

Variación espacial y temporal del bacteriplancton en un reservorio de alta montaña en los Andes colombianos

Spatial and temporal variations of bacterioplankton in a high-mountain reservoir in the Colombian Andes

Cristian Hakspiel-Segura¹, Amparo Canosa-Torrado² y Juan Pablo Niño-García³

¹ Departamento de Plancton y Biología Marina, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR), Av. Instituto Politécnico Nacional s/n, Colonia Playa Palo de Santa Rita, La Paz, B.C.S., 23096, México

² Laboratorio de Microbiología Acuática. Universidad Jorge Tadeo Lozano. Carrera 4 # 22-61, Bogotá D.C., Colombia

³ Escuela de Microbiología, Universidad de Antioquia, Campus Universitario Calle 67 No. 53 - 108, Bloque 5, Medellín, Colombia
email: cristian_hakspiel@yahoo.com

Hakspiel-Segura C., A. Canosa-Torrado y J. P. Niño-García. 2015. Variación espacial y temporal del bacteriplancton en un reservorio de alta montaña en los Andes colombianos. Hidrobiológica 25 (1): 62-73.

RESUMEN

La contribución del bacteriplancton (BP) a la trama trófica planctónica, así como los factores ambientales y biológicos involucrados en su control, son poco explorados en ambientes de alta montaña de las regiones tropicales. En el Embalse del Neusa, un sistema altoandino colombiano, se evaluó la dinámica espacio-temporal de la densidad, biovolumen y biomasa del BP y su relación con la variabilidad ambiental y la densidad de nanoplankton autótrofo (NA) y los nanoflagelados heterótrofos (NFH). No se registró una asociación clara entre la dinámica del BP y los nutrientes. Sin embargo, esta relación pareció ser indirecta a través de la estimulación de la producción del NA durante los períodos de mezcla y mayor precipitación de lluvia. Las mayores abundancias y biomassas de BP se detectaron en la estación litoral en coherencia con bajos números de NFH y posibles aportes orgánicos derivados de las macrofitas. El contenido total de carbono y el biovolumen promedio del BP se correlacionaron débilmente con la dinámica de NFH, atribuyéndose al predominio de la condición limitante por fósforo y a la remoción potencial de NFH y BP por parte de las fracciones zooplanctónicas mayores ($>20 \mu\text{m}$). Aproximadamente, 60% de la biomasa total procariota fue aportada por las formas pequeñas ($<0.18 \mu\text{m}^3$). Los datos sugieren que la distribución de biovolúmenes podría ser resultado del efecto sinérgico entre la limitación de nutrientes y el pastoreo selectivo. La dinámica del BP en el embalse indica la existencia de un reservorio de carbono poco fluctuante y una transferencia ineficiente de carbono a través del ciclo microbiano a los niveles tróficos superiores.

Palabras clave: Altoandino, bacteriplancton, embalse del Neusa, nanoflagelados heterótrofos, nanoplankton autótrofo.

ABSTRACT

The contribution of bacterioplankton (BP) to the planktonic food web, as well as environmental and biological factors involved in its control remains unexplored in tropical high mountain environments. In a tropical high-mountain aquatic system of Colombian, Neusa reservoir, the spatial and temporal dynamics of abundance, biovolume and biomass of BP were evaluated in relation to environmental variability and density of autotrophic nanoplankton (NA) and heterotrophic nanoflagellates (NFH). There was no clear association between BP dynamics and nutrients. However, this relationship appeared to be indirect through stimulation of NA production during periods of increased mixing and rainfall. The highest BP abundances and biomasses were detected in the littoral station in consistency with low numbers of NFH and potential organic inputs derived from macrophytes. The total cellular carbon and average cell biovolume of BP were weakly correlated with the dynamics of NFH, which was attributed to the predominance of phosphorus-limiting conditions and potential removal of NFH and BP by larger zooplankton fractions ($> 20 \mu\text{m}$). Approximately, 60% of the total prokaryotic biomass was provided by small sizes ($<0.18 \mu\text{m}^3$). The data suggest that the distribution of cell biovolume could be the result of the synergistic effect between nutrient limitation and selective grazing. BP dynamics in the Neusa reservoir indicates the existence of a slightly fluctuating carbon reservoir and an inefficient carbon transfer through the microbial loop to higher trophic levels.

