
Bacterioplancton de tres humedales altoandinos de la cordillera Oriental de Colombia

Bacterial plankton from three high Andean wetlands in Eastern Colombia

Luz A. Meneses-Ortegón y Yimy Herrera-Martínez

Resumen

Las bacterias planctónicas son organismos encargados del reciclaje de la energía ya que participan en los ciclos biogeoquímicos del carbono, nitrógeno y fósforo a través de los procesos de mineralización y transformación química de compuestos inorgánicos a orgánicos, dejándolos disponibles para ser utilizados por los niveles tróficos superiores. A pesar de su importancia es poco lo que se conoce de su estructuración en los ecosistemas tropicales altoandinos. Por esta razón, el objetivo de este trabajo fue caracterizar la biomasa, abundancia y morfología bacterioplanctónica en humedales altoandinos de la cordillera Oriental de Colombia, para lo cual se tomaron muestras triplicadas en tres zonas, superficie, fondo y litoral, en las lagunas Cristalina, Negra y Verde del departamento Boyacá. Se encontró que la abundancia y biomasa bacteriana son relativamente bajas y se encuentran dentro del intervalo para lagos oligotróficos y las formas bacilares son las más comunes en estos ecosistemas. Se encontraron variaciones en la abundancia en relación con la época del año, siendo más alta en época seca.

Palabras clave. Andes. Lagunas. Formas bacilares. Niveles tróficos.

Abstract

Planktonic bacteria are involved in the process of recycling energy and take part in the bio-geochemical cycles of carbon, nitrogen and phosphorus by the processes of mineralization and transformation from inorganic compounds to organic matter. Thus these compounds are available in higher trophic levels. Although we know the importance of these bacteria, the knowledge is still low about the processes particularly how are organized in the Andes tropical ecosystems. The aim of this study was to carry out the characterization of planktonic bacteria: biomass, abundance and morphology in the Andean wetlands of the Eastern Cordillera. Triplicate samples were taken from surface, deep and littoral water from three lakes (La Cristalina, Laguna Negra, and Laguna Verde) in Boyacá. We found low abundance and biomass but these are within the range for oligotrophic lakes. The bacillary forms were most common in these ecosystems. Variations in abundance were found in relation to the season, being higher during the dry season.

Key words. Andes. Lakes. Bacillary forms. Trophic levels.

Introducción

La cadena trófica tradicional es una interacción directa entre depredadores y presas, donde un depredador tope puede afectar positivamente a las especies basales ya que controla los depredadores de estas (Carpenter *et al.* 1985). En las cadenas tróficas se presenta flujo de energía a través de los organismos, y cada eslabón se denomina nivel trófico, refiriéndose al tipo de alimento que consumen los organismos (Wetzel 1983). Una parte de la energía se creía perdida de un nivel trófico a otro, y, debido a los conceptos de cadena trófica detritívora y “bucle microbiano”, se descubrió que es reciclada y reincorporada al ciclo de materia y energía (Azam *et al.* 1983, Brönmark y Hansson 2005, Pomeroy y Darwin 2007).

Las bacterias plantónicas juegan un papel importante en la red alimenticia ya que cumplen tres funciones: procesamiento y descomposición de la materia orgánica proveniente del fitoplancton, zooplancton y las excretas de peces en forma de carbono orgánico disuelto (COD); remineralización de nutrientes y, en tercer lugar, como alimento para niveles tróficos superiores como protozoos y microzooplancton (ciliados y flagelados) (Pomeroy 1974, Azam *et al.* 1983, Cole 1999, Muylaert *et al.* 2002, Fenchel 2008). Esto hace que sean las responsables del control y equilibrio de los ecosistemas, ya que permiten que la energía se reincorpore a la cadena trófica tradicional (Azam *et al.* 1983, Brönmark y Hansson 2005).

El crecimiento y desarrollo de los microorganismos en los sistemas acuáticos depende de procesos bióticos, condiciones ambientales y la disponibilidad de nutrientes. Estas variaciones son evidentes a escalas temporales (estacionales, interanuales) y espaciales (dentro y entre lagos) (Currie 1990, Callieri y Bertoni 1999), por lo tanto, la caracterización de las bacterias en los humedales dependerá de los periodos de lluvia y sequía que determinan las condiciones físico-químicas de los ambientes de los que dependen los factores bióticos de los sistemas tanto terrestres como acuáticos.

A pesar de la importancia que cumple el bacterioplancton en ecosistemas acuáticos, son pocos los estudios que se han realizado en la zona tropical de alta montaña del Neotrópico. La mayoría de ellos se han llevado a cabo en el mar, mientras que en América del Sur solo se conocen los de Castillo

(2000) en Venezuela, Rejas *et al.* (2002) en Bolivia y Carballo-Gracia (2010) en Brasil, estos, realizados en lagos con pulso de inundación. En Colombia solo se registra el trabajo de Canosa y Pinilla (2007) en lagos de meso a eutróficos. El bacterioplancton de los humedales altoandinos, catalogados en su mayoría como oligotróficos, es prácticamente desconocido.

