

PAPEL TRÓFICO DEL ZOOPLANCTON A TRAVÉS DEL ANÁLISIS DE ISÓTOPOS ESTABLES EN UN LAGO DE INUNDACIÓN EN LA AMAZONIA COLOMBIANA

The trophic role of zooplankton in a floodplain lake of Colombian amazon, through stable isotopes analysis

ANGÉLICA M. TORRES-BEJARANO

Laboratorio de Limnología, Instituto Amazónico de Investigaciones (Imani), Autor para correspondencia: angelicatb@hotmail.com

SANTIAGO R. DUQUE

Universidad Nacional de Colombia, sede Amazonia. Leticia (Amazonas), Colombia. sduquee@unal.edu.co

PEDRO CARABALLO

Universidad de Sucre. Sincelejo (Sucre), Colombia. Grupo de Biodiversidad Tropical. pedro.caraballo@unisucra.edu.co

RESUMEN

Para caracterizar las fuentes primarias de carbono del zooplancton y su flujo en la red trófica en un lago de inundación próximo a la ciudad de Leticia (Amazonas, Colombia), se hicieron recolectas de bacterias, detritos, fitoplancton, perifiton y zooplancton entre mayo de 2010 y mayo de 2011. El zooplancton se usó como integrador por su posición central en la red trófica y para tal fin fueron analizados en términos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ los organismos concentrados en malla de $60\mu\text{m}$, representados por cladóceras, copépodos ciclopoideos y rotíferos. Las muestras fueron concentradas con filtros GF/F pre quemados para su análisis en el laboratorio de isótopos estables de la UNESP en Botucatu (SP). Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ muestran una relación trófica pobre entre el zooplancton ($-37,99\text{‰} \pm 2,14$) y sus fuentes potenciales como fitoplancton ($-32,53\text{‰} \pm 1,97$) perifiton ($-32,56\text{‰} \pm 1,55$) y detritos ($-32,27\text{‰} \pm 0,81$). Por otra parte, si bien los valores de $\delta^{15}\text{N}$ del zooplancton ($6,12\text{‰} \pm 0,59$) complementan la apreciación sobre el fitoplancton ($7,38\text{‰} \pm 1,1$), sugieren el consumo de perifiton empobrecido ($1,15\text{‰} \pm 0,07$) y de detrito ($5,23\text{‰} \pm 4,76$). Los valores bajos de $\delta^{13}\text{C}$ son asociados con el consumo de una fracción de carbono metanogénico, como ha sido demostrado en el hipolimnion de lagos de inundación; de la misma forma que su aporte a las capas superiores de la columna de agua durante eventos de mezcla. Esta especialización del zooplancton en consumir una fracción de varios gremios tróficos puede ser el resultado de la variabilidad intrínseca de los recursos, como resultado de las variaciones biogeoquímicas asociadas con la hidrología del lago.

Palabras clave. Zooplancton, Amazonia, isótopos estables, carbono metanogénico.

ABSTRACT

In order to characterize the primary sources of carbon for zooplankton and its flow in the food web in a lake of flooding near the town of Leticia (Amazonas, Colombia), collections of bacteria, detritus, phytoplankton, periphyton and zooplankton were

conducted between May 2010 and February 2011. Zooplankton was used as an integrator for its central position in the food web and was analyzed in terms of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ the organisms collected in 60 μm mesh, represented by Cladocera, Copepoda, Cyclopoida and Rotifera. The samples were concentrated with GF/F pre burned filters for laboratory analysis of stable isotopes in the UNESP in Botucatu (SP). $\delta^{13}\text{C}$ values show a poor trophic relationship between zooplankton ($-37.99\text{‰} \pm 2.14$) and its potential sources such as phytoplankton ($-32.53\text{‰} \pm 1.97$), periphyton ($-32.56\text{‰} \pm 1.55$) and detritus ($-32.27\text{‰} \pm 0.81$). Moreover, although zooplankton $\delta^{15}\text{N}$ values ($6.12\text{‰} \pm 0.59$) complement the assessment of phytoplankton ($7.38\text{‰} \pm 1.1$), they suggest depleted periphyton consumption ($1.15\text{‰} \pm 0.07$) and detritus ($5.23\text{‰} \pm 4.76$). $\delta^{13}\text{C}$ impoverished values are associated with the consumption of a methanogenic carbon fraction, which has been demonstrated in the hypolimnion of floodplain lakes in the same way as their contribution to the upper layers of the water column during mixing events. This specialization of zooplankton in consuming a fraction of several trophic guilds can be the result of the intrinsic variability of resources as a result of biogeochemical changes associated with the hydrology of the lake.

Key words. Zooplankton, Amazon, stable isotopes, methanogenic carbon.

INTRODUCCIÓN

El constante interés en el área de la ecología trófica ha generado cambios importantes en algunos de los referentes que se tenían acerca del funcionamiento de los ecosistemas. Este proceso se inicia con el trabajo de Lindeman (1942), quien propone el concepto de cadenas tróficas en ecosistemas acuáticos y ubica al detrito (al que llamó "ooze") como parte central del flujo de energía y se consolida con el trabajo de Azam *et al.* (1983), sobre el papel del *microbial loop* en el flujo de energía en los ecosistemas acuáticos. Posteriormente se resalta la importancia del estudio del acoplamiento ecológico entre los hábitats pelágico, bentónicos y ribereños en los lagos (Schindler & Scheuerell 2002) así como el acoplamiento entre hábitats acuáticos y terrestres (Knight *et al.* 2005) y el impacto del detritus en la dinámica de las redes tróficas y en la riqueza de especies dentro de la misma (Moore *et al.* 2004). Todos estos cambios traen como consecuencia un abordaje diferente de los estudios de ecología trófica, que en principio modificaron el esquema tradicional de flujo, fitoplancton, zooplancton y peces (Rejas *et al.* 2002).

Durante los últimos 25 años, varias investigaciones han apuntado a trazar las fuentes primarias de materiales y energía en ecosistemas acuáticos del Amazonas empleando la técnica de isótopos estables, iniciando con el trabajo de Araujo-Lima *et al.* (1986). Esta técnica se fundamenta en la diferencia isotópica existente entre los distintos compartimentos de un ecosistema. Así, a partir de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ se pueden conocer las fuentes originales de carbono en los ecosistemas acuáticos (Martinelli *et al.* 1988), tanto de fuentes C_3 como C_4 y el $\delta^{15}\text{N}$ provee información complementaria que permite definir la posición de un organismo en una red trófica (Michener & Schell 2007). Esto último es consecuencia de un proceso de enriquecimiento con ^{15}N a lo largo de una cadena alimenticia (Martinelli *et al.* 2009).

Las transformaciones isotópicas que producen variaciones en la abundancia relativa de los isótopos pesados y livianos, entre el sustrato (dieta) de la fuente y sus productos (consumidores), son llamadas fraccionamientos isotópicos. Minagawa & Wada (1984) mostraron una variación de $\delta^{15}\text{N}$ a lo largo de la cadena alimenticia, donde los

consumidores presentaron valores isotópicos mayores a los de su respectiva dieta, con un valor medio para cada transferencia de $3,4\text{‰} \pm 1,1\text{‰}$ siendo este valor equivalente al fraccionamiento trófico más frecuente en la ecología trófica, como fue demostrado posteriormente por Vander Zanden & Rasmussen (2001). Desde esta perspectiva, el uso simultáneo de isótopos estables de C y N, aporta información clave para estudios de cuantificación de flujos de energía en los ecosistemas, pues dan cuenta tanto del origen del alimento, de los procesos (fraccionamiento trófico) y del papel trófico de las distintas especies que habitan (Peterson & Fry 1987, Smyntek *et al.* 2007, Santana *et al.* 2011).