Key words: Autotrophic nanoplankton, bacterioplankton, heterotrophic nanoflagellates, high mountain, Neusa Reservoir.

INTRODUCCIÓN

El plancton procariota o bacteriplancton (BP) es un componente ubicuo de los sistemas acuáticos marinos y continentales. Los componentes heterótrofos del BP participan en las redes tróficas a través del reciclaje de nutrientes y como una vía alterna a la producción primaria para la generación de carbono orgánico particulado (Pomeroy *et al.*, 2007).

Las observaciones en el medio natural señalan que el tamaño y la actividad de las poblaciones del BP en la columna de agua, tienden regularmente a un equilibrio estable, lo que significa que la producción de biomasa es similar a las pérdidas por mortalidad (Sanders *et al.*, 1992). Esto sugiere que el BP además de estar controlado por la disponibilidad de sustratos orgánicos y nutrientes inorgánicos (Pace & Cole, 1994; Chrzanowsky & Grover, 2001), es regulado simultáneamente, por el pastoreo de protozoarios (Sherr *et al.*, 1992) y la lisis viral (Fuhrman, 1999). Con respecto a este último factor, algunos modelos indican que su contribución a la mortalidad de células y mantenimiento de la diversidad procariota es considerablemente mayor en sistemas de alta productividad y en zonas hipóxicas con estratificación estacional, en donde de manera eficiente se regulan las altas tasas de crecimiento de las poblaciones más abundantes (Weinbauer, 2004). En contraposición, en sistemas de baja productividad, la competencia por sustratos y la bacteriorvoría parecen ser las fuerzas principales de control y remoción de biomasa procariota en la zona óxica (Torsvik *et al.*, 2002).

Estudios experimentales y de campo, muestran que la limitación por nutrientes y la presión selectiva de la bacteriorvoría generan cambios sobre la estructura taxonómica del BP, así como en atributos tales como la actividad fisiológica, la biomasa, la distribución de tamaños celulares y algunas características morfológicas (Šimek *et al.*, 1997; Strom, 2000). En los sistemas acuáticos, la bacteriorvoría está dominada principalmente por los nanoflagelados heterótrofos (NFH) y en menor proporción por los ciliados y los microcrustáceos (Sherr & Sherr, 1987; Šimek & Chrzanowski, 1992), que depredan bacterias de manera que su remoción determina como se distribuye la biomasa bacteriana en los diferentes grupos funcionales (Jürgens *et al.*, 1999; Pernthaler *et al.*, 1997). Las poblaciones bacterianas con mayores tamaños celulares difícilmente son ingeridas por pequeños NFH, en tanto que células muy pequeñas se escapan y persisten en la columna de agua, lo que resulta en la presencia de tamaños extremos y complejas morfologías resistentes al pastoreo (Jürgens & Güde, 1994).

La mayoría de los estudios realizados acerca de los efectos de la variabilidad ambiental y el pastoreo sobre el BP, se han valorado para regiones templadas, árticas y hay algunas descripciones en zonas subtropicales (Sarmento, 2012), sin embargo, para los ambientes tropicales de alta montaña la información es escasa. Para algunos cuerpos de agua del sistema montañoso de Los Andes colombianos, pocos trabajos han valorado la densidad del BP y su relación con el estatus trófico (Canosa & Pinilla, 1999, 2001, 2007), por lo que han recurrido a los mismos supuestos que para los resultados obtenidos en las regiones templadas, acerca de los factores que controlan la biomasa y la actividad bacteriana, así como su potencial contribución a la productividad de los ecosistemas acuáticos. En este estudio se describe la variabilidad espacial y temporal de la abundancia, biovolumen y biomasa del BP en un sistema de alta montaña, tratando de establecer la influencia de algunos factores ambientales y la abundancia del nanoplancton.