El departamento de Boyacá-Colombia presenta el mayor número de páramos a nivel mundial (Morales *et al.* 2007). En estos ecosistemas se ubica un porcentaje significativo de lagos oligotróficos de alta montaña tropical, en tres de los cuales se realizó el presente trabajo. Este estudio permitió aportar al conocimiento de la dinámica bacterioplanctónica en lagunas de humedal de alta montaña tropical de Suramérica, lo que abre una ventana al conocimiento científico ya que la mayor cantidad de información generada en este tema proviene de estudios en el mar y en lagos eutrofizados. Por lo tanto, el objetivo de este trabajo fue realizar una caracterización morfológica y de abundancia y biomasa bacterioplanctónica en tres humedales altoandinos de la cordillera Oriental.

Material y métodos

El estudio se llevó a cabo en las lagunas Cristalina, Mongua y Verde del departamento de Boyacá, Colombia (Figura 1). La laguna Verde se ubica geográficamente a los 05°24'42,28"N y 73°32'41,87"O a una altura de 3325 m s.n.m en el páramo de Rabanal (Ventaquemada, Boyacá); tiene una extensión de 3,3 ha y una profundidad máxima de 1,2 m, lo que permite la presencia de macrófitas, helechos y musgos en toda su extensión. A su alrededor hay cultivos de papa, sin embargo el impacto es mínimo ya que los procesos de escorrentía no drenan el agua hacia la laguna (Figura 2a).

La laguna Negra se ubica en el páramo de Mongua (Mongua, Boyacá) a los 05°42'40,95"N y 72°17'22,70"O, a una altura de 3530 m s.n.m; tiene una profundidad máxima de 4,2 m y un área de 5,2 ha. Presenta macrófitas solamente en la zona litoral. En cuanto a impactos, está el ganado vacuno, escasos habitantes y la pesca, por la presencia de trucha (Figura 2b).

La laguna Cristalina se encuentra a los $05^{\circ}57'34,21''N$ y $73^{\circ}05'06,07''O$ en el páramo de la Rusia (Duitama, Boyacá) en el sector de Peña Negra (sector bien conservado), a una altura de 3772 m s.n.m. Presenta macrófitas en la zona litoral, tiene una profundidad máxima de 9 m y un área de 1,3 ha (Figura 2c).

Para la toma de datos se realizaron tres muestreos. El muestreo 1 fue en el mes de agosto de 2012, considerada época intermedia entre lluvias y sequía. El muestreo 2 en noviembre de 2012, época de lluvia, y

el muestreo 3 durante marzo de 2013, época de sequía. En cada laguna se tomaron tres muestras por punto, en tres puntos diferentes: de forma directa en la zona litoral y limnética superficial, y utilizando una botella tipo Van Dorn en la zona limnética profunda (en laguna Verde no se tomó muestra en la zona limnética profunda, ya que la profundidad de la laguna no lo permitía). Las muestras para estimación de biomasa y abundancia bacteriana se fijaron con formol al 4 %, se refrigeraron a 4 °C y fueron puestas en oscuridad para su posterior análisis.



Figura 1. Ubicación de las lagunas.



Figura 2. a) Laguna Verde, b) Laguna Negra, c) Laguna Cristalina.

La biomasa y abundancia bacteriana se estimaron por la técnica de epifluorescencia (Kepner Jr y Pratt 1994), utilizando filtro de policarbonato negro de 0,2 μm de diámetro de poro (Millipore) y se coloreó con naranja de acridina a una concentración final de 0,01% (Figura 3). Los conteos se realizaron en un microscopio de epifluorescencia Olympus BX51, en donde se contaron 20 campos y se midieron 200 bacterias por filtro (Hobbie *et al.* 1977). Para la caracterización morfológica, se realizaron siembras sin dilución en agar Plate Count y se incubaron durante 48 horas. Se hizo una descripción macroscópica de las colonias (color, textura, forma y borde) y se repicaron en agar nutritivo para su posterior caracterización mediante la coloración de Gram.

Los datos de abundancia y biomasa bacteriana se obtuvieron utilizando las siguientes ecuaciones.

- Abundancia = $3,94 \times 10^4$ n/d (APHA *et al.* 1999), donde:

abundancia celular (células/ml)

$3,94 \times 10^4$: área húmeda de la membrana de 25 mm/área del micrométrico = $201,06 \text{ mm}^2 / 0,0051 \text{ mm}^2 = 3,94 \times 10^4$

Nota: el área húmeda se determina midiendo el diámetro interno del embudo de filtración.

n: promedio de bacterias por campo micrométrico. Se divide el número total de bacterias entre el número total de campos contados.

d: factor de dilución.