Con respecto a los trabajos desarrollados en la Amazonia, se ha encontrado que el fitoplancton (C_3) constituye la principal fuente de carbono para los peces de la Amazonia (Araujo-Lima *et al.* 1986, Forsberg *et al.* 1993, Martinelli *et al.* 1994, Mozeto *et al.* 1996, Wantzen *et al.* 2002, Oliveira *et al.* 2006). Este conocimiento representó en su momento un cambio de paradigma sobre los flujos de energía en la región, pues hasta entonces (Junk 1980, 1985) se asumía que las plantas C_4 (representadas principalmente por especies de pastos flotantes de los géneros *Paspalum* y *Echinochloa*), por ser las más abundantes en los sistemas de inundación amazónicos, eran la principal fuente de energía. Otro elemento importante que se ha evidenciado a través de los estudios con isótopos estables de carbono y nitrógeno es la participación del carbono metanogénico en el flujo de energía (Caraballo *et al.* 2011, 2012), que es una característica regular en lagos húmicos, como consecuencia de la resuspensión del metano que está en el hipolimnio con frecuencia anóxico (Engle & Melack 2000, Melack & Forsberg 2001). Esto genera un empobrecimiento en el $\delta^{13}C$ del fitoplancton (por la fijación de CO_2 producido por la oxidación del metano menos pesado) como fue propuesto por Kankaala *et al.* (2006).

Por otro lado, también se han desarrollado trabajos para establecer las principales fuentes de carbono empleadas por el zooplancton. Así, Carpenter *et al.* (2005), encontraron como fuente de energía al fitoplancton y carbono de origen terrestre; Porter (1996) y Work *et al.* (2005) establecieron que estos organismos consumían el carbono de los detritos de forma directa (carbono orgánico particulado) o indirecta a través de bacterias. Caraballo *et al.* (2011) consideran que el fitoplancton de la fracción menor de $10\ \mu m$ y el que está presente entre los tapetes de macrófitos (por cierto, muy poco estudiado) constituyen la principal fuente de carbono para el zooplancton y las larvas de peces. En general, la causa de toda esta variabilidad trófica es precisamente la enorme diversidad biológica de los organismos que integran el zooplancton lacustre.

Así, el zooplancton es consumidor de fitoplancton, pero también de diferentes grupos de protistas heterotróficos, por lo que conecta la cadena trófica microbiana con la clásica cadena trófica de las algas-zooplancton-peces (Porter 1996). En general, se considera que los copépodos son eficientes predadores de ciliados (Calbet & Saiz 2005) y que los cladóceros lo son de bacterias (Perga *et al.* 2006), pero esto varía como resultado de la variabilidad intrínseca de los recursos (p.ej. variaciones biogeoquímicas asociadas con la dinámica hidrológica del lago), que es considerado como fragmentación de nicho por Wetzel (2001). Adicionalmente, al analizar la dinámica trófica del zooplancton es necesario tener presente la variabilidad ambiental de los ecosistemas de Várzea descrita por Junk *et al.* (1989), por la que es de esperarse que la interrelación entre la estructura de la comunidad ecológica, su estabilidad y los procesos que suceden dentro del ecosistema, que constituyen la red trófica (De Ruiter *et al.* 2005), cambien también en los períodos limnológicos de aguas bajas, inundación, ascenso y descenso de aguas.

De acuerdo con Pimm *et al.* (1991), el detrito es una trofoespecie basal, en el mismo nivel de los productores primarios y en ese sentido es asumida como una trofoespecie funcional por Andramunio-Acero & Caraballo (2012) en la medida en que no tiene presa sino depredadores. La materia orgánica en descomposición o detrito, ocupa un lugar importante en los flujos de energía de los ecosistemas acuáticos, como lo han evidenciado Moore *et al.* (2004). Su dinámica y heterogeneidad, así como su omnipresencia en estos sistemas también le confiere un carácter de amplia variabilidad, en la medida en que su composición varía en términos proporcionales (de origen vegetal o animal) y bioquímicos. Adicionalmente, al estudiar los detritos como una fuente de energía en ecosistemas acuáticos, es necesario definir cuál es su posición en los modelos topológicos actuales de las cadenas tróficas.

Con base en estos planteamientos, se desarrolló este trabajo, cuyo objetivo fue establecer las principales fuentes de carbono y la posición trófica de la comunidad zooplanctónica en un lago de inundación de la Amazonia colombiana a través del uso de isótopos estables de carbono y nitrógeno, partiendo de la siguiente hipótesis: si estudios realizados en la Amazonia muestran que el fitoplancton constituye una de las principales fuentes de carbono para el zooplancton, entonces éste ocupará la posición de consumidor primario en la red trófica.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción del área de estudio

El lago estudiado se ubica en la llanura aluvial del río Amazonas cerca de la ciudad de Leticia (Figura 1). Se trata del sistema Yahuaraca ($4^{\circ} 11' y 04^{\circ} 17' S$, $69^{\circ} 58' y 69^{\circ} 96' O$), que tiene conexión con el río Amazonas por medio del canal Yahuaraca.

El río Amazonas presenta condiciones de aguas blancas tipo I con pH cercano a la neutralidad (7,6), valores altos de conductividad ($135-220 \mu S.cm^{-1}$) y baja transparencia (17 cm). Por su parte, la quebrada Yahuaraca presenta aguas negras tipo I con valores de pH (6,0-6,8) y conductividad ($20-62 \mu S.cm^{-1}$) más bajos que el río y mayor transparencia con valores de 30-70 cm (Núñez-Avellaneda & Duque 2001).

Análisis de isótopos estables

Se realizaron cuatro muestreos durante períodos contrastantes (aguas en ascenso: febrero 2010; altas: mayo 2010 y 2011 y descenso: noviembre 2010) en tres puntos de muestreo en la región limnética del sistema Yahuaraca, realizando la colecta de cinco gremios tróficos incluyendo detritos, bacterias, fitoplancton, perifiton y zooplancton.

Detritos

Para la obtención de las muestras se tuvo en cuenta la metodología propuesta por Calheiros (2003), ajustada posteriormente por Caraballo (2010). En campo se empleó una draga Eckman para la extracción de sedimento en cada punto de muestreo, colectando la fracción líquida correspondiente a la zona de interacción agua-sedimento. En el laboratorio estas muestras fueron filtradas con una malla de $100 \mu m$ para retirar restos de materia orgánica. Posteriormente el sobrenadante fue tamizado con filtros GF/F de $0,6 \mu m$ de poro previamente quemados a $450^{\circ}C$ por una hora para eliminar cualquier material que generara “ruido” en los resultados. Una vez saturado el filtro fue retirado y dispuesto en una caja de Petri para ser secado en estufa durante 12 horas a $60^{\circ}C$. Posteriormente se extrajo y almacenó en un Eppendorf para su envío al Centro de Isótopos Estáveis do Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista (UNESP - campus de Botucatu, Brasil).