MATERIALES Y MÉTODOS

El embalse del Neusa forma parte de una reserva natural de la cordillera oriental de Los Andes colombianos, ubicada en el departamento de Cundinamarca a 65 km al nororiente de Bogotá. De acuerdo a la altitud (2930 ms. n. m.) y la temperatura media anual, la región se considera como una zona de transición de sub-páramo, con un régimen bimodal de máximas lluvias entre abril-junio y octubre-noviembre (Bermúdez & Robledo, 1972). Los principales afluentes son los ríos Las Juntas y Cubillos, que aportan cerca del 70% del volumen total del agua que recibe el embalse. Este sistema presenta una capacidad volumétrica de $103 \times 10^6 \text{ m}^3$ con un tiempo de residencia de sus aguas de aproximadamente 800 días. La profundidad máxima (38 m) se registra en el sector de la Presa, en donde se presentan condiciones hipóxicas en el hipolimnion en algunos períodos del año (Larrañondo-Molina, 1992; Roldán & Ramírez, 2008). De acuerdo con los niveles de nutrientes, clorofila a y reportes previos de la abundancia bacteriana se le ha considerado como un sistema oligo-mesotrófico (Canosa & Pinilla, 1999, 2007).

El estudio se efectuó en cuatro sitios, se colectaron tres juegos de muestras dentro del embalse (sectores de Las Juntas, el Centro y la Presa) y una a 10 m, antes de la desembocadura del río Cubillos (Fig. 1). En el Centro del embalse y la Presa (zona limnética), se colectaron a tres profundidades (superficial, intermedia y profunda); los otros sitios, correspondientes a la zona litoral, fueron muestreados en la superficie. El estrato profundo del sector de la Presa estuvo siempre por debajo de la zona eufótica ($<1\%$ de irradiancia de luz), definida por la profundidad del disco Secchi. La toma de muestras se realizó mensualmente, entre julio de 2004 y abril de 2005. En todos los casos se estudió el BP; el NFH y el nanoplancton autótrofo (NA); en el Centro del embalse se realizaron las valoraciones en cinco de las 10 ocasiones (julio, septiembre, diciembre, febrero y abril), con excepción de los niveles intermedio y profundo. Todas las muestras de superficie fueron colectadas manualmente a 0.5 m de profundidad, en frascos estériles; las profundas, se tomaron con una botella alfa horizontal y un equipo muestreador tipo Zobell, acoplado a frascos estériles para el caso de los nutrientes y las muestras biológicas, respectivamente.

En las estaciones del Centro del embalse y la Presa, se realizaron perfiles verticales continuos de temperatura, pH y oxígeno disuelto, mediante una sonda multi-paramétrica Hydrolab®, en las demás estaciones se hicieron mediciones puntuales en superficie. Los nutrientes inorgánicos disueltos (nitritos, nitratos, amonio y fósforo total) fueron analizados con base en las metodologías colorimétricas propuestas por la APHA (Eaton *et al.*, 1995), para análisis de aguas continentales mediante un espectrofotómetro Perkin Elmer UV/VIS (Lambda 2S). Adicionalmente, se consideraron otros datos hidrológicos de la región (precipitación y evaporación) e hídricos (descarga total y volumen total del embalse), proporcionados por la Corporación Autónoma Regional (CAR, 2005).

Las muestras de agua para análisis biológicos se tomaron por triplicado y se fijaron con una solución de glutaraldehído al 2.5% de concentración final (tamponado con $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$ y $\text{Na}_2\text{HPO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$). Posteriormente, cada una se tiñó con naranja de acridina al 0.1% y se concentraron, por filtración, volúmenes entre 2 – 4 ml y 10 – 35 ml en membranas negras de policarbonato de 0.22 μm y 2 μm de diámetro de poro para BP y nanoplancton total (NT), respectivamente (Kepner & Pratt, 1994; Sherr *et al.*, 1993; Sherr & Sherr, 1993). La abundancia