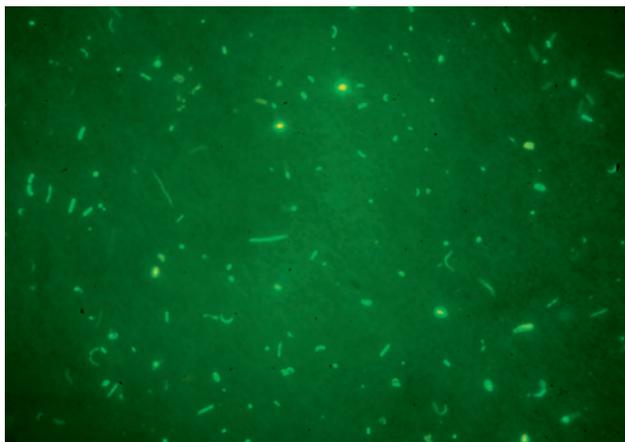


Figura 3. Microfotografía del montaje en epifluorescencia de laguna Cristalina.

- Biovolumen bacteriano = abundancia (células/ml) * V (μm^3) (Posch *et al.* 2001), donde:

V (μm^3): promedio de volumen celular bacteriano.

Contenido de carbono (CC) = $23 \times V^{0,72}$ (Norland 1993), donde

CC: (biomasa celular = fg C célula⁻¹)

V : volumen celular (μm^3)

- Biomasa bacteriana ($\mu\text{g C L}^{-1}$) = abundancia de células (células ml^{-1}) * biomasa celular (fg C célula⁻¹) (Posch *et al.* 2001).

Los datos se analizaron mediante estadística descriptiva; se determinó promedio, coeficiente de variación, valores máximos y mínimos y análisis de varianza de uno y dos factores para determinar diferencias entre lagunas, profundidades y muestreos, utilizando el programa Microsoft Excel 2010.

Resultados

Caracterización bacteriana

Se aislaron 130 colonias, de las cuales los bacilos Gram negativos fueron dominantes en un 74 %, seguidos de los bacilos Gram positivos con un 17 %. El porcentaje restante (9 %) estuvo integrado por cocos y cocobacilos Gram positivos. En las tres lagunas se presentaron porcentajes similares en la composición bacteriana (Figura 4).

La abundancia promedio total del bacterioplancton fue de $1,88 \times 10^6$ cél. ml^{-1} y la biomasa promedio total fue de $18,65 \mu\text{g C.l}^{-1}$. Laguna Negra presentó la mayor abundancia con un promedio de $2,58 \times 10^6$ cél. ml^{-1} , seguida de Cristalina y Verde, respectivamente (Tabla 1, Figura 5). En cuanto a muestreo, el muestreo 3 presentó el mayor promedio de abundancia ($3,18 \times 10^6$ cél. ml^{-1}) que se refleja en las tres lagunas (Figura 6). Sin embargo, el mayor promedio de biomasa bacterioplanctónica ocurrió en Laguna Cristalina, seguido de Negra y Verde (Tabla 1, Figura 5). El muestreo 3 presentó la mayor biomasa bacteriana con un promedio de $31,21 \mu\text{g C.l}^{-1}$, que al igual que la abundancia, fue equivalente en las tres lagunas (Figura 7).

Los análisis de varianza para abundancia ($F_{Cristalina} = 0,66 P = 0,72$; $F_{Negra} = 1,09 P = 0,42$; $F_{Verde} = 0,86 P = 0,54$) y biomasa bacteriana ($F_{Cristalina} = 1,38 P = 0,28$; $F_{Negra} = 1,09 P = 0,42$; $F_{Verde} = 0,86 P = 0,54$), muestran que no hay diferencias estadísticamente significativas entre las profundidades, sin embargo si hay diferencias entre lagunas ($F_{Abundancia} = 6,25 P < 0,01$; $F_{Biomasa} = 4,69 P < 0,01$) y entre muestreos en todas las lagunas ($F_{Cri-Abun} = 14,98 P < 0,01$; $F_{Neg-Abun} = 139,58 P < 0,01$; $F_{Ver-Abun} = 8,03 P < 0,01$; $F_{Cri-Biom} = 21,64 P < 0,01$; $F_{Neg-Biom} = 139,63 P < 0,01$; $F_{Ver-Biom} = 8,03 P < 0,01$) (Tablas 2, 3 y 4).

Discusión

La caracterización bacteriana de los lagos oligotróficos se ha documentado en varios trabajos previos, en donde los bacilos son dominantes en este tipo de ecosistemas, seguidos de las formas cocoidales (Billen *et al.* 1990, Burns Y Schallenberg 1996, Felip *et al.* 1999, Wille *et al.* 1999, Araújo y Godinho 2008). Similar a lo encontrado en los trabajos mencionados, en la presente investigación se encontraron formas bacilares Gram negativas en más del 70% de las colonias aisladas, posiblemente porque tienen menos posibilidades de ser depredadas, ya que según González *et al.* (1990) y Verde (1996), en lagunas oligotróficas la presencia de ciliados bacterívoros puede disminuir la abundancia de bacterias Gram positivas, ya que estas son preferidas para su alimentación por la estructura de la pared celular. Adicionalmente, los bacilos, por su forma alargada presentan mayor área para la absorción de nutrientes, mayores adaptaciones al medio y además tienen una participación importante sobre los ciclo biogeoquímicos ya que algunos géneros como *Acinetobacter*, *Pseudomonas*, *Klebsiella* son acumuladores de fósforo en forma de PO_4 , que es asimilado como fuente de energía para la síntesis celular. Por su parte, las bacterias de los géneros *Nitrosomonas* y *Nitrobacter* son las encargadas de la nitrificación, lo que permite dejar disponible el nitrógeno para ser consumido por las algas en el ciclo del nitrógeno (Rheinheimer 1978), lo que los hace un componente ecológico importante en el reciclaje de la materia, nutrientes y energía en la red trófica acuática (Frioni 1999).

