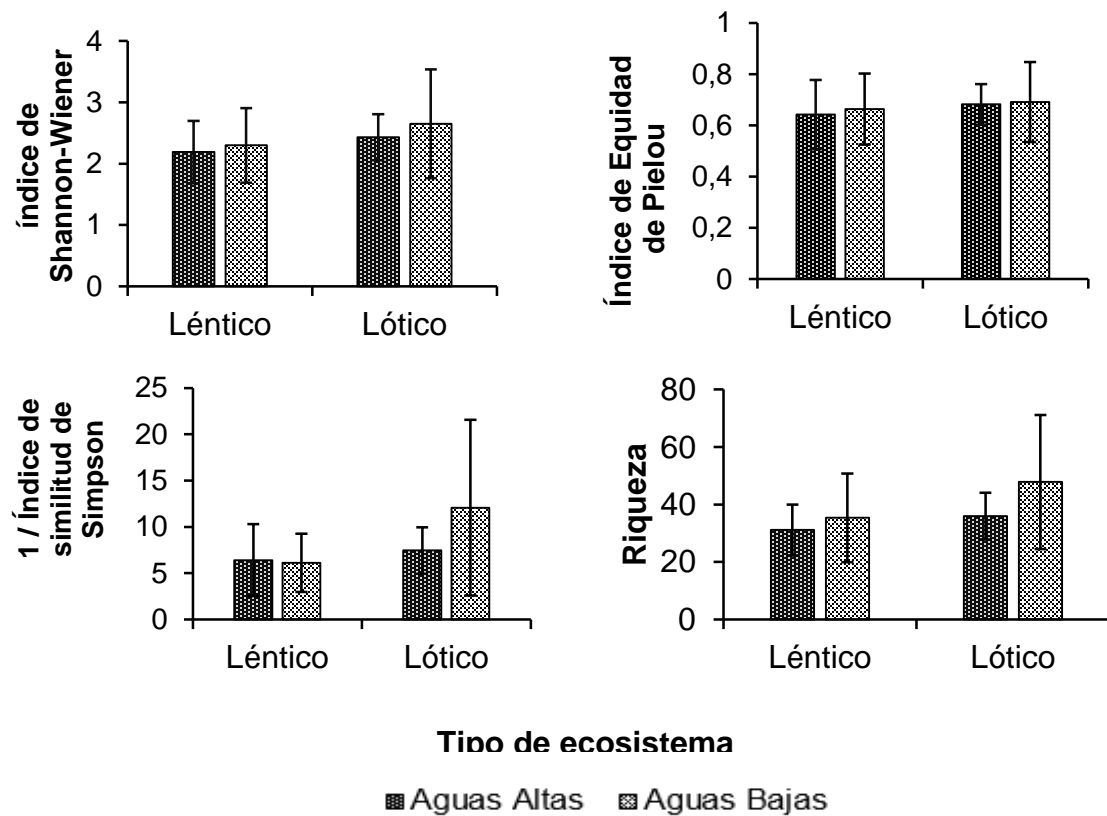
Figura 9. Variabilidad en la diversidad de diatomeas de acuerdo con el tipo de sustrato muestreado.



Por otro lado, en general los caños fueron los más diversos con valores de Shannon mayores a 3 nits/ind, como Caño Dagua y Caño Negro; los ríos tuvieron los valores más bajos que oscilaron entre 1,29 y 1,90 nits/ind,

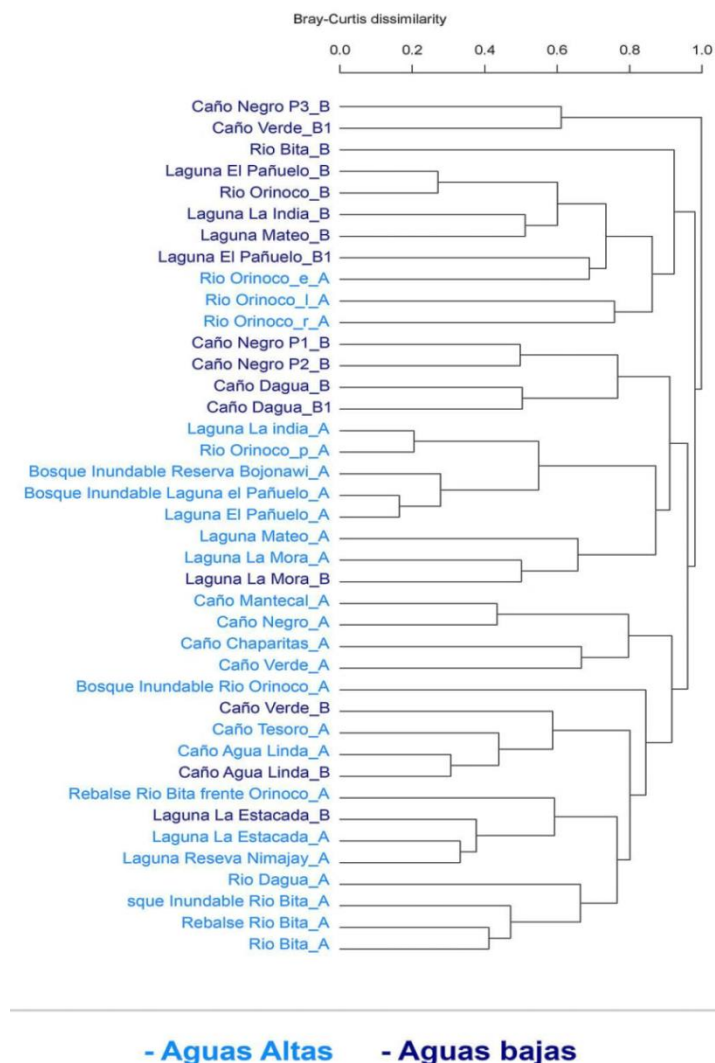
Al comparar la riqueza y diversidad ecológica entre los tipos de ecosistemas, no se observaron diferencias significativas entre los sistemas lóticos y lénticos ($p > 0,05$). Así mismo, tampoco hubo diferencias entre la diversidad de los ecosistemas para cada periodo hidrológico (fig. 10). En el Anexo B, se muestran los valores de diversidad, tipo de sustrato y de ecosistema para cada muestra.

Figura 10. Variabilidad de la diversidad en la comunidad de diatomeas de acuerdo a los tipos de ecosistema.



En cuanto a la composición de las comunidades de diatomeas, el dendrograma generado con la distancia de Bray-Curtis mostró que las localidades se agruparon principalmente de acuerdo a la estacionalidad climática (fig. 11), asociando los sitios de aguas bajas en un grupo, con excepción de las muestras del Río Orinoco de aguas altas. El otro gran grupo que se formó fue el de aguas altas, salvo cuatro sitios del periodo de aguas bajas: Laguna la Mora, Laguna la Estacada, Caño Verde y Caño Agua Linda.

Figura 11. Clasificación de las muestras de acuerdo con la composición y abundancia de las diatomeas.



3.3. RELACIÓN DE LAS CONDICIONES FÍSICAS Y QUÍMICAS CON LA ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE DIATOMEAS.

La relación de variables fisicoquímicas con la diversidad de las comunidades empleando correlaciones de rangos de Spearman, mostro que para el total de datos se relacionó el NTK con todos los índices de diversidad, el PRS con J, ST con H, D, 1/D y e^H , finalmente, la turbidez con H, D, 1/D y e^H ; todas las correlaciones fueron negativas y menores a 0,46. En la tabla 2 se observan los valores de correlación de Spearman, que fueron significativos.

Tabla 2. Valores de correlación de rangos de Spearman significativos ($p < 0,05$) para los datos de los dos periodos hidrológicos.

	Riqueza	H	D	1/D	J	e^H
NTK	-0,355565	-0,394099	-0,352830	-0,352830	-0,342702	-0,394099
PRS					-0,314682	
ST		-0,327141	-0,328184	-0,328184		-0,327141
Turb		-0,366122	-0,464112	-0,464112	-0,356539	-0,366122

Para la época de aguas altas se halló relación positiva entre la riqueza y el POR. Por otro lado, se evidencio relación inversa entre la conductividad y la riqueza, la Turb con D y 1/D y PT, PRS con J (Tabla 3).

Con los datos de aguas bajas (tabla 4) se encontró que la variable NTK se relacionó negativamente con 1/D y e^H y que la turbidez también de forma negativa se relacionó con 1/D y J.

Tabla 3. Valores de correlación de Spearman significativos ($p < 0,05$) para los datos de aguas altas.

ALTAS	Riqueza	D	1/D	J
Cond	-0,409524			
POR	0,442211			
PT				-0,426690
PRS				-0,424512
Turb		-0,431315	-0,431315	

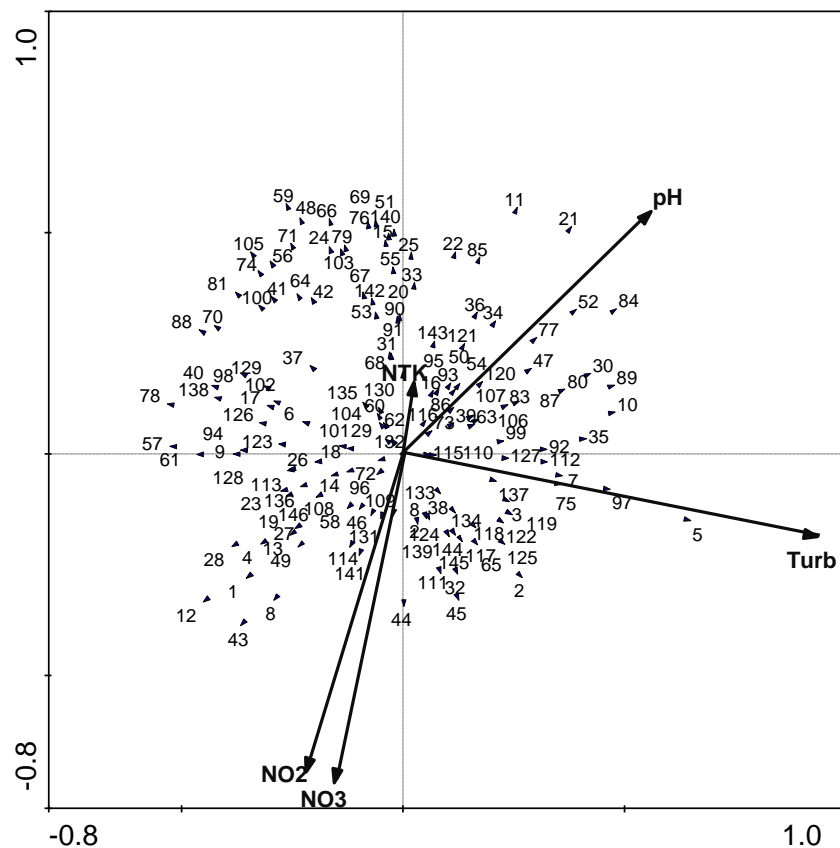
Tabla 4. Valores de correlación de Spearman significativos ($p < 0,05$) para los datos de aguas bajas.