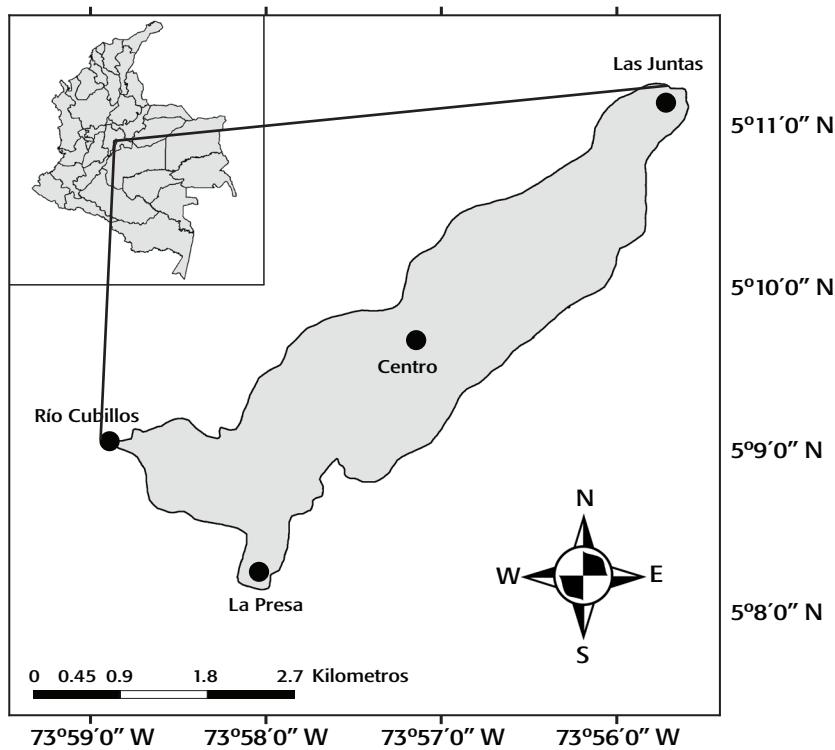


Figura 1. Ubicación de las estaciones de muestreo en el embalse del Neusa, Colombia.

de NFH se calculó a partir de la diferencia entre las abundancias del NT y el NA. Esta última se obtuvo a partir del recuento de las células auto-fluorescentes, en preparaciones sin tinción y a través de la excitación de la clorofila con luz ultravioleta (filtro U-MWU, BP 330-385, filtro barrera BA400 y espejo dicromático DM400) en un microscopio de epifluorescencia Olympus B-Max-60 a un aumento final de 1200x. Las tinciones con naranja de acridina para BP y NT fueron visualizadas bajo excitación con luz azul (filtro U-MWB, BP 450-480, filtro barrera BA515 y espejo dicromático DM500).

La abundancia del BP, el biovolumen y algunos parámetros morfométricos se estimaron con los análisis de imagen (Sieracki *et al.*, 1985; Sieracki *et al.*, 1989). Para la captura de imágenes digitales se utilizó una cámara monocromática CCD de Cohu, acoplada al programa analizador Leica Qwin Standard versión 2.2. Se midieron un mínimo de 200 células por preparación en campos aleatorios.

El contenido de carbono bacteriano, se calculó con la ecuación alo-métrrica: $\text{pg C cél}^{-1} = 0.12 \times V^{0.72}$ (V : biovolumen promedio, μm^3), recalculada por Norland (1993) a partir de los datos de Simon & Azam (1989). La biomasa total bacteriana se obtuvo multiplicando el valor promedio celular por la abundancia total de BP (en cél L^{-1}) y se expresó en $\mu\text{g C L}^{-1}$.

En total se analizaron 80 muestras para nutrientes, el mismo número por triplicado para BP y 30 para NT y NA. Se emplearon pruebas no paramétricas de Kolmogorov-Smirnov y Kruskall-Wallis para establecer diferencias espaciales y temporales en los parámetros valorados, según correspondiera el número de grupos de datos a comparar (Zar, 1999). Las relaciones entre las variables biológicas y ambientales fueron inferidas a través de análisis de correlación de Spearman (ρ). Las diferencias entre la variabilidad espacial y la temporal de la estructura de tamaños del BP se detectaron mediante la

construcción de histogramas de frecuencias de rangos de volumen celular y corroborados por medio de la prueba no paramétrica Friedman-ANOVA (Zar, 1999).

RESULTADOS

Hidrología. Los máximos niveles de precipitación (101 – 195.2 mm mes⁻¹) fueron observados entre septiembre-noviembre y los mínimos (9.9 – 14.7 mm mes⁻¹) entre diciembre – febrero; durante estos meses y marzo, se presentó la mayor evaporación (56 – 92 mm mes⁻¹). El embalse mantuvo un volumen total bajo ($\sim 62 \times 10^6$ – $\sim 68 \times 10^6 \text{ m}^3$) entre julio y octubre de 2004 y una descarga relativamente baja y estable (7.56×10^4 – $7.81 \times 10^4 \text{ m}^3 \text{ mes}^{-1}$) hasta diciembre, lo que promovió posteriormente un aumento en el nivel del reservorio ($\sim 71 \times 10^6$ – $\sim 80 \times 10^6 \text{ m}^3$) durante noviembre – enero, que luego se reguló con un aumento en la descarga del embalse (1.99×10^5 – $2.74 \times 10^5 \text{ m}^3 \text{ mes}^{-1}$) desde enero hasta finales del ciclo de muestreo.