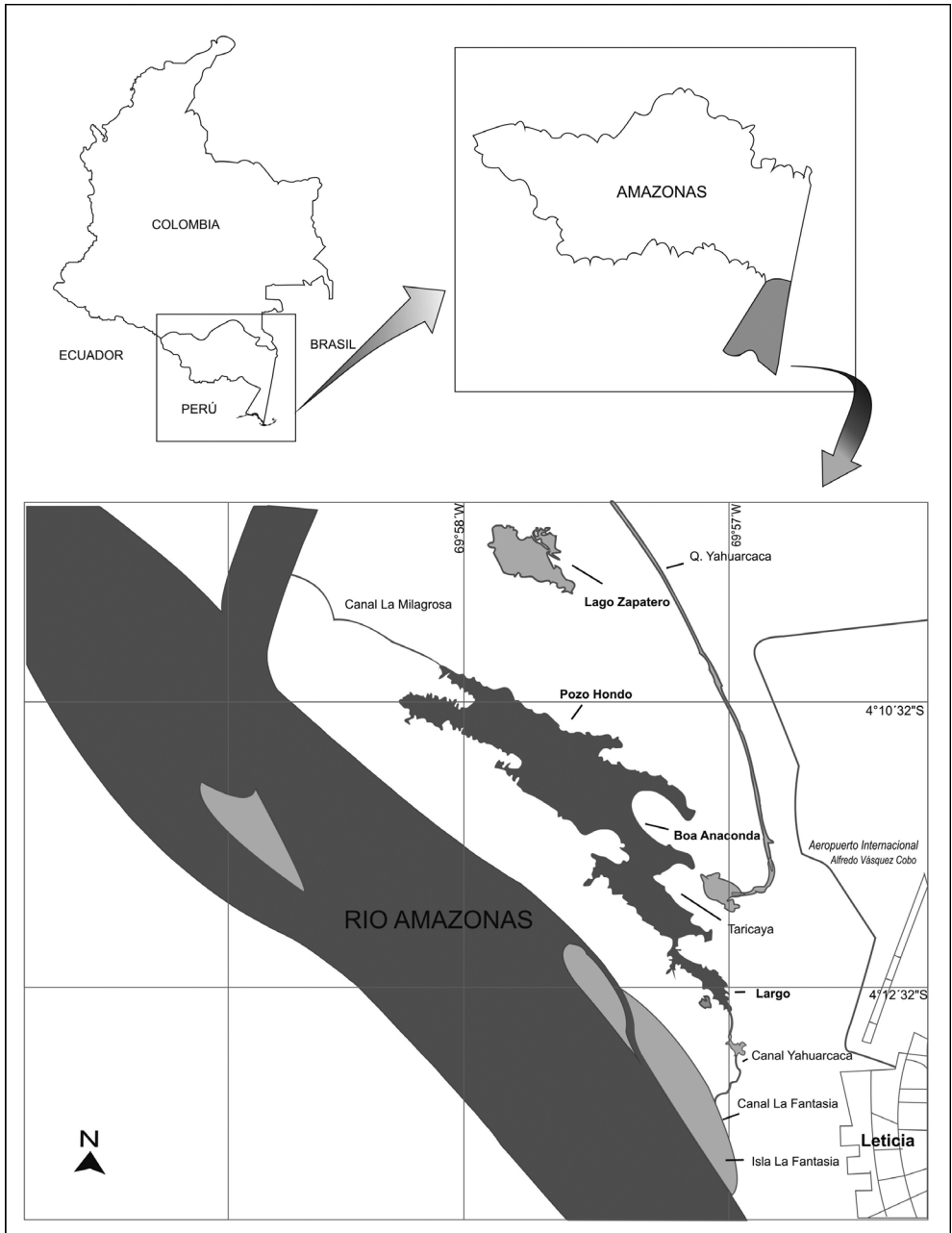


Figura 1. Ubicación del Sistema Yahuarcaca (Largo, Boa Anaconda y Pozo Hondo) Amazonas, Colombia).

Bacterioplancton

En recipientes plásticos se recolectó 1 litro de agua en la región limnética de cada punto de muestreo. En el laboratorio este volumen fue pasado a través de varios filtros GF/C de 1,2 μm para retirar sedimentos y organismos presentes. Finalmente se filtró con nucleoporo de 0,2 μm hasta obtener 990 ml, que representa básicamente COD, volumen que luego fue inoculado con 10ml de agua previamente filtrada con filtro GF/F para retirar algas y protozoarios, permitiendo sólo la presencia de bacterias (Caraballo *et al.* 2012). La muestra fue almacenada en un frasco oscuro y sellado, que se guardó en la oscuridad durante 48 horas a 30°C. Cumplido el tiempo de incubación, la muestra se pasó a través de un filtro GF/C previamente calcinado durante una hora a una temperatura de 450°C. El filtro fue retirado y mantenido en una estufa durante 12 horas a 60°C. Cumplido este período se guardó en un Eppendorf para enviarlo al laboratorio de isótopos.

Fitoplancton

En campo se realizaron arrastres horizontales con una red de 60 μm de poro, recogiendo para fitoplancton lo que pasaba a través de ella en la zona limnética de cada uno de los puntos de muestreo. En cada caso se recogía un balde de agua, del cual se tomaban dos litros, que fueron guardados en frascos transparentes de vidrio y refrigerados hasta llegar al laboratorio. En el laboratorio este volumen se pasó a través de filtros GF/C de 1,2 μm hasta que quedaron saturados, posteriormente se llevaron al horno a una temperatura de 60°C por 12 horas. Cumplido este período se guardaron los filtros en un Eppendorf para su envío al laboratorio de isótopos.

El análisis isotópico del fitoplancton por su parte, fue realizado sobre la fracción sestónica menor de 60 μm , lo que incluye otras partícu-

las que no son algas, pero que representa con 95% de confianza, la proporción isotópica del fitoplancton (Forsberg *et al.* 1993), sin desconocer la propuesta de Hamilton *et al.* (2005) para obtener muestras puras de algas.

Perifiton

En la región limnética de Yahuaraca se dispusieron soportes de ganchos o colgadores, instalados a nivel sub-superficial en donde se ubicaron sustratos artificiales (láminas de acetato para impresión de 11,5 x 14,5 cm) para la obtención de las muestras del perifiton. Cada veinticuatro horas y durante un período de tres días se colectaron tres sustratos en cada uno de los puntos de muestreo para la obtención de muestras para el análisis. Los sustratos fueron conservados en frío hasta su traslado al laboratorio. En el laboratorio los sustratos fueron lavados con agua destilada hasta obtener un volumen de 100 a 150 ml. Este volumen fue filtrado usando filtros de fibra de vidrio GF/F pre-quemados a 450°C durante una hora. Al finalizar la filtración fueron llevados al horno a 60°C durante 72 horas en cajas de Petri. Los filtros fueron guardados en tubos Eppendorf para el análisis de isótopos.