BAJAS	D	1/D	J	e ^H
NTK	-0,513649			-0,517062
Turb		-0,522198	-0,522198	

El análisis de redundancia (ARD) mostró que los tres primeros ejes del modelo explicaron el 21,5% de la varianza; el primero 11,1%, el segundo 7,3 y el tercero el 4%. De acuerdo con el modelo, las variables que significativamente explicaron la variación de las especies de diatomeas fueron pH, Turb, NO_2^- , NO_3^- y NTK. En la figura 12 se observa que *Aulacoseira granulata* (Ehrenberg) Krammer, *Pinnularia* sp1, *Gomphonema* sp1, *Discotella* sp1, *Eunotia* sp22, *Gomphonema lagenula* Kützing, *Eunotia inspectabilis* Metzeltin & Lange-Bertalot, dominaron en sitios donde la turbidez es mayor. Por otro lado *Nupela* sp4, *Nupela* cf. *subpallavicinii* Metzeltin & Lange-Bertalot, *Eunotia* sp13, *Gomphonema archaeovibrio* Lange-Bertalot & Reichardt se encontraron donde la turbidez era baja. Observándose que la composición varió de acuerdo a un gradiente de turbidez. También se evidenció un cambio en la composición de morfoespecies según el pH y los NO_2^- y NO_3^- , ya que especies como *Sellaphora pupula*, *Encyonema vulgare*, *Cyclotella*

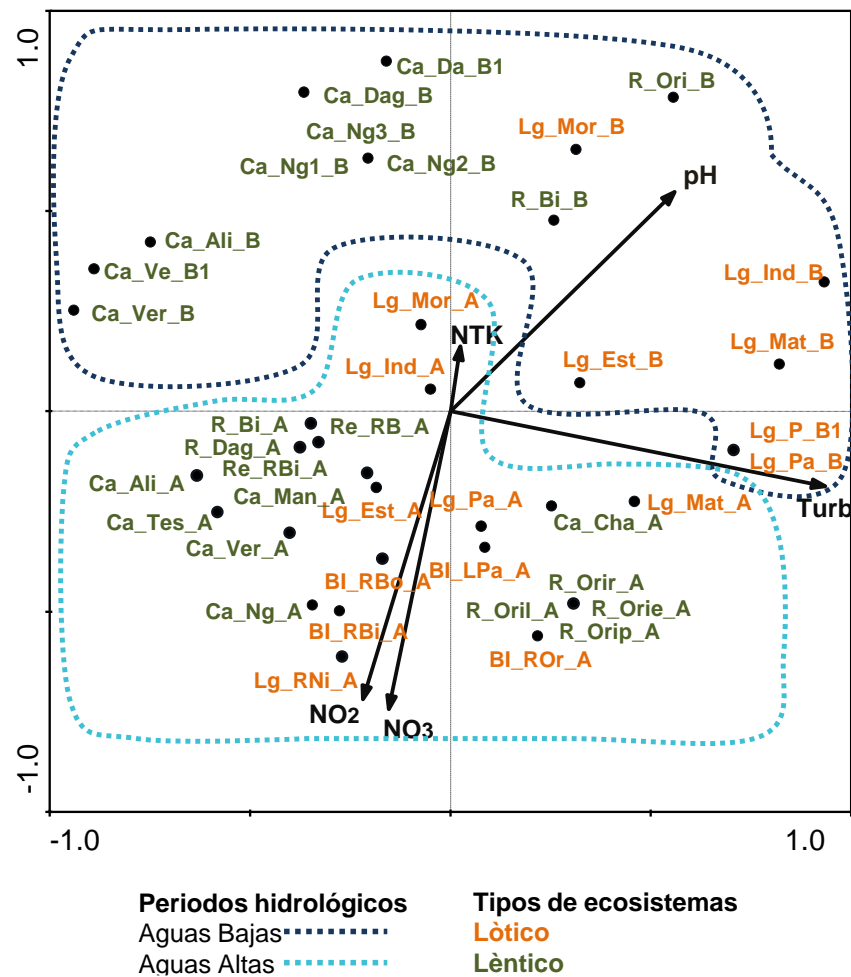
meneghiniana Kützing, *Gomphonema augur* Ehrenberg, entre otras, estuvieron relacionados a los sitios donde el pH fue alto y la concentración de NO_2^- y NO_3^- fue baja. Las especies *Frustulia* sp2, *Eunotia* sp8, *Luticola* sp4, *Eunotia elongata* Metzeltin & Lange-Bertalot dominaron donde la concentración de NO_2^- y NO_3^- fue alta.

Figura 12. Análisis de redundancia, donde se muestra el primer y segundo eje de la relación de las morfoespecies con las variables físicas y químicas significativas. 5. *Aulacoseira granulata*, 7. *Pinnularia* sp1, 9. *Gomphonema archaeovibrio*, 11. *Sellaphora pupula*, 21. *Encyonema vulgare*, 35. *Gomphonema lagenula*, 44. *Frustulia* sp2, 45. *Luticola* sp4, 52. *Cyclotella meneghiniana*, 57. *Nupela* cf. *subpallavicinii*, 61. *Eunotia* sp13, 75. *Gomphonema* sp1, 77. *Gomphonema augur*, 92. *Eunotia inspectabilis*, 94. *Nupela* sp4, 97. *Discotella* sp1, 114. *Eunotia* sp8, 137. *Eunotia* sp22, 141. *Eunotia longata*.



El ARD también mostró una tendencia en la respuesta de las diatomeas a las variaciones químicas del agua, relacionada con la estacionalidad hidrológica. Así, el segundo eje del biplot tiende a discriminar entre las especies y muestras de los dos periodos hidrológicos, mostrando a las muestras de aguas bajas agrupadas en la parte superior del biplot, siendo explicadas las especies por valores de pH altos y concentraciones de NO_2^- y NO_3^- bajas. Por el contrario, las muestras de las aguas altas tuvieron especies que respondieron a concentraciones altas de NO_2^- , NO_3^- y pH bajos (fig. 13).

Figura 13. Análisis de redundancia donde se muestra el primer y segundo eje de modelo. Se grafican las muestras y las variables fisicoquímicas.



4. ANÁLISIS Y DISCUSIÓN DE RESULTADOS

4.1. CARACTERIZACIÓN DE LA FLORA DIATOMOLÓGICA.

Los humedales estudiados presentaron una alta riqueza de diatomeas, sugiriendo que existe una alta diversidad para los humedales de la Orinoquía colombiana. En la única iconografía diatomológica existente para esta región (Metzeltin & Lange-Bertalot 1998), se encontraron 700 especies en 300 muestras colectadas en localidades de Guyana, Venezuela y Brasil. En este trabajo se observaron 263 morfoespecies en 40 muestras, es decir el 37.6 % de especies encontradas por Metzeltin & Lange- Bertalot (1998), además de hallarse varios taxones que no han sido previamente reportados. La curva de acumulación realizada, muestra que no se observó completamente la diversidad de diatomeas de los humedales del Orinoco, como consecuencia del bajo número de muestras analizadas. Estos resultados ratifican la gran diversidad de diatomeas que posee la Orinoquia Colombiana.

En otras regiones colombianas como los Andes (Díaz-Quirós & Rivera-Rondón 2004; Sala et al. 2008), el Pacífico (Morales Velasco & Sánchez Salazar 2012) y el Caribe (Osorio-Ávila, Rodríguez-Barrios & Montoya-Moreno 2015) se ha encontrado baja riqueza, cuando se compara con la Orinoquia. Además, al contrastar los datos obtenidos aquí, con el estudio de diatomeas Andinas realizado por Lange-Bertalot et al. (2000), quien observo 374 taxa en 350 muestras, se evidencia a la Orinoquia Colombiana como una región muy diversa en diatomeas, aunque aún no se conozca completamente su flora.

El 75.7% de morfoespecies encontradas no se pudieron identificar a nivel específico. Entre este porcentaje se encuentran las especies que no se consiguieron determinar (sp) con el 47,14%, las aff., con 10,64% (especies morfológicamente afines, pero cuyas características son muy diferentes del tipo) y las cf., con el 17,9% (las cuales no se lograron confirmar pero muy seguramente son esa especie). El alto número de morfos aff. y sp, demuestran que existe un escaso trabajo sobre la taxonomía de esta comunidad, además de poseer una alta probabilidad de corresponder a especies aún no descritas.

Los géneros que predominaron en este trabajo coincidieron con lo observado por Metzeltin & Lange-Bertalot (1998). Los géneros Eunotia y Pinnularia comprendieron el 19 y 14% respectivamente, de las morfoespecies encontradas. La dominancia de estos géneros reflejan condiciones oligotróficas, bajos niveles de electrolitos y pH ácidos (Metzeltin & Lange-Bertalot 1998), como es el caso de los sistemas estudiados, ya que la mayoría de ellos tuvieron una tendencia hacia la oligotrofia (Rivera Rondón et al. 2008). Otro género frecuente entre las muestras fue Encyonema, el cual es reportado como bentónico y varias de las especies observadas en este estudio han sido reportadas también en sistemas oligotróficos (Vouilloud et al. 2009).