La abundancia bacteriana promedio en este estudio fue $1877032 \text{ cel.ml}^{-1}$ ($1,88 \times 10^6 \text{ cel.ml}^{-1}$) y la biomasa

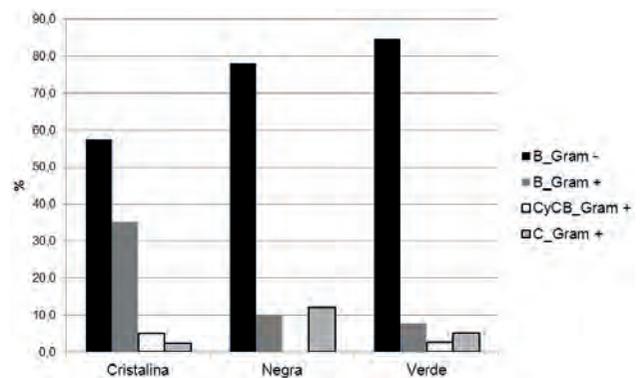


Figura 4. Caracterización bacteriana con coloración Gram. **B:** bacilos. **C:** bocos. **CB:** bocobacilos.

Tabla 1. Promedios de abundancia y biomasa bacterianas en las lagunas.

Laguna		Abundancia Células.ml-1	Biomasa μg C.l-1
Cristalina	Promedio	$1,54 \times 10^6$	21,9
	Coefficiente de variación	0,5	0,51
Negra	Promedio	$2,58 \times 10^6$	20,3
	Coefficiente de variación	0,75	0,75
Verde	Promedio	$1,33 \times 10^6$	11,3
	Coefficiente de variación	0,37	0,37

$18,65 \mu\text{gC.l}^{-1}$. En lagos oligotróficos de España, Nueva Zelanda y Canadá estos valores se encuentran en un promedio de $1,5 \times 10^6 \text{ cel.ml}^{-1}$ y $30 \mu\text{gC.l}^{-1}$ (Felip *et al.* 1999, Wille *et al.* 1999, Burns y Galbraith 2007, Araújo y Godinho 2008). Los valores se encuentran dentro del rango registrado para lagos oligotróficos, los cuales presentan características extremas de temperatura, pH y concentración de nutrientes, lo que provoca bajos valores de abundancia y biomasa bacteriana (Ćirić *et al.* 2012).

Las lagunas no presentaron proporcionalidad entre abundancia y biomasa, ya que laguna Negra presentó mayor abundancia y Cristalina mayor biomasa. Esto se debe a que los tamaños bacterianos en Cristalina (biovolumen de $0,55 \mu\text{m}^3$) fueron mucho mayores que los encontrados en Negra (biovolumen de $0,22 \mu\text{m}^3$).