Zooplancton

Se hicieron arrastres horizontales con una red de 60 μm de poro en la región limnética de los dos lagos, la muestra obtenida se vertió en un frasco de vidrio de 1 litro y se le adicionó agua destilada dejando transcurrir de 2 a 4 horas, de manera que los organismos limpiaron el sistema digestivo, evitando interferencias entre el material consumido y el realmente asimilado (Caraballo 2010). La muestra contenida en el frasco de vidrio se filtró con filtros GF/C previamente quemados durante una hora a una temperatura de 450°C. Al saturarse el filtro se colocó en una caja de Petri sin tapa durante 12 horas en un horno a 60°C. Transcurrido el tiempo los filtros se guardaron en tubos Eppendorff y fueron enviados al laboratorio

de isótopos. Para el procesamiento de todas las muestras en el laboratorio de isótopos se utilizó aproximadamente 0,35-0,5 mg de estas para análisis de las proporciones isotópicas $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ y $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$. Las muestras fueron pesadas en cápsulas de estaño e introducidas por medio de un cargador automático en el analizador elemental (EA 1108 - CHN - Fisons Instruments, Rodano, Italia) donde, en presencia de oxígeno (O_2) y óxido de cobre (CuO), se quemaron cuantitativamente para la obtención de CO_2 y NO_2 . Este último se redujo a N_2 en la presencia de cobre. Los gases formados se separaron en columna cromatográfica gaseosa y se analizaron en espectrómetro de masas de proporciones isotópicas (Delta S - Finnigan MAT, Bremen, Alemania).

Los valores de las proporciones isotópicas son expresados en partes por mil (‰) relativos a los estándares internacionales PeeDee Belemnite (PDB) para el ^{13}C y nitrógeno atmosférico para el ^{15}N , de acuerdo con la siguiente ecuación general:

$$\delta\text{‰} \left(\begin{matrix} \text{muestra, estándar} \\ \text{estándar} \end{matrix} \right) = \left[\left(\frac{R_{\text{muestra}}}{R_{\text{estándar}}} - 1 \right) \right] \times 1000$$

Donde R representa la proporción entre el isótopo menos abundante y el más abundante, en particular $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ y $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$. Cada muestra se analizó dos veces para la obtención de los valores medios. Las mediciones se repitieron cuando la desviación estándar fue mayor de 0,2‰ para $\delta^{13}\text{C}$ y 0,4‰ para $\delta^{15}\text{N}$.

Análisis de datos

Para hallar el valor de fraccionamiento isotópico del ^{13}C se tuvo en cuenta la relación determinada por Michener & Schell (2007):

$$\Delta = \delta^{13}\text{C}_{\text{zooplancton}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{fitoplancton}}$$

Y para determinar la posible posición trófica del zooplancton se utilizó el fraccionamiento ^{15}N propuesto por Rasmussen (2001) de 3,4

‰ por nivel trófico. Por lo tanto:

$$\text{TL} = \left(\delta^{15}\text{N}_{\text{zooplancton}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{fitoplancton}} \right) / \Delta + 1$$

donde: $\delta^{15}\text{N}_{\text{zooplancton}}$ = valor isotópico del nitrógeno del zooplancton, $\delta^{15}\text{N}_{\text{fitoplancton}}$ = valor isotópico del nitrógeno del productor primario, Δ = fraccionamiento de 3,4 ‰ y (Vander Zanden & Rasmussen 2001) y 1 = un nivel trófico superior al productor primario.

Adicionalmente se empleó un análisis no paramétrico, usando el programa *Statistica* 7, debido a que los datos no cumplen con la normalidad. En ese sentido, se usó el test de Kruskal-Wallis para probar la significancia de las diferencias en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre períodos hidrológicos. También se empleó la prueba posterior de Kolmogorv-Smirnov. El nivel de significancia empleado para los test fue de $p < 0,05$.

La variabilidad de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ se presenta como la media por período, más o menos la desviación estándar, los valores máximos y mínimos y la amplitud, definida como la diferencia entre los valores máximos y mínimos. También se realizó la representación de los datos del estudio isotópico de carbono y nitrógeno a través de un diagrama de cajas y de un plano cartesiano en el cual cada uno de los ejes representa la abundancia de un isótopo.

RESULTADOS

Entre los meses de mayo de 2010 y mayo de 2011 se recolectaron 119 muestras para los gremios estudiados: 19 muestras de detritos, 17 de bacterioplancton, 32 de perifíton, 30 de fitoplancton y 21 de zooplancton. Se encontraron diferencias significativas entre períodos hidrológicos para todos los gremios según el test ANOVA de Kruskal-Wallis ($p < 0,05$).

Para este estudio, los valores medios y la desviación estándar de $\delta^{13}\text{C}$ para los detritos fueron $-31,81\text{‰} \pm 1,19$ y de $5,62\text{‰} \pm 4,95$ para el $\delta^{15}\text{N}$. El bacterioplancton presentó

valores de $-28,65\% \pm 2,25$ para $\delta^{13}\text{C}$ y de $2,83\% \pm 4,64$ para $\delta^{15}\text{N}$. En el fitoplancton se observaron valores de $-31,86\% \pm 2,13$ para $\delta^{13}\text{C}$ y $9,75\% \pm 3,49$ para $\delta^{15}\text{N}$. El perifiton mostró un valor de $-32,50\% \pm 1,82$ para $\delta^{13}\text{C}$ y para el $\delta^{15}\text{N}$ una media de $1,89\% \pm 1,68$. Por último, el zooplancton, eje central de esta investigación, presentó para el $\delta^{13}\text{C}$ un valor de $-35,66\% \pm 3,66$ y de $7,0\% \pm 1,79$ para el $\delta^{15}\text{N}$ (Tabla 1).

Para detritos los valores de $\delta^{13}\text{C}$ mostraron diferencias significativas entre períodos (ANOVA Kruskal-Wallis $H_{3,19} = 8,04$; $p = 0,045$), así como una fuerte variación en el $\delta^{15}\text{N}$ (ANOVA Kruskal-Wallis $H_{2,15} = 8,26$; $p = 0,016$) entre los períodos de aguas altas 2010 y ascenso y

altas 2010 con altas 2011 (Figura 2).

El bacterioplancton presentó una fuerte relación con los productores primarios tipo C_3 , con un $\delta^{13}\text{C}$ de $-28,65\%$ y un bajo valor de $\delta^{15}\text{N}$ que en promedio fue $2,83\%$. El test Kolmogorov-Smirnov estableció diferencias entre el período de aguas altas 2010 y bajas para los valores de $\delta^{13}\text{C}$ ($p < 0,01$; Figura 3). Con relación al $\delta^{13}\text{C}$ de las bacterias, se calculó que hay una participación aproximada de $54,30\%$ (aguas altas 2010), $72,53\%$ (aguas bajas) y $74,15\%$ (aguas en ascenso) para plantas C_3 y de $45,70\%$ (aguas altas 2010), $27,47\%$ (aguas bajas) y $25,85\%$ (aguas en ascenso) para C_4 , tomando como referencia los datos de fitoplancton según la propuesta de Martinelli *et al.* (1988).

Tabla 1. Valores promedio y de desviación estándar para cada uno de los períodos hidrológicos y gremios trabajados.