4.2. PATRONES DE LA DIVERSIDAD DE DIATOMEAS.

El efecto del sustrato sobre la respuesta de las diatomeas es un tema aún no resuelto en sistemas acuáticos tropicales (Bere & Tundisi 2011). En este trabajo se aporta nueva información al respecto, relacionando la diversidad y composición de las diatomeas con dos sustratos diferentes (Vegetal y Rocas). Los resultados no mostraron diferencias en la diversidad de la comunidad con el tipo de sustrato, debido a que la mayoría de diatomeas comparten características que les permite

habitar cualquiera de estos (Wojtal & Sobczyk 2012). Otros trabajos coinciden con los resultados obtenidos aquí, donde se halló similitud en la diversidad de diatomeas entre diferentes tipos de sustratos naturales y/o artificiales (Bere & Tundisi 2011; Pedraza-Garzon & Donato-Rondon 2011; Wojtal & Sobczyk 2012). Estos resultados sugieren que el tipo de sustrato no afecta la diversidad, por ende, diferentes sustratos pueden ser utilizados para el estudio de la flora diatomológica y probablemente, también en el uso de las diatomeas para la construcción de sistemas indicadores en los humedales de la Orinoquia (Puerto Carreño, Vichada).

Según los datos de la fase de campo, se observó que los sustratos vegetal y rocoso comparten una característica física, la cual se encuentra relacionada con la dureza de su superficie, siendo similar entre ellos. Las hojas y troncos donde se muestrearon las diatomeas fueron vegetales muy coráceos. Por lo tanto la colonización de las diatomeas adheridas a estos sustratos, quizá está dependiendo del tipo de superficie que ofrece el sustrato y no de los nutrientes que pueda ofrecerle. Algo similar encontró Schneck et al. (2011), quien en su trabajo evidencio que las algas bénticas se distribuyen de manera diferente dependiendo del tipo de superficie del sustrato.

La diversidad de diatomeas tampoco mostró diferencias entre los tipos de ecosistema (léntico, lótico), contrariamente a lo reportado por otros autores (Rodrigues & Bicudo 2001; Soininen & Weckström 2009). La diversidad de la comunidad de los humedales del río Orinoco estuvo más influenciada por las variables químicas (pH, NO_2^- y NO_3^-) y por la turbidez, que por variables hidrológicas como la velocidad de la corriente. Otros estudios realizados en zonas tropicales de montaña, encontraron que la velocidad explicó cambios en las comunidades (Díaz-Quirós & Rivera-Rondón 2004; Zapata & Donato 2005). Si bien, algunos de los ecosistemas estudiados fueron definidos como lénticos

durante el periodo de aguas altas, todos ellos están fuertemente influenciados por los ríos, al hacer parte de su planicie de inundación. Esta complejidad puede hacer que variables como los nutrientes y la turbidez del agua, tengan un mayor efecto que la velocidad de la corriente.

4.3. PATRONES ESPACIALES Y TEMPORALES DE LAS COMUNIDADES DE DIATOMEAS

El análisis de clasificación realizado con la composición y abundancia de las comunidades, arrojó resultados semejantes a los encontrados con la diversidad. Los sitios muestreados no mostraron una agrupación ni por tipo de sustrato ni por tipo de sistema, lo que confirma los resultados del análisis de diversidad.

Por otro lado, no se observaron diferencias estadísticas en la diversidad de Shannon entre las épocas, sin embargo la riqueza morfoespecies fue mayor durante el periodo hidrológico de aguas altas. De esta manera, aunque la diversidad ecológica se mantuvo semejante, la abundancia de cada especie difirió entre las dos estaciones (Tan et al. 2014). Esto se notó con en el análisis de clúster, donde se observó la tendencia a agruparse los sitios según los periodos hidrológicos, es decir, se evidencia como la composición de diatomeas cambió entre épocas, pero permaneció semejante entre tipos de sustrato y tipos de ecosistemas. El cambio de la estructura dependiente de la estacionalidad ha sido reportado también por otros autores (Montoya et al. 2006; Vázquez et al. 2011, Hubikova et al. 2014; Tan et al. 2014)

En el ARD también se observó la asociación de aguas bajas en la parte superior y las altas en la inferior, corroborando la respuesta de las comunidades de diatomeas a la estacionalidad. La estacionalidad influyó sobre la comunidad de

manera indirecta, al ocurrir cambios entre los dos periodos en las características físicas y químicas del agua. En la temporada de aguas bajas se observaron valores más altos de pH y baja concentración de nitritos y nitratos, contrariamente a lo que ocurrió en aguas altas. Otros trabajos realizados para observar el impacto de la hidrología en la química del agua y las comunidades algales, muestran que los periodos de aguas altas están relacionados con un aumento en las concentraciones de nitratos y nitritos (Van den Brink et al. 1993).

Las diferencias estacionales pueden modificar la estructura de las comunidades algales, a través de los cambios en las concentraciones de iones y nutrientes, causadas por el aumento o disminución de agua entrante a los humedales (Lewis et al. 2000; Göthe et al. 2013). Siendo los cambios en las variables químicas del agua los que influyen directamente en la variación de la estructura de las diatomeas (Tan et al. 2014).

El ARD mostró que la composición de diatomeas en los sistemas estudiados, fue explicada por pH, NO_2^- NO_3^- y turbidez. El pH fue uno de los factores más importantes que intervino en la composición de diatomeas, como es ampliamente reportado por otros estudios (Pan et al. 1996; Göthe et al. 2013), donde también evidenciaron que las asociaciones de diatomeas son estructuradas por factores ambientales. En general el pH es la variable que más se relaciona con la distribución de las diatomeas, por lo que ha sido empleado en varios trabajos para la reconstrucción de sistemas acuáticos pasados empleando diatomeas (Braak & Dam 1989; Birks et al. 1990)

El análisis también mostró que un grupo de morfoespecies del género *Eunotia* se correlacionaron con pH bajos (ej. *Eunotia parasiolli* Metzeltin & Lange-Bertalot, *E. rabenhorstiana* (Grunow) Hustedt, *Eunotia* aff. *bilunaris*, *E. aff. naegelii*, sp1, *E.*

sp11 y E. sp16). Las especies de este género presentan un alta afinidad por ambientes con valores muy bajos de pH, habitando generalmente aguas ácidas (Díaz-Quirós & Rivera-Rondón 2004; Pan et al. 1996).

El análisis mostró que las especies de diatomeas se correlacionaron también con la turbidez. Esta variable se ha reportado como explicativa de las comunidades de diatomeas (Weilhoefer & Pan 2007), debido a que la entrada de luz a los cuerpos de agua es un factor importante para el desarrollo de muchas de las especies de algas bénticas (Hill 1996).

Finalmente, se ha encontrado que la variación en las concentraciones de nitratos y nitritos a causa de las la estaciones de sequía e inundación, está asociada a cambios en la comunidad de diatomeas. Esto se ha reportado en otros trabajos donde las diatomeas responden a los cambios en las concentraciones de estos nutrientes. Esta respuesta ante los nutrientes se ha podido usar para monitorear el impacto del uso del suelo sobre los ecosistemas acuáticos en regiones tropicales (Vázquez, Aké-Castillo, & Favila 2011).

El análisis de las relaciones observadas entre las morfoespecies y las variables ambientales explicativas, muestra que algunas de las especies mantienen relaciones ecológicas que han sido ya reportadas. Así por ejemplo, *Nupela* cf. *acaciensis* Vouilloud & Sala, se ha reportado en aguas con pH neutro, en la cuenca del río Meta (S. Sala et al. 2014).

Sellaphora pupula y *Cyclotella meneghiniana* estuvieron relacionadas con el aumento de pH, como también ha sido reportado por Bere (2014). No obstante, estas especies también han sido registradas en un amplio rango de condiciones

ambientales (Y. Montoya-Moreno et al. 2012), con un gran rango de tolerancia y por ende no sugeridas para su uso como indicadores ecológicos (Lobo et al. 2010). *Sellaphora pupula* ha sido encontrada en sitios con pH muy variable (Bere & Tundisi 2011; Bere 2014), en estos trabajos no se ha caracterizado por un comportamiento estable en los sistemas, conduciendo a diferentes valores de tolerancia. Estas diferencias son probablemente una consecuencia de la existencia dentro de una especie, de dos o más variedades aún no resueltas con diferentes tolerancias y requisitos ambientales, lo que tiene consecuencias importantes en la fiabilidad del valor indicador de la especie en diferentes entornos (Bere 2014).

Aulacoseira granulata fue una de las morfoespecies más frecuentes en el muestreo, apareciendo en 32 de los 40 sitios estudiados; también fue la especie que más presentó individuos durante todo el muestreo, el 12,04% de la abundancia total. Las especies de *Aulacoseira* son características de sistemas turbulentos y están sometidas a constantes cambios en la calidad de luz (de Marco, Silvia, & Tracanna 2012). Esta relación con la turbidez se evidenció para *Aulacoseira granulata*, la cual presentó una estrecha relación con esta variable.

La ausencia de un mayor número de estudios regionales de la diversidad de diatomeas determinó que para muchos taxones se está aportando nueva información de su ecología. Siendo quizá un primer acercamiento para estas morfoespecies, como es el caso de *Discotella* sp1, *Gomphonema* sp1, *Pinnularia* sp1, que se muestran como especies muy asociadas a la turbidez. Asimismo, *Frustulia* sp2, *Frustulia* sp3, *Eunotia* sp8 y *Luticola* sp4, son potenciales morfoespecies indicadoras de concentraciones más altas de NO_2^- y NO_3^- .