Variables físicas y químicas. Entre julio – septiembre de 2004, la variación temporal de los perfiles de temperatura, pH y oxígeno disuelto revelaron la prevalencia de condiciones de mezcla en la columna de agua. Con el restablecimiento de la estratificación a partir de octubre, se registraron pronunciados decrementos de estas variables por debajo de los 10 m de profundidad, los cuales alcanzaron niveles ácidos (5.8 – 6.8) y condiciones de hipoxia (0.2 – 1.4 ml L⁻¹) y eventualmente de disoxia (< 0.2 ml L⁻¹) cerca del fondo (Fig. 2).

En la estación del río Cubillos, entre julio y diciembre de 2004, la temperatura superficial del agua fue generalmente más baja que dentro del embalse (10.9 – 13.6 °C). Conforme el ascenso en el nivel

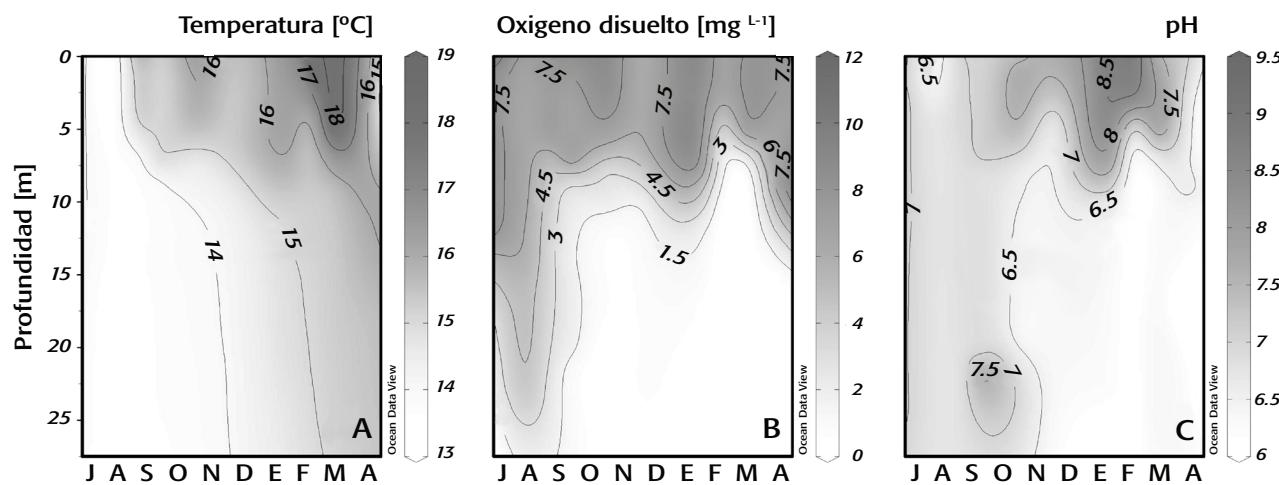


Figura 2A-C. Distribución temporal de las isolíneas de temperatura (A), oxígeno disuelto (B) y pH (C) en el embalse del Neusa. Julio de 2004 a abril de 2005.

del embalse y el represamiento del río a partir de enero, los valores de temperatura, pH y saturación de oxígeno disuelto se asemejaron a los del embalse.

Nutrientes. Las variaciones en las concentraciones de nitrógeno disuelto y fósforo total no mostraron diferencias temporales ni espaciales, estadísticamente significativas ($p > 0.05$). En casi todas las estaciones de muestreo excepto el río Cubillos, los nitratos fueron indetectables entre julio – agosto de 2004 y en abril de 2005; los demás meses fueron bajos y con poca fluctuación ($0.1 – 0.4 \text{ mg N L}^{-1}$), con esporádicos incrementos en la zona profunda de la Presa y el río ($0.8 – 2.4 \text{ mg N L}^{-1}$), entre septiembre – noviembre. El amonio fue generalmente bajo ($< 0.8 \text{ mg N L}^{-1}$) con eventuales incrementos en el río y los estratos más profundos de la Presa y el Centro del embalse.