Gremio		Aguas altas 2010	Aguas altas 2011	Aguas bajas	Aguas ascenso
Detritus	$\delta^{13}\text{C}$	$-32,92 \pm 0,78$	$-31,1 \pm 0,46$	$-31,68 \pm 1,50$	$-33,17 \pm 0,95$
	$\delta^{15}\text{N}$	$0,27 \pm 3,59$	$7,34 \pm 0,72$	$10,15 \pm 4,61$	*
Bacterias	$\delta^{13}\text{C}$	$-25,17 \pm 0,65$	*	$-27,51 \pm 1,24$	$-28,43 \pm 0,85$
	$\delta^{15}\text{N}$	$2,83 \pm 0,88$	*	*	$6,96 \pm 0,70$
Perifiton	$\delta^{13}\text{C}$	-	$-31,36 \pm 0,56$	$-31,96 \pm 0,42$	-
	$\delta^{15}\text{N}$	-	$0,56 \pm 2,68$	$0,42 \pm 1,20$	-
Fitoplancton	$\delta^{13}\text{C}$	$-34,78 \pm 1,56$	$-30,43 \pm 0,40$	$-33,08 \pm 1,81$	$-30,83 \pm 1,18$
	$\delta^{15}\text{N}$	$6,60 \pm 0,87$	$13,56 \pm 2,01$	$9,831^{**}$	$7,42 \pm 1,21$
Zooplancton	$\delta^{13}\text{C}$	$-39,16 \pm 1,05$	$-33,50 \pm 2,43$	$-35,52 \pm 1,69$	$-39,30 \pm 2,32$
	$\delta^{15}\text{N}$	$5,79 \pm 0,53$	$9,86 \pm 0,23$	$5,77 \pm 1,11$	$6,81 \pm 0,98$

(* No se pudo obtener una señal isotópica debido a que la cantidad de muestra no fue suficiente; ** Único valor obtenido para este ítem; - el estudio solo abarcó el período de aguas altas y bajas).

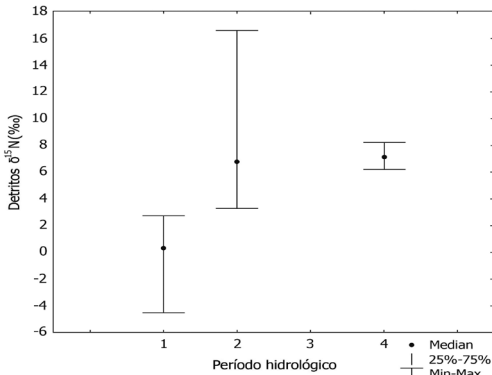


Figura 2. Valores medios de $\delta^{15}\text{N}$ y desviación estándar para detritos en los períodos hidrológicos (1) aguas altas 2010, (2) aguas bajas y (4) aguas altas 2011.

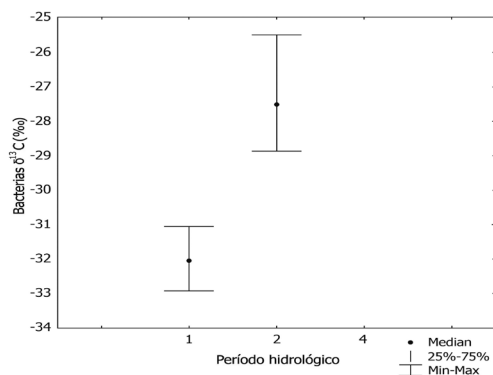


Figura 3. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ para bacterias en los períodos hidrológicos (1) aguas altas 2010 y (2) aguas bajas.

El fitoplancton presentó valores típicos de plantas C_3 , con media de $-31,86\%$ para el $\delta^{13}C$ y diferencias significativas entre todos los períodos (ANOVA Kruskal-Wallis $H_{3,26} = 15,87$; $p = 0,0012$). Los valores de $\delta^{15}N$ fueron altos (media de $9,75\%$) advirtiéndose también diferencias entre los momentos de muestreo (ANOVA Kruskal-Wallis $H_{3,21} = 156,51$; $p = 0,0009$) de aguas altas 2011 con altas 2010 y ascenso (Kolmogorov-Smirnov $p < 0,005$; Figura 4). Estos elevados valores de $\delta^{15}N$ podrían estar asociados a la interferencia del carbono orgánico particulado (COP $< 1,2$) cuyo valor medio para el estudio fue $10,78\%$.

Otra de las fuentes de carbono relevantes en las redes tróficas es el perifiton el cual observó una media de $32,50\% \pm 1,82$ para $\delta^{13}C$ y para el $\delta^{15}N$ una media de $1,89\% \pm 1,68$. Así, tanto en los valores de $\delta^{13}C$ como de $\delta^{15}N$ se probaron diferencias significativas entre el período de aguas altas 2010 y aguas bajas (ANOVA Kruskal-Wallis $H_{1,24} = 12,40$; $p = 0,0004$; ANOVA Kruskal-Wallis $H_{1,24} = 5,60$; $p = 0,0179$; Figura 5). Estas diferencias están relacionadas con el proceso de sucesión bacterias - algas - protozoos que se evaluó en un estudio paralelo a este (Andramunio-Acero 2013).

Ahora, con respecto al zooplancton, el $\delta^{13}C$ presentó un valor medio de $-35,66 \pm 3,66$ y diferencias entre los períodos (ANOVA Kruskal-Wallis $H_{3,21} = 8,19$; $p = 0,0421$) aguas altas 2010 y bajas y altas 2010 con altas 2011. Así mismo, los valores de $\delta^{15}N$, con media de $7,0 \pm 1,79$, fueron heterogéneos entre los muestreos (ANOVA Kruskal-Wallis $H_{3,16} = 9,44$; $p = 0,0239$) de aguas en ascenso y altas 2011 (Figura 6).

Se observó una relación trófica pobre entre el zooplancton ($-35,66\% \pm 3,66$) y sus fuentes potenciales como fitoplancton ($-31,86\% \pm 2,13$), perifiton ($-32,50\% \pm 1,82$) y detritos ($-31,81\% \pm 1,19$). Por otra parte, si bien los valores de $\delta^{15}N$ del zooplancton ($7,0\% \pm$

$1,79$) complementan la apreciación sobre el fitoplancton ($9,75\% \pm 3,49$), sí sugieren el consumo de una fracción altamente negativa del perifiton ($1,89\% \pm 1,68$) y el detrito (Figura 7).

DISCUSIÓN

Los valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ obtenidos para el detrito durante este estudio reflejan amplia variabilidad en su composición, principalmente en términos del $\delta^{15}N$, que presenta valores de 8% (correspondiente a consumidores secundarios) hasta $-4,5\%$ que es una marca isotópica asociada con plantas terrestres, que utilizan nitrógeno atmosférico (Martinelli *et al.* 2009). Sin embargo, a pesar de su amplia variación isotópica, no se evidencia una relación trófica significativa con el zooplancton en ninguno de los períodos estudiados, si bien rutas alternas, a través de los protozoos no fueron evaluadas en este estudio.

De acuerdo con Azam *et al.* (1983), el *microbial loop* es el consumo, por parte de las bacterias, del COD producido por las algas, seguido de un consumo de esas bacterias por parte de los protozoos, que permite la transferencia de energía para los niveles tróficos superiores y por lo tanto el control (junto con la producción primaria) de la productividad de los ecosistemas acuáticos (Caraballo 2009). Estas bacterias heterotróficas son consumidas directamente por protozoos y zooplancton, cambiando la idea de una cadena trófica lineal, en la medida en que el *microbial loop* podía transferir una gran cantidad de energía (10-50% del carbono de la fotosíntesis) a través de la vía alternativa: COD - bacteria - protozoos.