Los resultados obtenidos aquí indican que los periodos hidrológicos influyen en la organización de las comunidades de diatomeas de forma indirecta, como ha sido reportado en otros trabajos (Weilhoefer, Pan, & Eppard 2008; Cantonati et al. 2009). Esta información es útil para comprender el papel de la estacionalidad hidrológica regional y la importancia de considerarla en futuros estudios orientados a usar las diatomeas como indicadores ecológicos. Los datos presentados en este trabajo contribuyen aún más en la comprensión de la estructura de la comunidad de diatomeas en humedales tropicales con respecto a variables químicas y la turbidez. Esta información será útil para futuras evaluaciones de la calidad del agua utilizando diatomeas y la evaluación general de las condiciones ecológicas de los humedales, además de proporcionar información para la comprensión de la ecología de diatomeas en sistemas tropicales.

5. CONCLUSIONES

La riqueza de diatomeas en estos humedales fue alta, en comparación con lo encontrado en otras regiones colombianas y con estudios regionales de la Orinoquia. Aún se desconoce gran parte de esta diversidad.

La diversidad de los géneros *Eunotia* y *Pinnularia* fue alta debido a que las condiciones de oligotrofia de los sistemas favorecieron el crecimiento de sus morfoespecies.

La diversidad de diatomeas no fue influenciada por el tipo de sustrato ni por el tipo de ecosistema, por lo que el uso de diferentes sustratos no afecta el estudio de la flora diatomológica y probablemente, tampoco el uso de las diatomeas para la construcción de sistemas indicadores regionales.

La composición y abundancia de la comunidad tampoco se relacionó con el tipo de sustrato y de ecosistema. El componente físico del sustrato, así como las características del hábitat deben tener un papel secundario en la explicación de las comunidades estudiadas.

Existe una relación entre la estructura de las comunidades de diatomeas y la estacionalidad hidrológica de los humedales estudiados en la Orinoquía. Variables fisicoquímicas como son NTK, PRS, ST, turbidez, conductividad y fósforo total, variaron con la estacionalidad hidrológica y estas a su vez hicieron que la diversidad y estructura de las comunidades también variara.

Las variables que explicaron significativamente la composición de diatomeas en las comunidades estudiadas fueron pH, Turbidez, NO_2^- , NO_3^-). Dado que varias especies mostraron una relación con estas variables, podrían ser usadas como potenciales indicadoras de procesos en el ecosistema relacionados con estas variables.

6. RECOMENDACIONES

El desconocimiento de la flora de diatomeas es notorio en nuestro país, por lo que es importante aumentar los estudios de su composición y evaluar aspectos de su ecología que sean útiles para usar su potencial como indicadores biológicos regionales. Además, se necesitan más trabajos de taxonomía para comparar las morfoespecies no determinadas en este trabajo y poder corroborar si son especies no descritas.

El uso de sistemas de indicación con diatomeas debe manejarse de forma regional, debido a que al estar en un país con variables ambientales muy diversas, la comunidad puede responder de forma diferente en cada zona.

BIBLIOGRAFÍA

ABUHATAB-ARAGÓN, Y. A., & DONATO-RONDÓN, J. C. 2012. Cocconeis placentula y Achnantheidium minutissimum especies indicadoras de arroyos oligotróficos andinos. *Caldasia*, 34(1), 205–212.

BERE, T. 2014. Ecological preferences of benthic diatoms in a tropical river system in Sao Carlos-SP, Brazil. *Tropical Ecology*, 55(1), 47–61.

BERE, T., & TUNDISI, J. 2011. Influence of ionic strength and conductivity on benthic diatom communities in a tropical river (Monjolinho), São Carlos-SP, Brazil. *Hydrobiologia*, 661(1), 261–276.

BERE, T., & TUNDISI, J. G. 2011. The Effects of Substrate Type on Diatom-Based Multivariate Water Quality Assessment in a Tropical River (Monjolinho), Sao Carlos, SP, Brazil. *Water Air and Soil Pollution*, 216(1-4), 391–409.

BIRKS, H. J. B., LINE, J. M., JUGGINS, S., STEVENSON, A. C., & BRAAK, C. J. F. 1990. Diatoms and pH Reconstruction. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 327(1240), 263–278.

BLANCO, L. J., & SÁNCHEZ, L. 1984. Contribucion al estudio taxonomico de los diatomeas del Orinoco medio, bajo Caroni y algunas lagunas inundables (Venezuela). *Memoria Sociedad de Ciencias Naturales La Salle (Venezuela)*, (En-Jul, 4, 35–94.

BRAAK, C. J. F., & DAM, H. VAN. 1989. Inferring pH from diatoms : a comparison of old and new calibration methods. *Hydrobiologia*, 178(3), 209–223.

BRAAK, C. J. F., & SMILAUER, P. 2002. CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5).

CABALLERO-MIRANDA, M. E. 1997. Reconstrucción paleolimnológica del lago de Chalco, México, durante el último máximo glacial—El registro de diatomeas entre 34,000 y 15,000 años ap. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 14(1), 91–100.

CANTONATI, M., SCOLA, S., ANGELI, N., GUELLA, G., & FRASSANITO, R. 2009. Environmental controls of epilithic diatom depth-distribution in an oligotrophic lake characterized by marked water-level fluctuations. *European Journal of Phycology*, 44, 15–29.

COLWELL, R. K., & CODDINGTON, J. A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 345(1311), 101–118.

DAM, H. V. A. N., MERTENS, A., & SINKELDAM, J. O. S. 1994. A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from the Netherlands. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology*, 28(1), 117–133.

DE MARCO, M., SILVIA, N., & TRACANNA, B. C. 2012. Variaciones temporales del fitoplancton de los ríos tributarios y emisario del embalse C. Gelsi (Tucumán, Argentina). *Boletín de La Sociedad Argentina de Botánica*, 47, 323–340.

DEL PILAR ARCOS, M., & PRIETO, A. C. 2006. Microalgas perfiticas como indicadores del estado de las aguas de un humedal urbano: Jaboque, Bogotá DC, Colombia. *Nova*, 4(6), 60–79.

DÍAZ-QUIRÓS, C., & RIVERA-RONDÓN, C. A. 2004. Diatomeas de pequeños ríos andinos y su utilización como indicadores de condiciones ambientales. *Caldasia* 26(2) 2004: 381-394, 26(2), 14.

DIMAR, Dimar Dirección General 2013. Nivel del Rio Orinoco año 2007. Revisado: Noviembre 11, 2014, <https://www.dimar.mil.co/content/2007-1>

GÖTHE, E., ANGELER, D. G., GOTTSCHALK, S., LÖFGREN, S., & SANDIN, L. 2013. The Influence of Environmental, Biotic and Spatial Factors on Diatom Metacommunity Structure in Swedish Headwater Streams. PLoS ONE, 8(8), 1–9.

HAMILTON, S., & LEWIS, W. 1987. Causes of seasonality in the chemistry of a lake on the Orinoco River floodplain , Venezuela, 32(6).

HAMILTON, S., SIPPEL, S., & MELACK, J. 2004. Seasonal inundation patterns in two large savanna floodplains of South America: the Llanos de Moxos(Bolivia) and the Llanos del Orinoco(Venezuela and Colombia). Hydrological Processes, 18(11), 2103–2116.

HILL, W. 1996. Effects of Light. In J. Stevenson, L. B. Max, & R. L. Lowe (Eds.), Algal Ecology (pp. 121–148). San Diego: Academic Press.

HUBIKOVA, D., NOVAIS, M. H., DOHET, A., HOFFMANN, L., & ECTOR, L. 2014. Effect of riparian vegetation on diatom assemblages in headwater streams under different land uses. SCIENCE OF THE TOTAL ENVIRONMENT, 475, 234–247.

JIMÉNEZ-PÉREZ, P., & TORO-RESTREPO, B. 2014. Relación entre la comunidad de fitoperifiton y diferentes fuentes de contaminación en una quebrada de los andes colombianos. Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural, 18(1), 49–66.

KRAMMER, K. 2003. Cymbopleura, Delicata, Navicymbula, Gomphocymbellopsis, Afrocybella Supplements to cymbelloid taxa. (H. Lange-Bertalot, Ed.)Diatoms of Europe. Diatoms of the European Inland Waters and Comparable Habitats (Vol. 4, p. 530). Ruggell: A.R.G. Gantner Verlag K.G.

KRAMMER, K., LANGE-BERTALOT, H., & KOCIOLEK, P. 1997. Die cymbelloiden Diatomeen. Ein Monographie der weltweit bekannten Taxa. Teil 2. Encyonema

part., *Encyonopsis* and *Cymbellopsis*. *Bibliotheca Diatomologica* (Vol. 37). Berlin: J. Cramer.

LA HÉE, J. M., & GAISER, E. E. 2012. Benthic diatom assemblages as indicators of water quality in the Everglades and three tropical karstic wetlands. *Freshwater Science*, 31(1), 205–221.

LANGE-BERTALOT, H. 2001. *Navicula sensu stricto*, 10 Genera Separated from *Navicula sensu stricto*, *Frustulia*. (H. Lange-Bertalot, Ed.) *Diatoms of Europe. Diatoms of the European Inland Waters and Comparable Habitats* (Vol. 2, p. 526). Ruggell: A.R.G. Gantner Verlag K.G.

LANGE-BERTALOT, H., BAK, M., WITKOWSKI, A., & TAGLIAVENTI, N. 2011. *Eunotia* and some related genera. (H. Lange-Bertalot, Ed.) *Diatoms of Europe. Diatoms of the European Inland Waters and Comparable Habitats* (Vol. 6, p. 747). Ruggell: A.R.G. Gantner Verlag K.G.

LEGENDRE, P., & GALLAGHER, E. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129(2), 271–280.

LEÓN, G. S. 2005. La cuenca del río Orinoco: visión hidrográfica y balance hídrico. *Revista Geográfica Venezolana*, 46(1), 75–108.

LEWIS, W. M., HAMILTON, S. K., LASI, M. A., RODRÍGUEZ, M., & SAUNDERS, J. F. 2000. Ecological Determinism on the Orinoco Floodplain. *BioScience*, 50(8), 681–692.