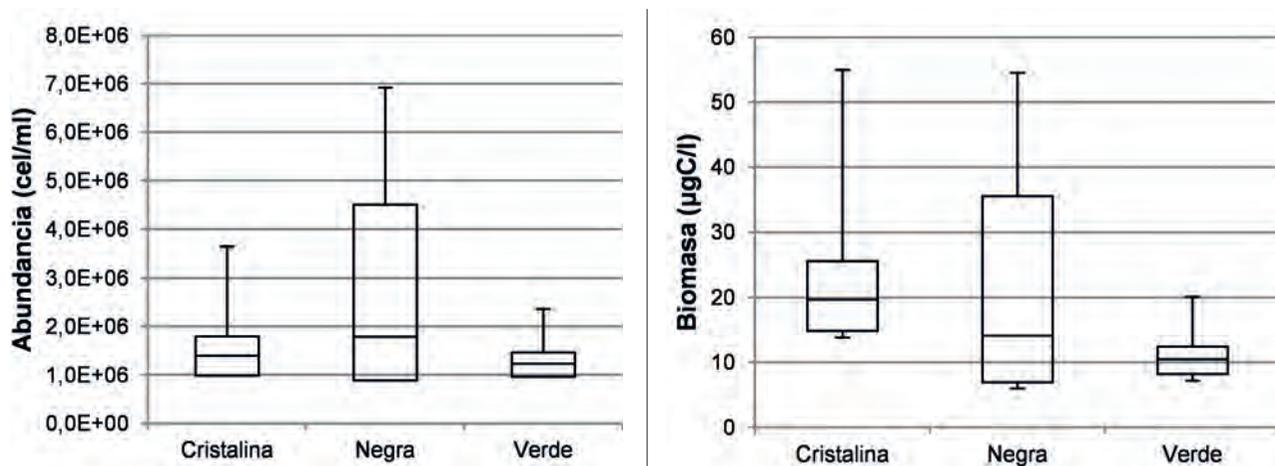


Figura 5. Abundancia y biomasa bacterioplanctónica promedio. Las cajas indican la dispersión de los datos, las barras horizontales son los valores máximos hacia arriba y mínimos hacia abajo sobre el eje Y, la línea horizontal dentro de la caja indica el valor promedio. Izquierda abundancia (cel.ml⁻¹) bacteriana promedio y derecha biomasa (µgC.l⁻¹) bacteriana promedio.

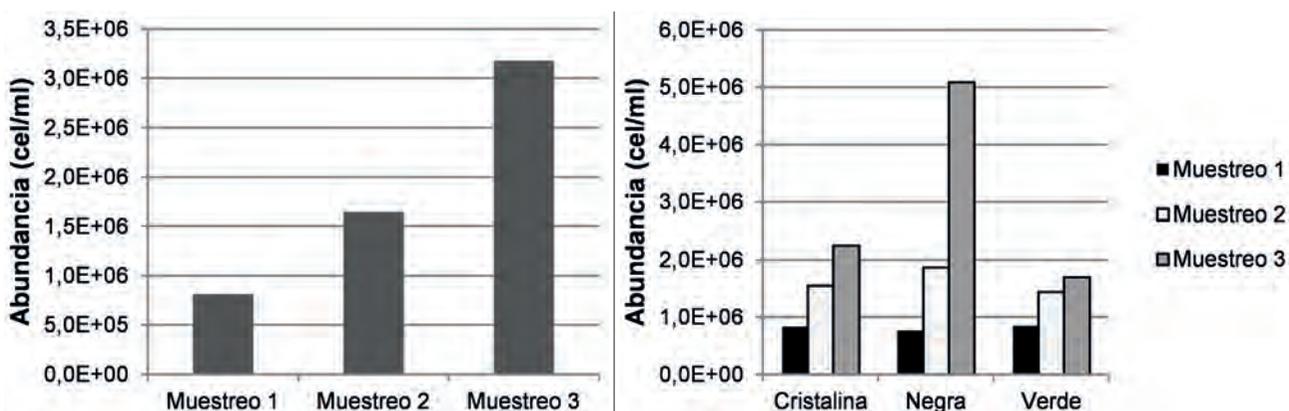


Figura 6. Promedio de la abundancia bacteriana (cel.ml⁻¹) por época climática. Izquierda (promedio total) y derecha (promedios por laguna).

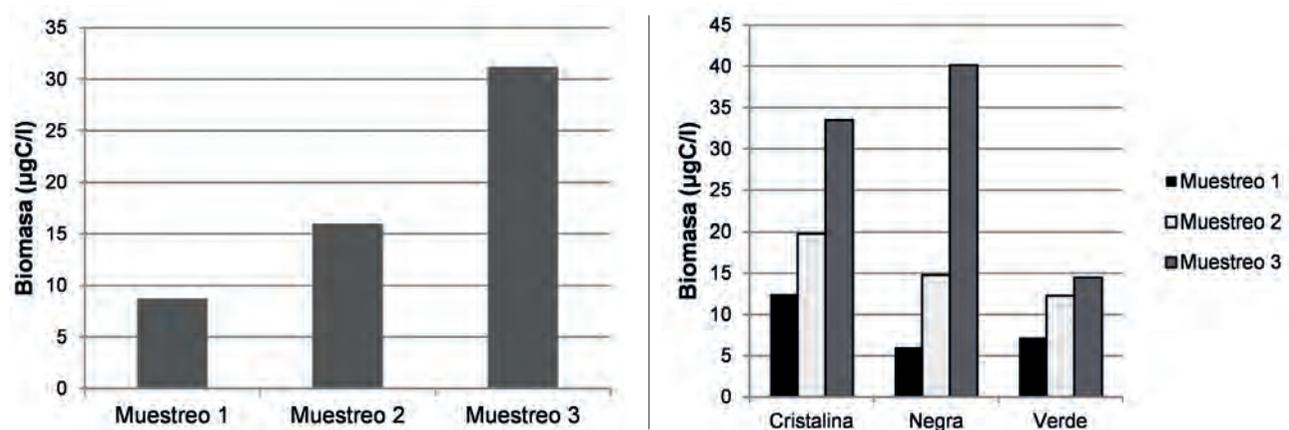


Figura 7. Promedio de la biomasa bacteriana (µgC/l) por época climática. Izquierda (promedio total) y derecha (promedios por laguna).

Tabla 2. Resultados de los análisis de varianza (Anova) para las abundancias bacterianas por profundidad y muestreo.