Las bacterias presentaron una fuerte relación con los productores primarios tipo C_3 , con un $\delta^{13}C$ de $-27,04\% \pm 1,57$ ($n = 17$), que representa una participación mínima del carbono de origen C_4 (28,64%). Esta situación es diferente a la encontrada en la Amazonia central brasileña por Waichman (1996) y Caraballo (2012),

donde fueron detectados para las bacterias heterotróficas valores entre -14 y -16‰ y un aporte mínimo de 75% del carbono C₄ a la biomasa bacteriana. Los valores de δ¹³C y δ¹⁵N

para las bacterias heterotróficas se muestran levemente asociados con los valores del zooplancton y peces, lo cual permite señalar una participación relevante del *microbial loop* en

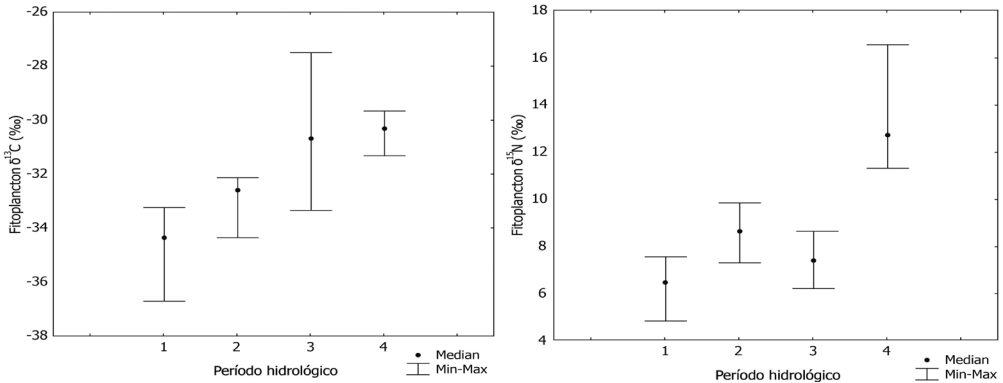


Figura 4. Valores de δ¹³C y δ¹⁵N para fitoplancton en los períodos hidrológicos (1) aguas altas 2010, (2) aguas bajas, (3) aguas ascenso y (4) aguas altas 2011.

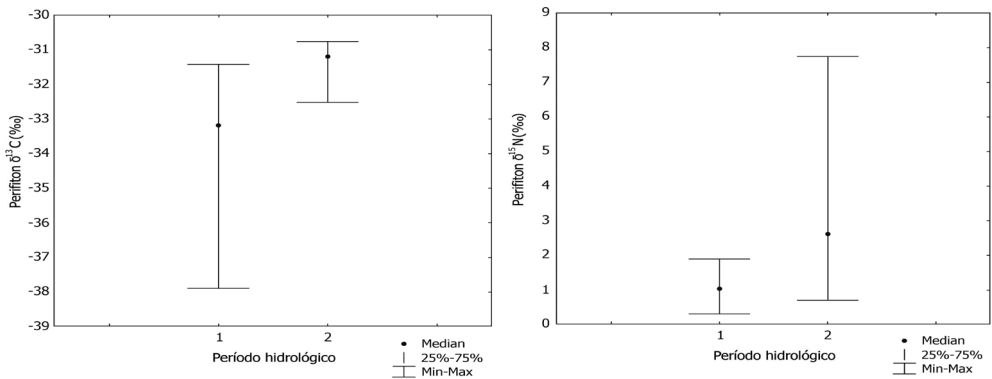


Figura 5. Valores de δ¹³C y δ¹⁵N para perifiton en los dos períodos hidrológico muestreados (1) aguas altas 2010, (2) aguas bajas.

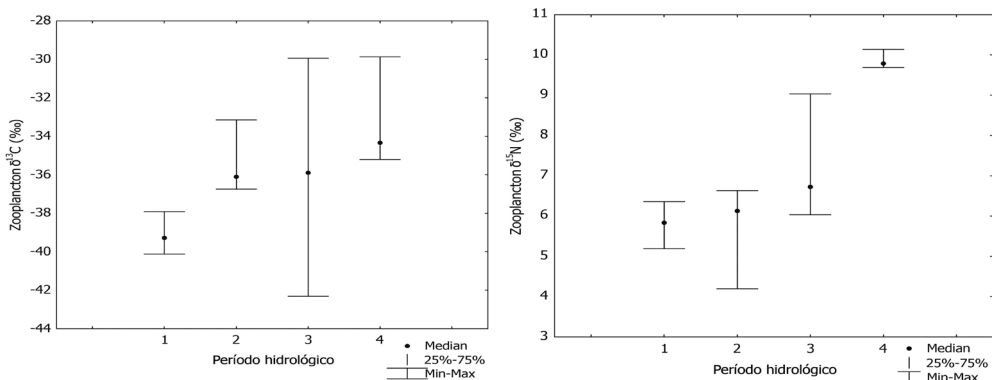


Figura 6. Valores de δ¹³C y δ¹⁵N para zooplancton en los períodos hidrológicos (1) aguas altas 2010, (2) aguas bajas, (3) aguas ascenso y (4) aguas altas 2011.

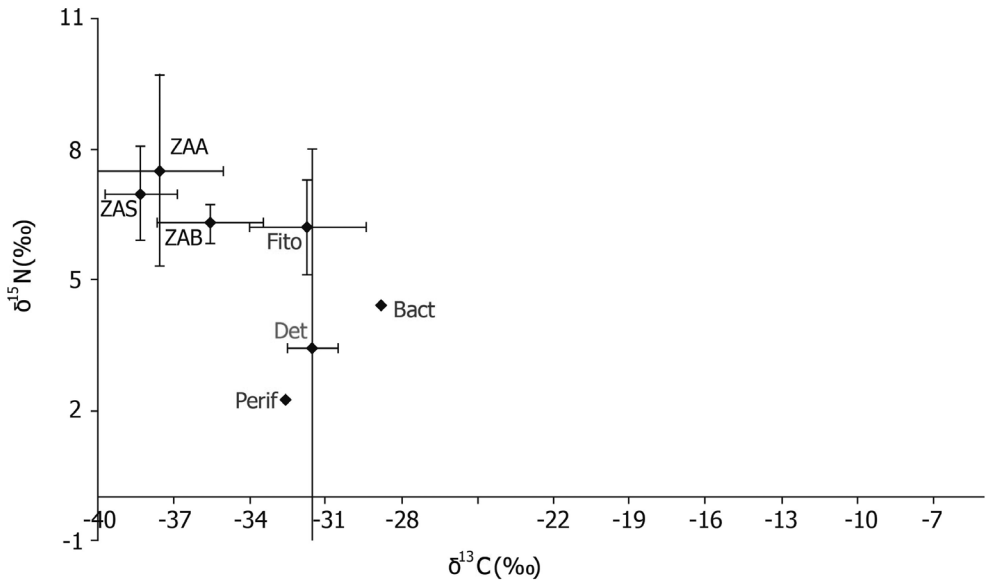


Figura 7. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los gremios tróficos analizados durante tres períodos hidrológicos en el sistema Yahuaraca. ZAA (zooplancton en aguas altas); ZAB (en aguas bajas); ZAS (en aguas en ascenso); Det (detritos); Fito (fitoplancton); Perif (Perifiton) y Bact (bacterias heterotróficas).