LOBO, E. A., WETZEL, C. E., ECTOR, L., KATOH, K., BLANCO, S., & MAYAMA, S. 2010. Response of epilithic diatom communities to environmental gradients in subtropical temperate Brazilian rivers. *Limnetica*, 29(2), 323–340.

MARCIALES-CARO, L. J., & DÍAZ-OLARTE, J. J. 2012. Evaluación de la composición del plancton en cuatro lagunas de rebalse del río Metica (Puerto López, Meta, Colombia). *Orinoquia*, 16, 203–216.

MATTILA, J., & RÄISÄNEN, R. 1998. Periphyton growth as an indicator of eutrophication ; an experimental approach. *Hydrobiologia*, 377(1-3), 15–23.

METZELTIN, D., & LANGE-BERTALOT, H. 1998. Tropical Diatoms of South America: About 700 predominantly rarely known or new taxa representative of the neotropical flora. Koeltz Scientific Books.

METZELTIN, D., & LANGE-BERTALOT, H. 2007. Tropical diatoms of South America, II: special remarks on biogeographic disjunction. A.R.G. Gantner.

MONTOYA, J., ROELKE, D. ., WINEMILLER, K., COTNER, J., & SNIDER, J. 2006. Hydrological seasonality and benthic algal biomass in a Neotropical floodplain river. *Journal of the North American Benthological Society*, 25(1), 157–170.

MONTOYA MORENO, Y., & AGUIRRE RAMÍREZ, N. 2013. Knowledge to Ecological Preferences in a Tropical Epiphytic Algae to Use with Eutrophication Indicators. *Journal of Environmental Protection*, 04(11), 27–35.

MONTOYA-MORENO, Y., & AGUIRRE-RAMÍREZ, J. J. 2007. Variación estructural de la comunidad perifítica colonizadora de sustratos artificiales en la zona de ritral del río Medellín , Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 55(2), 585–593.

MONTOYA-MORENO, Y., & AGUIRRE-RAMÍREZ, N. 2008. Asociación de algas perifíticas en raíces de macrófitas en una ciénaga tropical Colombiana. *Hidrobiológica*, 18(3), 189–197.

MONTOYA-MORENO, Y., & AGUIRRE-RAMÍREZ, N. 2013. Estado del arte del conocimiento sobre perifiton en Colombia. *Gestión Y Ambiente*, 16(3), 91–117.

MONTOYA-MORENO, Y., SALA, S. E., VOUILLOUD, A. A., & AGUIRRE, N. 2012. Diatomeas (bacillariophyta) perifíticas del complejo cenagoso de Ayapel, Colombia. *i. Caldasia*, 34(2), 457–474.

MONTOYA-MORENO, Y., SALA, S., VOUILLOUD, A., & AGUIRRE, N. 2013. Lista de las diatomeas de ambientes continentales de Colombia. *Biota Colombiana*, 14(2), 13–70.

MORALES VELASCO, S., & SÁNCHEZ SALAZAR, M. 2012. Diatomeas perifíticas de lagos con diferente estado trófico en el departamento del Cauca (Colombia). *Luna. Azúl*, (35), 10–27.

OKSANEN, A. J., BLANCHET, F. G., KINDT, R., LEGENDRE, P., MINCHIN, P. R., HARA, R. B. O., WAGNER, H. 2013. Package “vegan.” *Community Ecology Package*, 2(9).

OSORIO-ÁVILA, F., RODRÍGUEZ-BARRIOS, J., & MONTOYA-MORENO, Y. 2015. Sucesión de microalgas perifíticas en tributarios del río Gaira, Sierra Nevada de Santa Marta , Colombia, 20(2), 119–131.

PAN, Y., STEVENSON, R., HILL, B., HERLIHY, A., & COLLINS, G. 1996. Using Diatoms as Indicators of Ecological Conditions in Lotic Systems: A Regional Assessment. *Journal of the North American Benthological Society*, 15(4), 481–495.

PARRA, M. Á. L. 2007. Producción de peces ornamentales de la Orinoquia Colombiana. *Revista Electrónica de Ingeniería En Producción Acuicola*, 3(3).

PEDRAZA-GARZON, E., & DONATO-RONDON, J. 2011. Diversidad y distribución de diatomeas en un arroyo de montaña de los Andes Colombianos. *Caldasia*, 33(1), 177–191.

PIELOU, E. C. 1969. *An introduction to mathematical ecology*. (J. W. & Sons, Ed.). Wiley-Interscience.

R DEVELOPMENT CORE TEAM, R. 2011. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. (R. D. C. Team, Ed.) R Foundation for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing.

RIVERA-RONDÓN, C. A., & DONATO-RONDÓN, J. 2008. Influencia de las variaciones hidrológicas y químicas sobre la diversidad de diatomeas bénticas. *Ecología de un río de montaña de los Andes colombianos (río Tota, Boyacá)*. *Ecología de Un Río de Montaña de Los Andes*, 83–101.

RIVERA-RONDÓN, C. A., ZAPATA, A. M., PÉREZ, D., MORALES, Y., OVALLE, H., & ALVAREZ, J. P. 2010. Caracterización limnológica de humedales de la planicie de inundación del río Orinoco (Orinoquía, Colombia). *Acta Biológica Colombiana*, 15(1), 145–166.

RODRIGUES, L., & BICUDO, D. D. 2001. Similarity among periphyton algal communities in a lentic-lotic gradient of the upper Paraná river floodplain , Brazil. *Brazilian Journal of Botany*, 24(3), 235–248.

SALA, S. E., NÚÑEZ-AVELLANEDA, M., & VOUILLOUD, A. A. 2008. Ultrastructure of the frustule of *Urosolenia* species from the Colombian and Peruvian Amazon: *U. delicatissima* spec. nov., *U. amazonica* spec. nov. and *U. braunii* (Hustedt) Rott & Kling. *Diatom Research*, 23(1), 159–169.

SALA, S., RAMÍREZ, J., & PLATA, Y. 2008. Diatoms from lentic and lotic systems in Antioquia , Chocó and Santander Departments in Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 56(September), 1159–1178.

SALA, S., VOUILLOUD, A. A., PLATA-DÍAZ, Y., PEDRAZA, E., & PIMIENTA, A. 2014. Nupela species (Naviculales : Bacillariophyceae) from Colombian lowland waters including *N . acaciensis* nov . sp . and *N . catatumbensis* nov . sp . , 62(March), 241–255.

SARMIENTO, G., & PINILLOS, M. 2001. Patterns and processes in a seasonally flooded tropical plain : the Apure Llanos , Venezuela. *Journal of Biogeography*, 28(8), 985–996.

SCHNECK, F., SCHWARZBOLD, A., & MELO, A. S. 2011. Substrate roughness affects stream benthic algal diversity, assemblage composition, and nestedness. *Journal of the North American Benthological Society*, 30(4), 1049–1056.

SCHNEIDER, S., & LINDSTRØM, E.-A. 2009. Bioindication in Norwegian rivers using non-diatomaceous benthic algae: The acidification index periphyton (AIP). *Ecological Indicators*, 9(6), 1206–1211.

SHANNON, C. E., & WEAVER, W. 1949. *The Mathematical Theory of Communication*. (U. I. Press, Ed.)University Illinois Press. Urbana, IL.

SIMPSON, E. H. 1949. Measurement of Diversity. *Nature*, 163(4148), 688–688.

SMOL, J. P., & STOERMER, E. F. 2010. *The diatoms: applications for the environmental and earth sciences*. Cambridge University Press.

SOININEN, J., & WECKSTRÖM, J. 2009. Diatom community structure along environmental and spatial gradients in lakes and streams. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv Für Hydrobiologie*, 174(3), 205–213.

STATSOFT, I. 2006. STATISTICA (data analysis software system), Version 7,0. Tulsa.

STEVENSON, R. J., BOTHWELL, M. L., LOWE, R. L., & THORP, J. H. 1996. Algal ecology: Freshwater benthic ecosystem. Academic press.

STOERMER, E. F., & JULIUS, M. L. 2003. Centric Diatoms. (S. D. Freshwater algae of North America: ecology and classification. Academic Press, Ed.) Freshwater Algae of North America: Ecology and Classification (Elsevier I, pp. 559–594). Elsevier Inc.

TAN, X., XIA, X., ZHAO, Q., & ZHANG, Q. 2014. Temporal variations of benthic diatom community and its main influencing factors in a subtropical river, China. Environmental Science and Pollution Research, 21(1), 434–444.

VAN DEN BRINK, F. W. B., DE LEEUW, J. P. H. M., VAN DER VELDE, G., & VERHEGGEN, G. M. 1993. Impact of hydrology on the chemistry and phytoplankton development in floodplain lakes along the Lower Rhine and Meuse. Biogeochemistry, 19(2), 103–128.

VÁZQUEZ, G., AKÉ-CASTILLO, J. A., & FAVILA, M. E. 2011. Algal assemblages and their relationship with water quality in tropical Mexican streams with different land uses. Hydrobiologia, 667(1), 173–189.

VIS, C. ., HUDON, C., CATTANEO, A., & PINEL-ALLOUL, B. 1998. Periphyton as an indicator of water quality in the St Lawrence River (Québec, Canada). Environmental Pollution (Barking, Essex : 1987), 101(1), 13–24.

VOUILLOUD, A. A., SALA, S. E., NÚÑEZ AVELLANEDA, M., & DUQUE, S. R. 2009. Diatoms from the Colombian and Peruvian Amazon : the Genera Encyonema , Encyonopsis and Gomphonema (Cymbellales : Bacillariophyceae). Revista de Biología Tropical, 58(1), 45–62.

WEILHOEFER, C. L., & PAN, Y. 2007. Relationships between diatoms and environmental variables in wetlands in the Willamette Valley, Oregon, USA. *Wetlands*, 27(3), 668–682.

WEILHOEFER, C. L., PAN, Y., & EPPARD, S. 2008. The effects of river floodwaters on floodplain wetland water quality and diatom assemblages. *Wetlands*, 28(2), 473–486.