ANÁLISIS DE VARIANZA			CRISTALINA			
Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Promedio de los cuadrados	F	Probabilidad	Valor crítico para F
Profundidad	1,60E+12	8	2,00E+11	0,66	0,72	2,59
Muestreo	9,09E+12	2	4,55E+12	14,98	0	3,63
Error	4,85E+12	16	3,03E+11			
Total	1,55E+13					

ANÁLISIS DE VARIANZA			NEGRA			
Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Promedio de los cuadrados	F	Probabilidad	Valor crítico para F
Profundidad	2,84E+12	8	3,55E+11	1,09	0,42	2,59
Muestreo	9,10E+13	2	4,55E+13	139,58	0	3,63
Error	5,22E+12	16	3,26E+11			
Total	9,91E+13					

ANÁLISIS DE VARIANZA			VERDE			
Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Promedio de los cuadrados	F	Probabilidad	Valor crítico para F
Profundidad	6,13E+11	5	1,23E+11	0,86	0,54	3,33
Muestreo	2,30E+12	2	1,15E+12	8,03	0,01	4,1
Error	1,43E+12	10	1,43E+11			
Total	4,34E+12					

Tabla 3. Resultados de los análisis de varianza (Anova) para las biomásas bacterianas por profundidad y muestreo.

ANÁLISIS DE VARIANZA			CRISTALINA			
Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Promedio de los cuadrados	F	Probabilidad	Valor crítico para F
Profundidad	522,32	8	65,29	1,38	0,72	2,59
Muestreo	2044,4	2	1.022,2	21,64	0	3,63
Error	755,81	16	47,24			
Total	3.322,53	26				

ANÁLISIS DE VARIANZA			NEGRA			
Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Promedio de los cuadrados	F	Probabilidad	Valor crítico para F
Profundidad	2,84E+12	8	3,55E+11	1,09	0,28	2,59
Muestreo	9,10E+13	2	4,55E+13	139,58	0	3,63
Error	5,22E+12	16	3,26E+11			
Total	6153,35	26				

Cont. **Tabla 3.** Resultados de los análisis de varianza (Anova) para las biomásas bacterianas por profundidad y muestreo.

ANÁLISIS DE VARIANZA		VERDE				
Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Promedio de los cuadrados	F	Probabilidad	Valor crítico para F
Profundidad	44,28	5	8,86	0,86	0.54	3,33
Muestreo	166,09	2	83,05	8,03	0,01	4,1
Error	103,44	10	10,34			
Total	313,81	17				

Tabla 4. Resultados de los análisis de varianza (Anova) para abundancia y biomásas bacterianas entre lagunas.

ANÁLISIS DE VARIANZA		ABUNDANCIA				
Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Promedio de los cuadrados	F	Probabilidad	Valor crítico para F
Entre lagunas	2,16E+13	2	1,08E+13	6,25	0	3,13
Dentro de los grupos	755,81	16	47,24			
Total	1,41E+14	71				

ANÁLISIS DE VARIANZA		BIOMASA				
Origen de las variaciones	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Promedio de los cuadrados	F	Probabilidad	Valor crítico para F
Entre lagunas	1.331,5	2	665,75	4,69	0,01	3,13
Dentro de los grupos	9.789,68	69	141,88			
Total	11.121.18	71				

Esta diferencia podría presentarse ya que laguna Cristalina presentó los valores más bajos de pH y según Rheinheimer (1978) a pH ácido, las bacterias presentan alteraciones morfológicas como el aumento de tamaño y abultamientos en las formas bacilares, lo que podría aumentar el biovolumen en esta laguna, sin embargo, el aumento en su tamaño podría ser una estrategia para asimilar los nutrientes en ecosistemas con baja disponibilidad. Adicionalmente, laguna Negra podría presentar reproducción permanente bacteriana, debido a que presenta mejores condiciones para las bacterias (concentración de nutrientes, pH, temperatura) que facilitarían su crecimiento, lo que determinaría un mayor número de bacterias con tamaños promedio más bajos (Billen *et al.* 1990). Sin embargo, un factor que no se tuvo en cuenta en este estudio, y que podría ser de gran impacto es la depredación, ya que los flagelados bacterívoros prefieren comer células de

mayor tamaño, lo que disminuiría su número (Fenchel 1982, Gonzalez *et al.* 1990).

Las variables ambientales determinan las comunidades bacterianas, por ejemplo la época climática afecta el nivel del agua que, a su vez, ejerce una fuerte influencia sobre la dinámica bacterioplanctónica (Anesio *et al.* 1997, Llamas *et al.* 2013). De acuerdo con esto, el muestreo 3, realizado en época seca, presentó mayor abundancia y biomasa bacteriana; esto se debe a que en época de lluvia hay un efecto de dilución de los nutrientes, debido a que las lagunas presentan pequeños tamaños y tienen altas tasas de renovación provocada por el ingreso de agua baja en nutrientes. Esto hace que se disminuya la disponibilidad para ser asimilados y haya menos bacterias disponibles para que realicen la remineralización (Anesio *et al.* 1997). En contraste, en época seca la tasa de retención de agua es más alta y los nutrientes se concentran, lo que permite un desarrollo

más estable de las comunidades planctónicas. Por ende, hay un aumento en la abundancia y biomasa bacteriana, especialmente en laguna Negra.