el flujo de carbono de este sistema acuático. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ muestran una relación trófica pobre entre fitoplancton ($-32,53\text{‰} \pm 1,97$) y sus consumidores directos del zooplancton ($-37,99\text{‰} \pm 2,14$), siendo esta observación complementada por los valores de $\delta^{15}\text{N}$ del zooplancton ($6,12\text{‰} \pm 0,59$) y del fitoplancton ($7,38\text{‰} \pm 1,1$) que no evidencian una relación de fraccionamiento trófico. El $\delta^{15}\text{N}$ del fitoplancton no presentó variación significativa en los períodos limnológicos, pero si el $\delta^{13}\text{C}$, que fue más negativo en aguas altas ($-34,69\text{‰} \pm 1,37$) que en las aguas bajas ($-30,83\text{‰} \pm 2,01$). A pesar de tener en cuenta la interferencia del carbono orgánico particulado en el análisis isotópico de la muestra (Hamilton *et al.* 2005) que genera altos valores de $\delta^{15}\text{N}$, este procedimiento (fitoplancton+POC) es regular en estudios de este tipo realizados en la Amazonia central (Araujo-Lima *et al.* 1986, Forsberg *et al.* 1993) sin embargo siempre hubo relación trófica evidente entre estos dos grupos (Ca-

raballo *et al.* 2011).

Los resultados encontrados indican una relación trófica débil entre el zooplancton y los productores primarios fitoplanctónicos. Los bajos valores de $\delta^{13}\text{C}$ encontrados en el zooplancton ($-42,32\text{‰}$) pueden estar asociados al consumo de una fracción de carbono metanogénico, que es bastante negativo, evento registrado también por Calheiros (2003) y que ha sido ampliamente demostrado en el hipolimnio de lagos de inundación, de la misma forma que su aporte a las capas superiores de la columna de agua durante eventos de mezcla (Caraballo 2010). Esta especialización del zooplancton en consumir una fracción de varios gremios tróficos puede ser el resultado de la variabilidad intrínseca de los recursos, como resultado de las variaciones biogeoquímicas asociadas con la hidrología de los lagos.

CONCLUSIÓN

En general se encontró que el zooplancton

del sistema Yahuarcaca presenta un nicho isotópico (el espacio definido por los ejes de ^{13}C y ^{15}N) reducido, en la medida en que las amplitudes isotópicas para los dos isótopos estudiados son bajas: -35,54 y -38,3‰ para el ^{13}C y entre los 6,0 y 7,53‰ para el ^{15}N . Así, considerando que los valores de $\delta^{13}\text{C}$ para el zooplankton en todos los períodos son más empobrecidos que el fitoplancton, concluimos que la principal fuente de alimentación del zooplankton en el sistema Yahuarcaca se basa en el consumo de una fracción altamente negativa del componente microbiano del perifiton y del detrito, que representa una opción diferente a las encontradas por otros investigadores en el Amazonas.

AGRADECIMIENTOS

A COLCIENCIAS, a la Universidad Nacional de Colombia, sede Amazonia y a la Universidad de Sucre por financiar el proyecto “Estructura trófica del sistema lagunar Yahuarcaca en la Amazonia colombiana” y al Programa Bicentenario-Amazonia por apoyar el desarrollo de “Valoración integral del flujo histórico y actual de carbono en el sistema de inundación Yahuarcaca (Amazonia colombiana): su importancia en el cambio climático global”. A Gabriel Aricari, Claudio Fernández, Dora Martín, Ana Milena Manjarrés-Hernández, Edgar Prieto y Claudia Andramunio por su apoyo en campo y a Diana Marciales por la elaboración del mapa.

LITERATURA CITADA

ANDRAMUNIO-ACERO, C. 2013. Dinámica sucesional y ecología trófica de la comunidad perifítica en dos ambientes del sistema lagunar de Yahuarcaca (Amazonas, Colombia). Tesis de grado. Universidad Nacional de Colombia-sede Amazonía. Leticia, Amazonas. 87 p.

ANDRAMUNIO-ACERO, C & P. CARABALLO. 2012. Análisis de las relaciones tróficas en un lago

de inundación de la Amazonia colombiana. Revista Colombiana de Ciencia Animal 4(1):102-120.

ARAUJO-LIMA, C.A., B.R. FORSBERG, R. VICTORIA & L.A. MARTINELLI. 1986. Energy sources for detritivorous fishes in the Amazon. Science 234: 1256-1258.

AZAM, F., T. FENCHEL, J.G. FIELD, J. GRAY, L.A. MEYER-REIL & F. THINGSTAD. 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. Marine ecology progress series. Oldendorf. 10 (3): 257-263.

CALBET, A. & E. SAIZ. 2005. The ciliate-copepod link in marine ecosystems. Aquatic Microbial Ecology 38: 157-167.

CALHEIROS, D. 2003. Influência do pulso de inundação na composição isotópica ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$) das fontes primárias de energia na planície de inundação do rio Paraguai (Pantanal – MS). Tese de Doutorado. USP - Centro de Energia Nuclear na Agricultura.

CARABALLO, P. 2009. Uso de isótopos estables de carbono y nitrógeno para estudios de ecología acuática. Boletín científico CIOH 27: 176-187.

CARABALLO, P. 2010. O papel do microbial loop na dinâmica trófica de um lago de varzea na Amazônia Central. Tese de Doutorado, Curso de Ecologia. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA. 232p.

CARABALLO, P., A. SÁNCHEZ-CARABALLO, B. FORSBERG & R. LEITE. 2011. Crescimento populacional e análise isotópica de *Diaphanosoma spinolosum* e *Ceriodaphnia cornuta* (Crustacea: Cladocera), alimentadas com diferentes frações de seston natural. Acta Scientiarum. Biological Sciences. Maringá 33(1): 11-19

CARABALLO, P., B. FORSBERG & R. LEITE. 2012. Papel trófico del microbial loop en un lago de inundación de la Amazonia Central. Acta Biológica Colombiana 17: 103-116

CARPENTER, S.R., M. PACE, J. COLE, M. VAN DE BOGERT, D. BADE, D. BASTVIKEN, R. GILLE, J. HODGSON, J. KITCHELL, & E.S. KRITZBERG. 2005. Ecosystems subsidies: terrestrial