WETZEL, C. E., ECTOR, L., HOFFMANN, L., LANGE-BERTALOT, H., & BICUDO, D. D. C. 2011. Two new periphytic *Eunotia* species from the neotropical Amazonian “black waters”, with a type analysis of *E. braunii*. *Diatom Research*, 26(1), 135–146.

WOJTAL, A., & SOBCZYK, Ł. 2012. The influence of substrates and physicochemical factors on the composition of diatom assemblages in karst springs and their applicability in water-quality assessment. *Hydrobiologia*, 695(1), 97–108.

ZAMUDIO, J., URBANO-BONILLA, A., MALDONADO-OCAMPO, J. A. BOGOTÁ-GRÉGORY, J. D., & CORTÉS-MILLÁN, G. A. 2008. Hábitos alimentarios de diez especies de peces del piedemonte del departamento del Casanare, Colombia. *Dahlia Rev Asoc Colomb Ictiol*, 10, 43–55.

ZAPATA, M. A., & DONATO, C. 2005. Cambios diarios de las algas perifíticas y su relación con la velocidad de corriente en un río tropical de montaña (río Tota – Colombia). *Limnetica*, 24(3), 327–338.

ANEXOS

Anexo A. Lista de morfoespecies encontradas en los humedales del río Orinoco durante época de aguas altas y bajas. Entre paréntesis se muestran los números correspondientes al biplot arrojado en el ARD.

Achananthes sp1 **(67)**

Achnanthes exigua sensu lato Grunow in cleve & Grunow

Achnanthes inflata (Kützing) Grunow

Achnanthes magnifica (Hustedt) Lange-Bertalot

Actinella aff. *siolii* Hustedt **(108)**

Actinella cf. *brasiliensis* Grunow **(58)**

Actinella cf. *peronioides* Hustedt **(102)**

Actinella guianensis Grunow **(43)**

Amphora cf. *montana* Krasske Z.

Aulacoseira granulata (Ehrenberg) Krammer **(5)**

Brachysira brebissonii Ross in Hartley sensu lato **(20)**

Brachysira sp1 **(104)**

Brachysira sp2 **(41)**

Brachysira sp3

Caloneis aff. *bacillum* sensu lato Lange-Bertalot **(121)**

Caloneis sp1

Capartogramma crucicula (Grun. ex Cl.) Ross var. *Crucicula* **(122)**

Capartogramma pumila **(90)**

Capartogramma sp1

cf. *Amphora*

cf. *Encyonema*

cf. *Navicula(dicta)* sp1

cf. *Navicula(dicta)* sp2

cf. *Sellaphora* sp10

cf. *Sellaphora* sp9 **(79)**
Chamaepinnularia brasiliiana Metzeltin & Lange-Bertalot **(24)**
Chamaepinnularia brasilianopsis Metzeltin & Lange-Bertalot
Chamaepinnularia sp1
Chamaepinnularia sp2
Chamaepinnularia sp3 **(129)**
Craticula cf. *molestiformis* (Hustedt) Lange-Bertalot
Craticula sp1 **(99)**
Cyclotella meneghiniana Kützing **(52)**
Cymbella aff. *affinis* Kützing
Cymbopleura acuta (A. Schmidt) Krammer **(103)**
Cymbopleura cf. *parunculoides* (Hustedt) Krammer **(64)**
Cymbopleura sp1
Diadesmis confervacea Kützing **(34)**
Diploneis sp1
Discotella sp1 **(97)**
Encyonema aff. *angustecapitatum* Krammer **(105)**
Encyonema cf. *perpusillum* (A. Cleve) D.G Mann
Encyonema cf. *venezolanum* Krammer **(143)**
Encyonema cf. *vulgare* Krammer **(21)**
Encyonema neogracile Krammer **(84)**
Encyonema neomesianum Krammer **(16)**
Encyonema sp1 **(51)**
Encyonema sp2
Encyonema sp3
Encyonema tropicum Metzeltin & Krammer in Krammer
Encyonopsis frequentiformis Metzeltin & Krammer **(6)**
Encyonopsis krasskei Krammer **(138)**
Encyonopsis sp1
Encyonopsis sp2

Eolimna sp1 **(15)**
Eunotia aff. *bilunaris* (Ehrenberg) Schaarschmidt **(1)**
Eunotia aff. *cameliopsis* Metzeltin & Lange-Bertalot **(46)**
Eunotia aff. *camelus* Ehrenberg
Eunotia aff. *dacostae* Metzeltin & Lange-Bertalot **(132)**
Eunotia aff. *floweri* Lange-Bertalot **(78)**
Eunotia aff. *heinii* Lange-Bertalot **(98)**
Eunotia aff. *naegelia* Migula **(4)**
Eunotia aff. *papilio* (Ehrenberg) Hustedt
Eunotia aff. *trigibba* Hustedt **(126)**
Eunotia *bidens* Ehrenberg
Eunotia cf. *obtusata* Hustedt
Eunotia cf. *pileus* Ehrenberg **(123)**
Eunotia cf. *pseudoserra* De Olivera & Steinitz-Kannan **(139)**
Eunotia cf. *reichardtii* Metzeltin & Lange-Bertalot
Eunotia cf. *siveri* Lange-Bertalot
Eunotia cf. *subrobusta* Hustedt
Eunotia cf. *veneris* Kützing **(113)**
Eunotia *coringii* Metzeltin & Lange-Bertalot **(111)**
Eunotia *didyma* Grunow **(68)**
Eunotia *elongata* Metzeltin & Lange-Bertalot **(141)**
Eunotia *formica* Ehrenberg **(78)**
Eunotia *inspectabilis* Metzeltin & Lange-Bertalot **(92)**
Eunotia *parasiolli* Metzeltin & Lange-Bertalot **(27)**
Eunotia *rabenhorstiana* (Grunow) Hustedt **(13)**
Eunotia sp1 **(8)**
Eunotia sp10
Eunotia sp11 **(28)**
Eunotia sp12 **(115)**
Eunotia sp13 **(61)**

Eunotia sp14 **(18)**
Eunotia sp15
Eunotia sp16 **(12)**
Eunotia sp17
Eunotia sp18
Eunotia sp19 **(19)**
Eunotia sp2 **(40)**
Eunotia sp20 **(146)**
Eunotia sp21
Eunotia sp22 **(137)**
Eunotia sp23
Eunotia sp3 **(70)**
Eunotia sp4
Eunotia sp5
Eunotia sp6 **(26)**
Eunotia sp7
Eunotia sp8 **(114)**
Eunotia sp9
Eunotia valdespectabilis Metzeltin & Lange-Bertalot
Eunotia yanomami Metzeltin & Lange-Bertalot **(112)**
Fragillaria javanica Hustedt **(14)**
Fragillariforma sp1 **(88)**
Frustulia cf. *crassipunctata* Metzeltin & Lange-Bertalot **(82)**
Frustulia sp1 **(17)**
Frustulia sp2 **(44)**
Frustulia sp3 **(2)**
Frustulia undosa Metzeltin & Lange-Bertalot **(128)**
Gomphonema aff. *gibberum* Hustedt **(100)**
Gomphonema aff. *neoapiculatum* Metzeltin & Lange-Bertalot
Gomphonema archaeovibrio Lange-Bertalot & Reichardt **(9)**

Gomphonema archaeovibrio ssp. *acuetivertex* Metzeltin & Lange-Bertalot
Gomphonema archaeovibrio ssp. *cuneatum* Metzeltin & Lange-Bertalot
Gomphonema augur Ehrenberg **(77)**
Gomphonema cf. *kobayashiae* Metzeltin & Lange-Bertalot
Gomphonema cf. *neoapiculatum* Metzeltin & Lange-Bertalot
Gomphonema lagenula Kützing **(35)**
Gomphonema sp1 **(75)**
Gomphonema sp2
Gomphonema sp3
Gomphonema sp4
Gomphonema aff. *salae* Metzeltin & Lange-Bertalot **(95)**
Gyrosigma sp1
Gyrosigma sp2
Halamphora sp1
Hantzschia sp1 **(136)**
Kobayasiella sp1 **(49)**
Kobayasiella sp2
Luticola aff. *goeppertiana* (Bleisch) D.G Mann **(134)**
Luticola cf. *aequatorialis* (Heiden) Lange-Bertalot **(117)**
Luticola cf. *argutula* (Hustedt) D.G. Mann
Luticola cf. *costei* (Metzeltin & Lange-Bertalot) **(69)**
Luticola sp1
Luticola sp2
Luticola sp3 **(145)**
Luticola sp4 **(45)**
Luticola sp5 **(65)**
Luticola sp6 **(39)**
Luticola sp7 **(125)**
Luticola sp8
Luticola sp9

Navicula aff. *cryptotenella* Lange-Bertalot **(3)**
Navicula aff. *tenelloides* Hustedt
Navicula *rostellata* Kützing **(119)**
Navicula(*dicta*) sp3 **(56)**
Navicula(*dicta*) cf. *tridentula* Krasske **(36)**
Neidium *affine* (Ehrenberg) Pfitzer
Neidium cf. *densestriatum* (Østrup) Krammer
Neidium *excisum* Krammer & Metzeltin
Neidium sp1 **(55)**
Neidium sp2
Neidium sp3
Neidium sp4
Nitzschia aff. *littoralis* Grunow in cleve & Grunow
Nitzschia sp1 **(127)**
Nitzschia sp2
Nitzschia sp3 **(30)**
Nitzschia sp4 **(85)**
Nupela cf. *acaciensis* Vouilloud & Sala **(29)**
Nupela cf. *astartiella* Metzeltin & Lange-Bertalot **(130)**
Nupela cf. *subpallavicinii* Metzeltin & Lange-Bertalot **(57)**
Nupela sp1 **(74)**
Nupela sp2
Nupela sp3 **(60)**
Nupela sp4 **(94)**
Nupela sp5 **(116)**
Nupela *tenuistriata* (Hustedt) Metzeltin & Lange-Bertalot **(48)**
Orthoseira sp1 **(107)**
Pinnularia *acrosphaeria* var. *parva* Krammer **(54)**
Pinnularia aff. *divergens* var. *mesoleptiformis* Krammer & Metzeltin
Pinnularia aff. *pseudonavicula* Metzeltin & Lange-Bertalot