En general, el fósforo total en el embalse y el río disminuyó a lo largo de los meses, detectándose los mayores niveles en julio y septiembre, con repuntes importantes en noviembre y diciembre en la mayor parte del embalse. Los cocientes de nitrógeno y fósforo (N:P) fueron $< 16:1$ entre julio – diciembre de 2004 y marzo – abril de 2005, mientras que entre enero – febrero de 2005 se presentó la condición opuesta con valores muy altos especialmente en Las Juntas y la Presa.

Variación temporal y espacial de la abundancia de bacteriplancton, nanoplancton autótrofo y nanoflagelados heterótrofos. Las abundancias de BP durante el período de estudio, fluctuaron entre $7.56 \times 10^5 \text{ cél. mL}^{-1} – 9.62 \times 10^6 \text{ cél. mL}^{-1}$, con diferencias significativas tanto temporales como espaciales ($p < 0.05$). La distribución espacial presentó un incremento de la abundancia de BP en los estratos superficiales a lo largo del eje río Cubillos – Presa – Centro – Las Juntas. Este último sitio alcanzó las mayores abundancias durante el período de estudio con descensos substanciales durante los meses lluviosos. Las estaciones del Centro y la Presa presentaron tendencias temporales similares, con máximos valores en julio de 2004 e importantes repuntes en noviembre del mismo año y marzo de 2005; mínimos en octubre y diciembre de 2004 y abril de 2005 (Fig. 3A).

En el río Cubillos, la abundancia durante los primeros meses de muestreo fue relativamente baja con respecto al reservorio, pero se

registró un incremento entre diciembre y febrero, que sobrepasó los valores observados en otros sitios del embalse (Fig. 3A); este evento coincidió con el ascenso en el nivel del embalse ($\rho = 0.97$; $p < 0.05$) y el represamiento en el delta. La abundancia de BP en este sitio al igual que en la de Las Juntas, siempre fue significativamente diferente del resto del embalse ($p < 0.05$).

Los rangos de variación para NFH y NA oscilaron entre $60 – 5.60 \times 10^3 \text{ cél. mL}^{-1}$ y $8.46 \times 10^2 – 1.10 \times 10^4 \text{ cél. mL}^{-1}$, respectivamente. A diferencia del NA, la dinámica de NFH no reveló diferencias estadísticamente significativas entre los sitios ($p > 0.05$) pero sí entre muestreos. En ambos componentes, las abundancias mayores de superficie se observaron en la sección limnética; específicamente, para el NA se registraron los valores máximos en julio y septiembre; en éste último mes coincidió también para el NFH junto con febrero y abril de 2005 (Fig. 4).

Se notó una tendencia a la disminución de las abundancias microbianas con la profundidad, la cual, como era de esperarse, fue más acentuada para el componente autotrófico (Fig. 5). Excepciones a este patrón se observaron en la condición de mezcla (julio) para NFH y durante meses de alta precipitación.

Volumen celular del bacteriplancton. Los valores promedio de volumen celular bacteriano fluctuaron entre $0.028 – 0.190 \mu\text{m}^3$ con una media general de $0.075 \mu\text{m}^3$. Los valores promedio menores se observaron principalmente en Las Juntas, mientras que el máximo se registró en el estrato profundo de la Presa; sin embargo, esta tendencia no fue recurrente en la mayoría de los meses.

La variación espacial y temporal de la estructura por intervalos de tamaños celulares del BP no reveló diferencias significativas ($p = 0$), registrándose un claro predominio de células pequeñas. En general, del total de células examinadas, aproximadamente el 97.76% correspondieron a tamaños menores de $0.54 \mu\text{m}^3$ (volumen correspondiente a una célula esférica de $\sim 1.0 \mu\text{m}$ de diámetro) y 72.06% pertenecieron al rango más pequeño ($0.001 – 0.061 \mu\text{m}^3$) de los histogramas de frecuencias. Los valores promedios mensuales para este mismo intervalo de tamaños revelaron incrementos en la frecuencia relativa durante septiembre – octubre de 2004 y febrero – abril de 2005 (Fig. 6A).