Paganin *et al.* (2012) y Felip *et al.* (1999) en sus estudios, encontraron que la riqueza, la abundancia y la biomasa bacterioplanctónica, permanecen constantes a lo largo de la columna de agua, lo cual puede indicar que se encuentran en estado estacionario de crecimiento. Concordante con esto, las muestras tomadas a diferentes profundidades no presentaron diferencias estadísticamente significativas, esto muestra que son lagunas muy homogéneas en su estructura.

Conclusión

Los humedales altoandinos de la cordillera Oriental colombiana del departamento de Boyacá, están dominados por bacilos Gram negativos y presentan biomasa y abundancias bacterioplanctónicas bajas, que corresponden a lo observado en lagos oligotróficos en donde por las condiciones de baja disponibilidad de nutrientes, baja temperatura y pH ácido, limitan su desarrollo.

Agradecimientos

Este trabajo se realizó en el marco del proyecto “Impacto de la introducción de una especie exótica, la trucha, sobre humedales de alta montaña del Complejo Oriental de la Región Natural Andina” desarrollado por el Grupo de Investigación Manejo Integrado de Ecosistemas y Biodiversidad (XIUÂ), de la Escuela de Ciencias Biológicas de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia (UPTC). Fue financiado por la Empresa Colombiana de Petróleos -ECOPETROL y la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia (UPTC), a través de la Dirección de Investigaciones (DIN), Convenio DHS5211416.

Bibliografía

APHA (American Public Health Association). 1999. Standard methods for the examination of water and wastewater. E.W. Rice (Editor), R.B. Baird (Editor), A.D. Eaton, & 1 more. Clesceri, L. S., A. E. Greenberg y A. D. Eaton (Eds.). Washington, D. C. 1220 pp.

Anesio, A. M., P. C. Abreu y F. de Assis Esteves. 1997. Influence of the hydrological cycle on the

bacterioplankton of an impacted clear water Amazonian lake. *Microbial Ecology* 34: 66-73.

Araújo, M. F. y M. J. L. Godinho. 2008. Seasonal and spatial distribution of bacterioplankton in a fluvial-lagunar system of a tropical region: density, biomass, cellular volume and morphologic variation. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 51: 203-212.

Azam, F., T. Fenchel, J. G. Field, J. S. Gray, L. A. Meyer-Reil y F. Thingstad. 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Marine Ecology Progress Series* 10: 257-263.

Billen, G., P. Servais, y S. Becquevort. 1990. Dynamics of bacterioplankton in oligotrophic and eutrophic aquatic environments: bottom-up or top-down control? *Hydrobiologia* 207: 37-42.

Brönmark, C. y L. A. Hansson. 2005. The biology of lakes and ponds. Oxford University Press Inc. Edition. New York. 300 pp.

Burns, C. W. y L. M. Galbraith. 2007. Relating planktonic microbial food web structure in lentic freshwater ecosystems to water quality and land use. *Journal of Plankton Research* 29: 127-139.

Burns, C. W. y M. Schallenberg. 1996. Relative impacts of copepods, cladocerans and nutrients on the microbial food web of a mesotrophic lake. *Journal of Plankton Research* 18: 683-714.

Callieri, C. y R. Bertoni. 1999. Organic carbon and microbial food web assemblages in an oligotrophic alpine lake. *Journal of Limnology* 58: 136-143.

Canosa, A. y G. Pinilla. 2007. Relaciones entre las abundancias del bacterioplankton y del fitoplancton en tres ecosistemas lénticos de los Andes Colombianos. *Revista de Biología Tropical* 55: 135-146.

Caraballo-Gracia, P. R. 2010. O papel da alça microbiana na dinâmica trófica de um lago de várzea na Amazônia central. Tese Programa de pós-graduação em Ecologia.

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus - Amazonas. 232 pp.

Carpenter, S. R., J. F. Kitchell, y J. R. Hodgson. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *Bioscience* 35: 634-639.

Castillo, M. M. 2000. Influence of hydrological seasonality on bacterioplankton in two neotropical floodplain lakes. *Hydrobiologia* 437: 57-69.

Ćirić, S., B. Milošević, Z. Spasić, J. Knežević, y S. Anđelković. 2012. Seasonal and vertical distributions of bacterioplankton in Lake Čelije, Serbia. University of Priština, Republic of Macedonia. 10 pp.

Cole, J. J. 1999. Aquatic microbiology for ecosystem scientists: new and recycled paradigms in ecological microbiology. *Ecosystems* 2: 215-225.