Pinnularia aff. *subcapitata* Gregory **(53)**
Pinnularia amazonica (Metzeltin & Krammer) Metzeltin & Lange-Bertalot **(140)**
Pinnularia borealis Ehrenberg
Pinnularia brebisonii (Kützing) Rabenhorst sensu lato
Pinnularia carteri Krammer
Pinnularia cf. *acoricola* var. *pumilio* Wydrzycka, Lange-Bertalot & Metzeltin in
Wydrzycka & Lange-Bertalot
Pinnularia cf. *hemiptera* var. *brevistriata* Krammer
Pinnularia cf. *instabilis* (A. Schmidt) Metzeltin in Metzeltin & Lange-Bertalot
Pinnularia cf. *microstaurom* (Ehrenberg) Cleve
Pinnularia cf. *nobilefasciata* Krammer & Metzeltin **(33)**
Pinnularia cf. *polyonca* (Brébisson in Kützing) W. Smith
Pinnularia cf. *procera* Metzeltin & Krammer **(72)**
Pinnularia cf. *sugibba* var. *angustarea* Krammer & Metzeltin **(62)**
Pinnularia cf. *umbrosa* var. *tropica* Metzeltin & Krammer
Pinnularia divergentissima (Grunow) Cleve var. *divergentissima* Metzeltin &
Lange-Bertalot **(106)**
Pinnularia dominguensis var. *ambigua* (Manguin) Metzeltin & Lange-Bertalot
Pinnularia mesolepta (Ehrenberg) W. Smith **(120)**
Pinnularia peristabilis Metzeltin & Lange-Bertalot
Pinnularia rostratissima var. *ventricosa* Metzeltin & Krammer
Pinnularia sp1 **(7)**
Pinnularia sp10
Pinnularia sp11 **(50)**
Pinnularia sp12
Pinnularia sp13
Pinnularia sp2 **(83)**
Pinnularia sp3
Pinnularia sp4
Pinnularia sp5

Pinnularia sp6
Pinnularia sp7 **(89)**
Pinnularia sp8 **(96)**
Pinnularia sp9
Pinnularia viridiformis Krammer **(73)**
Pinnularia viridis (Nitzsch) Ehrenberg
Placoneis aff. *elginensis* (Gregory) Cox
Placoneis aff. *molesta* Metzeltin & Lange- Bertalot
Placoneis cf. *conveniens* (Hustedt) Metzeltin & Lange- Bertalot **(38)**
Placoneis cf. *dacostae* Metzeltin & Lange- Bertalot **(144)**
Placoneis cf. *surinamensis* (Cleve) Metzeltin & Lange- Bertalot **(110)**
Placoneis neotropica Metzeltin & Lange- Bertalot **(47)**
Placoneis pseudodemerarae (Hustedt) Metzeltin & Lange-Bertalot **(142)**
Geissleria neotropica Metzeltin & Lange-Bertalot **(93)**
Placoneis sp2 **(59)**
Placoneis sp3
Placoneis sp4 **(133)**
Planothidium frequentissimum (Lange - Bertalot) Lange-Bertalot
Reimeria sinuata (Gregory) Kociolek & Stoermer **(118)**
Sellaphora aff. *rectangularis* (Greg.) Metzeltin & Lange- Bertalot **(31)**
Sellaphora aff. *tau* (Cleve) Metzeltin & Lange- Bertalot **(101)**
Sellaphora amoena Metzeltin & Lange-Bertalot
Sellaphora cf. *gibbula* Metzeltin & Lange- Bertalot
Sellaphora cf. *pseudopupula* (Krasske) Lange-Bertalot **(25)**
Sellaphora guyanensis Metzeltin & Lange- Bertalot
Sellaphora lambda (Cleve) Metzeltin & Lange-Bertalot
Sellaphora pupula (Kützing) Mereschkowsky sensu latu **(11)**
Sellaphora sp1
Sellaphora sp2
Sellaphora sp3

Sellaphora sp4
Sellaphora sp5
Sellaphora sp6
Sellaphora sp7 **(76)**
Sellaphora sp8 **(37)**
Stauroneis aff. *anceps* Ehrenberg
Stauroneis aff. *graciolor* Reichardt **(87)**
Stauroneis cf. *gaiserae* Metzeltin & Lange- Bertalot **(91)**
Stauroneis demerarae Hustedt
Stauroneis sp1
Stauroneis sp2 **(131)**
Stauroneis sp3 **(71)**
Stauroneis sp4
Stauroneis sp5
Stauroneis sp6
Stauroneis sp7
Staurosira cf. *construens* Ehrenberg
Staurosira cf. *longirostris* (Frenguelli) Metzeltin, Lange- Bertalot & Garcia-Rodriguez
Staurosirella cf. *pinnata* (Ehrenberg) Williams & Round sensu lato **(66)**
Stenopterobia cf. *planctonica* Metzeltin & Lange- Bertalot **(109)**
Stenopterobia delicatissima (Lewis) Van Heurck sensu lato **(23)**
Stenopterobia sp1 **(86)**
Stenopterobia sp2 **(42)**
Stenopterobia sp3 **(135)**
Surirella linearis W. Smith **(22)**
Surirella sp1
Surirella sp2
Surirella sp3
Surirella sp4

Ulnaria sp1 (80)

Ulnaria ulna (C.L. Nitzsch) Compère

Anexo B. Índices de diversidad, tipo de ecosistema y sustrato para cada sitio muestreado.

Localidad	Rótulo	Periodo hidrológico	Tipo de ecosistema	Sustrato	Riqueza	H	1/D	J
Lag. La Mora	Lg_Mor_B	Bajas	Léntico	Vegetal	30	2,38	4,76	0,70
Lag. La Mora	Lg_Mor_A	Altas	Léntico	Vegetal	29	2,86	14,42	0,85
Lag. Mateo	Lg_Mat_B	Bajas	Léntico	Vegetal	29	2,45	6,26	0,73
Lag. Mateo	Lg_Mat_A	Altas	Léntico	Vegetal	22	2,44	8,67	0,79
Lag. La India	Lg_Ind_B	Bajas	Léntico	Vegetal	58	2,90	8,46	0,71
Lag. La india	Lg_Ind_A	Altas	Léntico	Vegetal	38	2,00	3,27	0,55
Lag. La Estacada	Lg_Est_B	Bajas	Léntico	Roca	46	2,90	10,80	0,76
Lag. La Estacada	Lg_Est_A	Altas	Léntico	Roca	38	2,70	9,70	0,74
Lag. El Pañuelo	Lg_P_B1	Bajas	Léntico	Roca	13	1,80	4,57	0,70
Lag. El Pañuelo	Lg_Pa_B	Bajas	Léntico	Vegetal	36	1,38	1,85	0,39
Lag. El Pañuelo	Lg_Pa_A	Altas	Léntico	Roca	39	2,21	4,99	0,60
Bosque Inundable Lag. el Pañuelo	BI_LPa_A	Altas	Léntico	Vegetal	21	2,03	5,09	0,67
Lag. Reseva Nimajay	Lg_RNi_A	Altas	Léntico	Vegetal	45	2,77	8,81	0,73
Rio Orinoco	R_Ori_B	Bajas	Lótico	Roca	29	1,50	2,06	0,45
Rio Orinoco	R_Orie_A	Altas	Lótico	Espuma	51	2,91	9,63	0,74
Rio Orinoco	R_Oril_A	Altas	Lótico	Fino	21	1,61	2,76	0,53
Rio Orinoco	R_Orir_A	Altas	Lótico	Roca	31	1,90	4,07	0,55
Rio Orinoco	R_Orip_A	Bajas	Lótico	Vegetal	33	1,77	2,76	0,51
Bosque Inundable Rio Orinoco	BI_ROr_A	Altas	Léntico	Vegetal	22	1,30	2,14	0,42
Rio Bitá	R_Bi_B	Bajas	Lótico	Roca	23	1,42	2,08	0,45
Rio Bitá	R_Bi_A	Altas	Lótico	Vegetal	40	2,25	5,66	0,61

Rebalse Rio Bita	Re_RB_A	Altas	Lótico	Vegetal	36	2,38	6,64	0,66
Rebalse Rio Bita frente Orinoco	Re_RB_i_A	Altas	Lótico	Vegetal	37	2,66	9,93	0,74
Bosque Inundable Rio Bita	BI_RB_i_A	Altas	Léntico	Vegetal	23	1,69	3,19	0,54
Rio Dagua	R_Dag_A	Altas	Lótico	Vegetal	23	2,27	7,05	0,72
Bosque Inundable Reserva Bojonawi	BI_RBo_A	Altas	Léntico	Vegetal	34	1,90	3,77	0,54
Caño Dagua	Ca_Dag_B	Bajas	Lótico	Vegetal	71	3,63	24,71	0,85
Caño Dagua	Ca_Da_B1	Bajas	Lótico	Fino	87	3,81	27,90	0,85
Caño Verde	Ca_Ver_B	Bajas	Lótico	Vegetal	65	3,29	14,86	0,79
Caño Verde	Ca_Ve_B1	Bajas	Lótico	Fino	34	2,37	6,78	0,67
Caño Verde	Ca_Ver_A	Altas	Lótico	Vegetal	36	2,70	9,98	0,75
Caño Agua Linda	Ca_Ali_B	Bajas	Lótico	Vegetal	31	2,46	7,44	0,72
Caño Agua Linda	Ca_Ali_A	Altas	Lótico	Vegetal	33	2,61	8,95	0,75
Caño Negro P1	Ca_Ng1_B	Bajas	Lótico	Fino	63	3,34	16,10	0,81
Caño Negro P2	Ca_Ng2_B	Bajas	Lótico	Vegetal	69	3,48	21,85	0,82
Caño Negro P3	Ca_Ng3_B	Bajas	Lótico	Fino	21	2,10	6,26	0,69
Caño Negro	Ca_Ng_A	Altas	Lótico	Vegetal	35	2,21	4,75	0,62
Caño Charapitas	Ca_Cha_A	Altas	Lótico	Vegetal	36	2,76	10,03	0,77
Caño Mantecal	Ca_Man_A	Altas	Lótico	Vegetal	44	2,60	8,08	0,69
Caño Tesoro	Ca_Tes_A	Altas	Lótico	Vegetal	44	2,76	9,27	0,73