- support of aquatic food webs from $\delta^{13}\text{C}$ addition to contrasting lakes. *Ecology* 86: 2737-2750
- DE RUITER, P., V. WOLTERS, J. MOORE & K. WINEMILLER. 2005. Food Web Ecology: Playing Jenga and Beyond. *Science* 309: 68-70.
- ENGLÉ, D & J. MELACK. 2000. Methane emissions from an Amazon floodplain lake: Enhanced release during episodic mixing and during falling water. *Biogeochemistry* 51:71-90.
- FORSBERG, B.R., C. ARAUJO-LIMA, L. MARTINELLI, R. VICTORIA & J. BONASSI. 1993. Autotrophic Carbon Sources for Fish of the Central Amazon. *Ecology* 74(3): 643-652
- HAMILTON, S.K., S. SIPPEL, & S. BUNN. 2005. Separation of algae from detritus for stable isotope or ecological stoichiometry studies using density fractionation in colloidal silica. *Limnology and Oceanography: Methods* 3: 149-157.
- JUNK, W.J. 1980. Áreas inundáveis - um desafio para limnologia. *Acta Amazonica* 104: 775-795.
- JUNK, W. J. 1985. The Amazon floodplain - a sink or source for organic carbon? *Mitt. Geol. Paläont. Inst. Univ. Hamburg*.
- JUNK, W., P. BAYLE & R. SPARKS. 1989. The flood pulse concept in river - floodplains systems. En: Dodge DP, editor. *Proceedings of the international large river symposium*. Canadian Special Publication Fisheries and Aquatic Sciences 106: 110-127.
- KNIGHT T., M. MCCOY, J. CHASE, K. MCCOY, & R. HOLT. 2005. Trophic cascades across ecosystems. *Nature*. Vol. 437: 880-883
- KANKAALA, P., S. TAIPALE, J. GREY, E. SONNINEN, L. ARVOLA & R. JONES. 2006. Experimental ^{13}C evidence for a contribution of methane to pelagic food webs in lakes. *Limnology and Oceanography* 51(6): 2281-2827.
- LEITE, R., C. ARAUJO-LIMA, R. VICTORIA & L. MARTINELLI. 2002. Stable isotope analysis of energy sources for larvae of eight fish species from the Amazon floodplain. *Ecology of Freshwater Fish*: 11: 56-63.
- LINDEMAN, R.J. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23: 399-418
- MARTINELLI, L., R. VICTORIA, E. MATSUI, B. FORSBERG, & A. MOZETO. 1988. Utilização das variações naturais de $\delta^{13}\text{C}$ no estudo de cadeias alimentares em ambientes aquáticos: princípios e perspectivas. *Acta Limnologica Brasileira* 11: 859-882
- MARTINELLI L., R. VICTORIA, B. FORSBERG, & J. RICHEY. 1994. Isotopic composition of majors carbon reservoirs in the Amazon floodplain. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences*, New Delhi 20: 31-46.
- MARTINELLI, L., J. OMETTO, E. FERRAZ, R. VICTORIA, P. CAMARGO & M. MOREIRA. 2009. Desvendando questões ambientais com isotopos estáveis. *Oficina de Textos*. São Paulo. 144 p.
- MELACK, J. & B. FORSBERG. 2001. *Biogeochemistry of Amazon floodplain lakes*, pp. 235-276. En: M.E, McClain, R. Victoria & J. Richey (eds.). *The Biogeochemistry of the Amazon Basin and its Role in a Changing World*, New York, Oxford University Press.
- MICHENER, R. & D. SCHELL. 2007. Stable isotope ratios as tracers in marine aquatic food webs. En: H. Lajtha & R.H. Michener (eds.). *Stable isotopes in ecology and environmental science*. Second edition, Oxford: Blackwell Scientific. cap.7, p. 138-157.
- MINAGAWA, M. & E. WADA. 1984. Stepwise enrichments of $\delta^{15}\text{N}$ along food chains; further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochem Cosmochim Acta* 48: 135-140.
- MOORE, J., E. BERLOW, D. COLEMAN, P. DE RUITER, Q. HASTINGS, N. COLLINS, K. MCCANN, K. MELVILLE, J. MORIN, K. NADELHOFFER, A. ROSEMOND, D. POST, J. SABO, K. SCOW, M. VANNI, & D. WALL. 2004. Review: Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters* 7: 584-600.
- MOZETO, A., G. UMBUZEIRO & W. JARDIM.

2006. Métodos de Coleta, Análises Físico-Químicas e Ensaio Biológicos e Ecotoxicológicos de Sedimentos de Água Doce. 1st ed., Cubo: São Carlos.
- NÚÑEZ-AVELLANEDA, M. & S.R. DUQUE. 2001. Fitoplancton en algunos ríos y lagos de la Amazonia Colombiana. En: C. Franky & C. Zárate (eds.). Imani Mundo: Estudios en la Amazonia colombiana. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D.C. 305-335 pp.
- OLIVEIRA, A.C., M. SOARES, L. MARTINELLI & M. MOREIRA. 2006. Carbon sources of fish in an Amazonian floodplain lake. *Aquatic Science* 68: 229-238.
- PERGA, M.E., M. KAINZ, B. MATTHEWS & A. MAZUMDER. 2006. Carbon pathways to zooplankton: insights from the combined use of stable isotope and fatty acid biomarker. *Freshwater Biology* 51: 2041-2051
- PETERSON, B.J. & B. FRY. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 18: 293-320.
- PIMM, S.L., J. LAWTON & J. COHEN. 1991. Food web patterns and their consequences. *Nature* 350: 669-674.
- PORTER, K. 1996. Integrating the microbiol loop and the classic grazer food chain into a realistic planktonic food web. In: Polis G, Winemiller KO (eds.). *Food webs: integration of patterns and dynamics*. Chapman and Hall.
- REJAS, D., K. MUYLEAERT & L. DE MESTER. 2002. Primeros datos sobre la comunidad microbiana en una laguna de Várzea en la Amazonia boliviana (Laguna Bufeos, Cochabamba). *Ecología en Bolivia* 37(2): 51-53.
- SANTANA, A., E. BENEDITO, C. DUCATTI & F. LANSAC-TÔHA. 2011. Isotopic fractionation and trophic position of zooplankton species in the Upper Paraná River floodplain. *Brazilian Journal of Biology* 71: 71-76
- SCHINDLER, D. & M. SCHEUERELL. 2002. Habitat coupling in lake ecosystems. *Oikos* 98: 177-189.
- STABELL, T. 1996. Ciliates bacterivory in epilimnetic waters. *Aquatic Microbial Ecology* 10: 265-272
- SMYNTEK, P., M. TEECE, K. SCHULZ & S. THACKERAY. 2007. A standard protocol for stable isotope analysis of zooplankton in aquatic food web research using mass balance correction models. *Limnology and oceanography methods* 52(5): 2135-2146
- VAN DER ZANDEN, M.J. & J. RASMUSSEN. 2001. Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: Implications for aquatic food webs studies. *Limnology and Oceanography* 46(8): 2061-2066
- WAICHMAN, A.V. 1996. Autotrophic carbon sources for heterotrophic bacterioplankton in a floodplain lake. *Hydrobiologia* 341: 27-36.
- WANTZEN, K.M., F. MACHADO, M. VOSS, H. BORISS & W. JUNK. 2002. Flood pulse-induced isotopic changes in fish of the Pantanal wetland, Brazil. *Aquatic Sciences* 64: 239-251.
- WETZEL, R.G. 2001. *Limnology, lake and rivers ecosystems*. Third edition. Academic Press.
- WORK, K., K. HAVENS, B. SHARFSTEIN & T. EAST. 2005. How important is a bacterial carbon to planktonic grazers in a turbid subtropical lake? *Journal of Plankton Research* 27 (4): 357-372.

Recibido: 26/07/2013