- Currie, D. J. 1990. Large-scale variability and interactions among phytoplankton, bacterioplankton, and phosphorus. *Limnology & Oceanography* 35: 1437-1455.
- Felip, M., F. Bartumeus, S. Halac, y J. Catalán. 1999. Microbial plankton assemblages, composition and biomass, during two ice-free periods in a deep high mountain lake (Estany Redó, Pyrenees). *Journal of Limnology* 58: 193-202.
- Fenchel, T. 1982. Ecology of heterotrophic microflagellates. IV. Quantitative occurrence and importance as bacterial consumers. *Marine Ecology Progress Series* 9:35.
- Fenchel, T. 2008. The microbial loop - 25 years later. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 366: 99-103.
- Froni, L. 1999. Procesos microbianos. Editorial de la Fundación Universidad Nacional de Río Cuarto. 332 pp.
- Gonzalez, J. M., E. B. Sherr, y B. F. Sherr. 1990. Size-selective grazing on bacteria by natural assemblages of estuarine flagellates and ciliates. *Applied and Environmental Microbiology* 56: 583-589.
- Hobbie, J. E., R. J. Daley, y S. Jasper. 1977. Use of nuclepore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Applied and Environmental Microbiology* 33:1225-1228.
- Kepner Jr, R. L. y J. R. Pratt. 1994. Use of fluorochromes for direct enumeration of total bacteria in environmental samples: past and present. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 58:603-615.
- Llames, M. E., P. A. del Giorgio, H. Zagarese, M. Ferraro e I. Izaguirre. 2013. Alternative states drive the patterns in the bacterioplankton composition in shallow Pampean lakes (Argentina). *Environmental Microbiology Reports* 5:310-321.
- Morales, M., J. Otero, T. V. d. Hammen, A. Torres, C. Cadena, C. Pedraza, N. Rodríguez, C. Franco, J. C. Betancourth, É. Olaya, E. Posada y L. Cárdenas. 2007. Atlas de páramos de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D.C. 208 pp.
- Muylaert, K., K. Van der Gucht, N. Vloemans, L. D. Meester, M. Gillis, y W. Vyverman. 2002. Relationship between bacterial community composition and bottom-up versus top-down variables in four eutrophic shallow lakes. *Applied and Environmental Microbiology* 68:4740-4750.
- Norland, S. 1993. The relationship between biomass and volume of bacteria. Pp: 303-307. En: Kemp, P., B. Sherr, E. Sherr y J. J. Cole (Eds.). Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology. Lewis Publishers. Boca Raton, Florida.
- Paganin, P., L. Chiarini, A. Bevivino, C. Dalmastrì, A. Farcomeni, G. Izzo, A. Signorini, C. Varrone y S. Tabacchioni. 2012. Vertical distribution of bacterioplankton in Lake Averno in relation to water chemistry. *FEMS Microbiology Ecology* 84:176-188.
- Pomeroy, L. R. 1974. The ocean's food web, a changing paradigm. *Bioscience* 24:499-504.
- Pomeroy, L. R. y C. Darwin. 2007. The microbial loop. *Oceanography* 20: 28-33.
- Posch, T., M. Loferer-Kröbächer, G. Gao, A. Alfreider, J. Pernthaler, y R. Psenner. 2001. Precision of bacterioplankton biomass determination: a comparison of two fluorescent dyes, and of allometric and linear volume-to-carbon conversion factors. *Aquatic Microbial Ecology* 25:55-63.
- Rejas, D., K. Muylaert, y L. De Meester. 2002. Primeros datos sobre la comunidad microbiana en una laguna de várzea en la Amazonía Boliviana (Laguna Bufeos, Cochabamba). *Ecología en Bolivia* 37:51-63.
- Rheinheimer, G. 1978. Microbiología de las aguas. Ed. Cribia. Zaragoza, España. 299 pp.
- Vrede, K. 1996. Regulation of bacterioplankton production and biomass in an oligotrophic cleanwater lake-the importance of the phytoplankton community. *Journal of Plankton Research* 18:1009-1032.
- Wetzel, R. G. 1983. Limnology. W. B. Saunders, Philadelphia, PA. 743 pp.
- Wille, A., B. Sonntag, B. Sattler y R. Psenner. 1999. Abundance, biomass and size-structure of the microbial assemblage in the high mountain lake Gossenköllesee (Tyrol, Austria) during the ice-free period. *Journal of Limnology* 58:117-126.

Luz A. Meneses-Ortegón
 Grupo de Investigación XIUÁ
 Escuela de Ciencias Biológicas
 Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia
 andreitabiologa@gmail.com

Yimy Herrera-Martínez
 Grupo de Investigación - XIUÁ
 Escuela de Ciencias Biológicas
 Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia
 yimy.herrera@uptc.edu.co

Bacterioplancton de tres humedales altoandinos de la cordillera Oriental de Colombia

Citación del artículo. Meneses-Ortegón, L. A. e Y. Herrera-Martínez. 2015. Bacterioplancton de tres humedales altoandinos de la cordillera Oriental de Colombia. *Biota Colombiana* 16 (1): 1-10.

Recibido: 7 de julio de 2014
 Aprobado: 20 de mayo de 2015