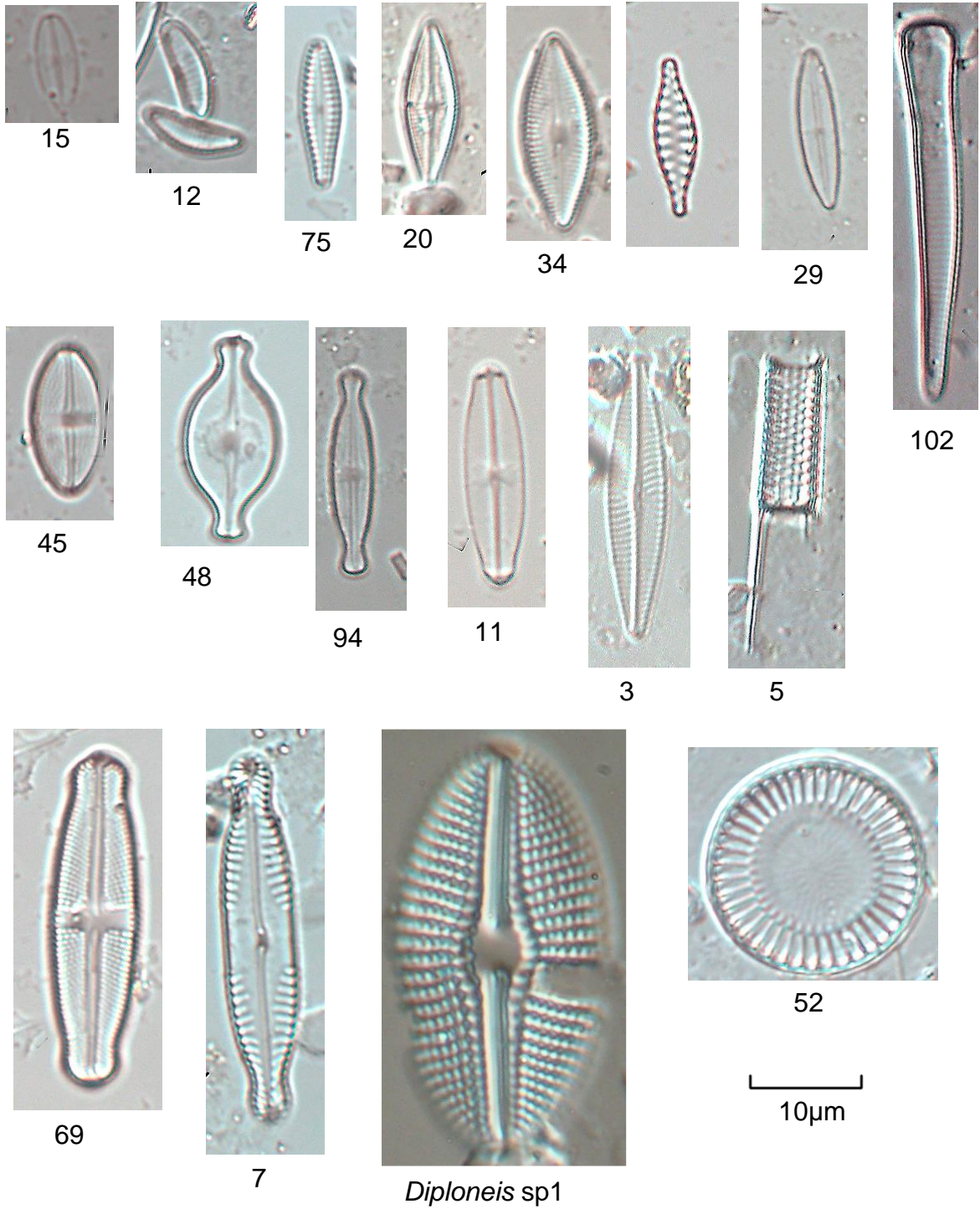
Anexo C. Probabilidades de las pruebas no paramétricas de comparación de los tipos de ecosistema y sustrato entre periodos hidrológicos.

	Tipo de ecosistema	Tipo de sustrato
Riqueza	0,241747	0,7909
H	0,290775	0,3355
1/D	0,153408	0,3255
J	0,424026	0,4491

	Tipo de ecosistema		Tipo de sustrato	
	Bajas	Altas	Bajas	Altas
Riqueza	0,291294	0,374800	0,1728	0,4641
H	0,365713	0,345687	0,2271	0,6481
1/D	0,159413	0,374800	0,1607	0,7842
J	0,546494	0,617618	0,4386	0,6481

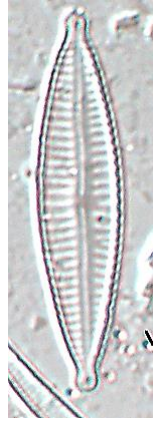
	Tipo de ecosistema		Tipo de sustrato	
	Lótico	Léntico	Vegetación	Roca
Riqueza	0,500712	0,550802	0,123590	0,288845
H	0,348829	0,515182	0,079726	0,288845
1/D	0,291896	0,913627	0,395553	0,479501
J	0,241567	0,744882	0,253606	0,723674

Anexo D. Fotografías de algunas morfo especies encontradas en los humedales del Río Orinoco. Los números corresponden a la lista del anexo A.





35



6



16



143



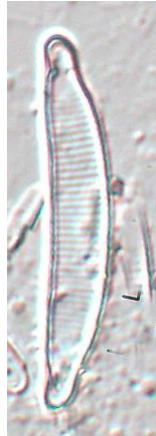
101



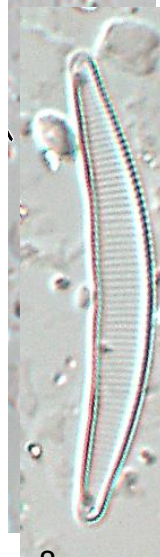
136



*Sellaphora
guyanensis*



27



8

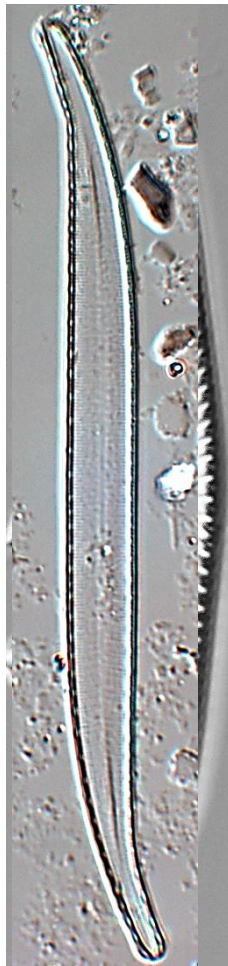


Gyrosigma sp2

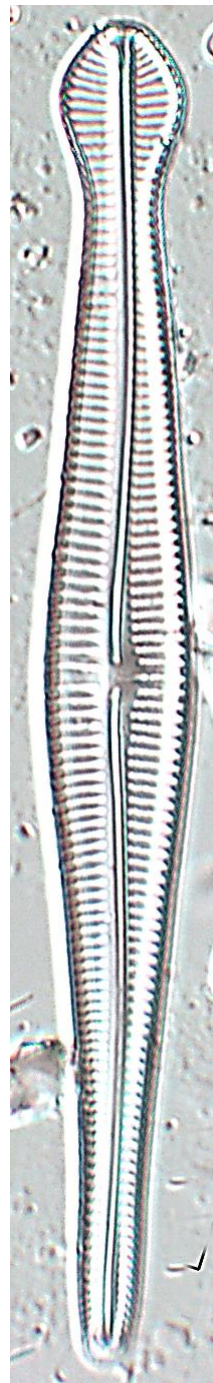
10µm



Neidium sp2

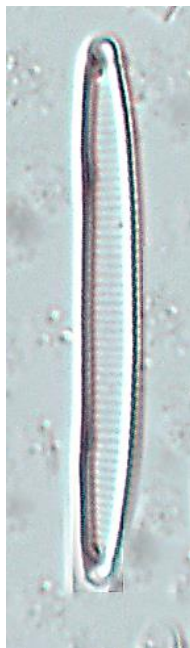


Stenopteroberia
sp3



Gomphonema
archaeovibrio ssp.
cuneatum

┌───┐
10µm



137



4

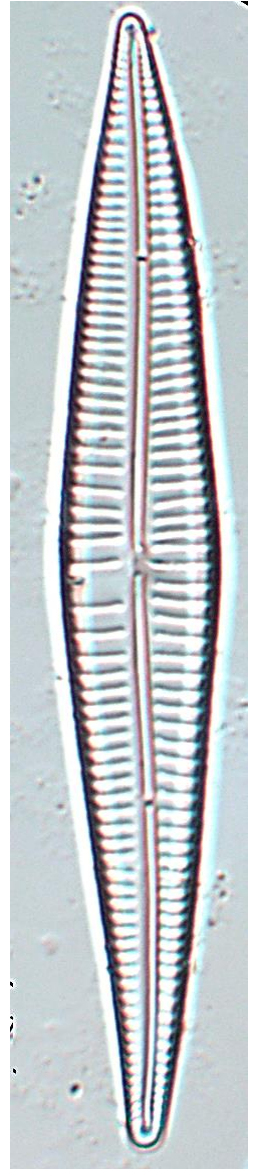


2

10µm



*Pinnularia
rostratissima* var.
ventricosa



*Gomphonema
archaeovibrio*
ssp.
acuetivertex