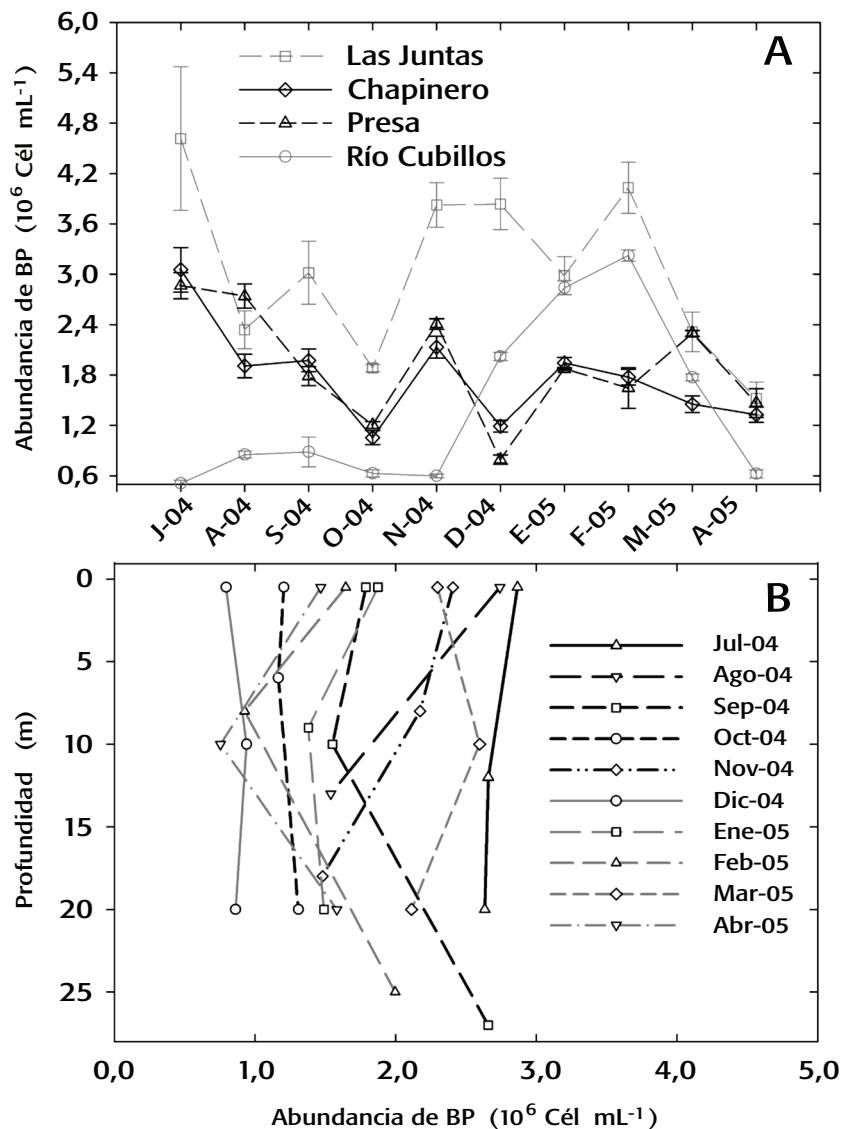


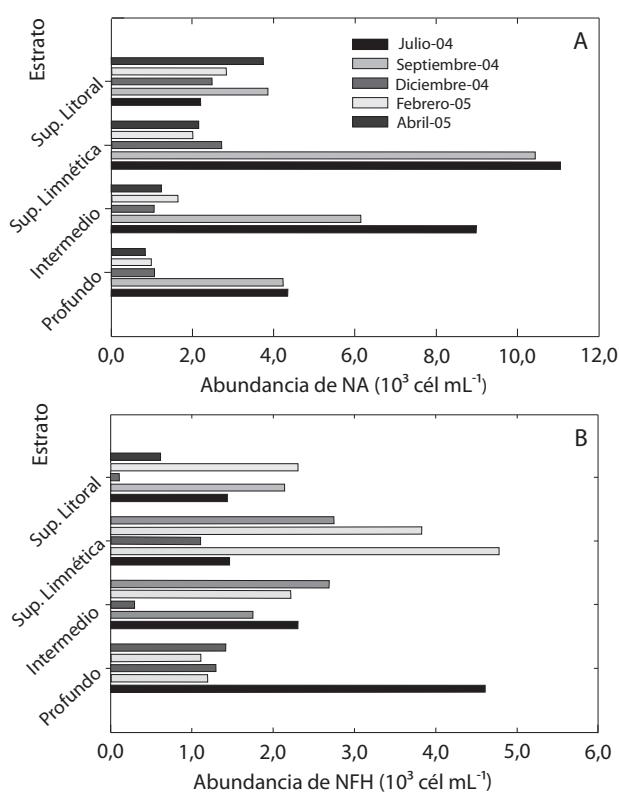
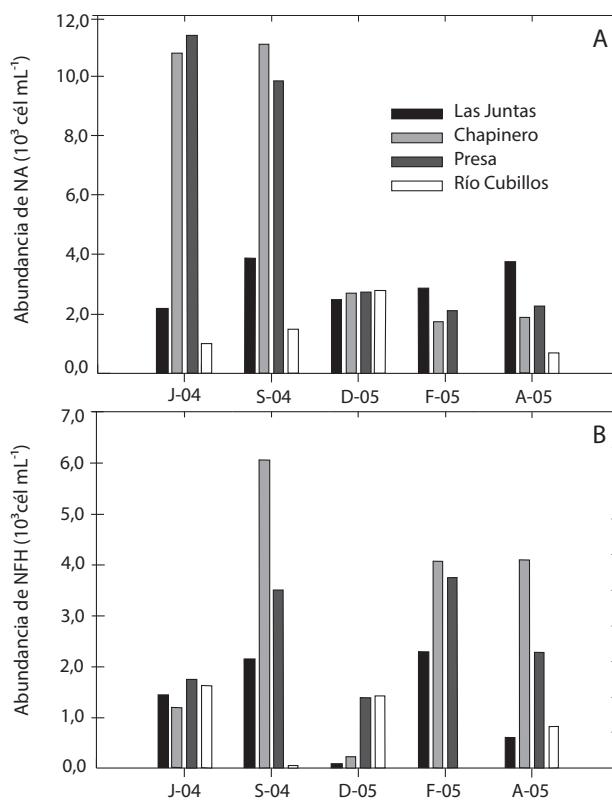
Figura 3A-B. Variabilidad temporal de la abundancia del Bacteriplancton (BP) en las estaciones superficiales (A) y en los perfiles verticales de la Presa (B) en el embalse del Neusa. Las barras indican el error estándar. J= julio, Ag= agosto, S= septiembre, O= octubre, N= noviembre, D= diciembre, E= enero, F= febrero, M= marzo, A= abril, 04= 2004, 05= 2005.

Las mayores proporciones de células en el menor rango de tallas se observaron en el sector de Las Juntas (78.86%), seguido por la sección superficial del Centro (73.74%) y el río Cubillos (73.16%) (Fig. 6B). Complementariamente a las estimaciones de volumen celular, la evaluación del parámetro de redondez (datos no mostrados) mostró una baja diversidad morfológica con predominio de células cocoides.

Contenido total de carbono bacteriano. Las estimaciones oscilaron entre $8.20 \mu\text{gC L}^{-1}$ y $77.81 \mu\text{gC L}^{-1}$, presentando importantes diferencias estadísticas tanto espaciales como temporales ($p < 0.05$). La dinámica espacial y temporal de esta variable fue congruente con los recuentos totales de BP ($p = 0.84$; $p < 0.05$; Fig. 7A). Los valores de biomasa pro-

medio más elevados se presentaron en la región litoral de Las Juntas ($33.13 \mu\text{gC L}^{-1}$) y la zona superficial de la Presa ($35.47 \mu\text{gC L}^{-1}$) (Fig. 7B). La distribución vertical promedio en la Presa mostró una ligera tendencia a disminuir con la profundidad (Fig. 8A).

Los mayores valores mensuales promedio de carbono bacteriano se presentaron en julio ($42.66 \mu\text{gC L}^{-1}$) y noviembre ($41.10 \mu\text{gC L}^{-1}$) de 2004 y en enero de 2005 ($34.23 \mu\text{gC L}^{-1}$) (Fig. 8B). De manera general, en el primer caso, dichos niveles fueron atribuidos a las abundancias celulares altas. En los otros dos meses, en cambio, la biomasa total fue producto de contribuciones altas de los tamaños mayores a $0.54 \mu\text{m}^3$ (31.71% y 26.30%, respectivamente) en relación a las frecuencias de los demás muestreros (< 20.13%).



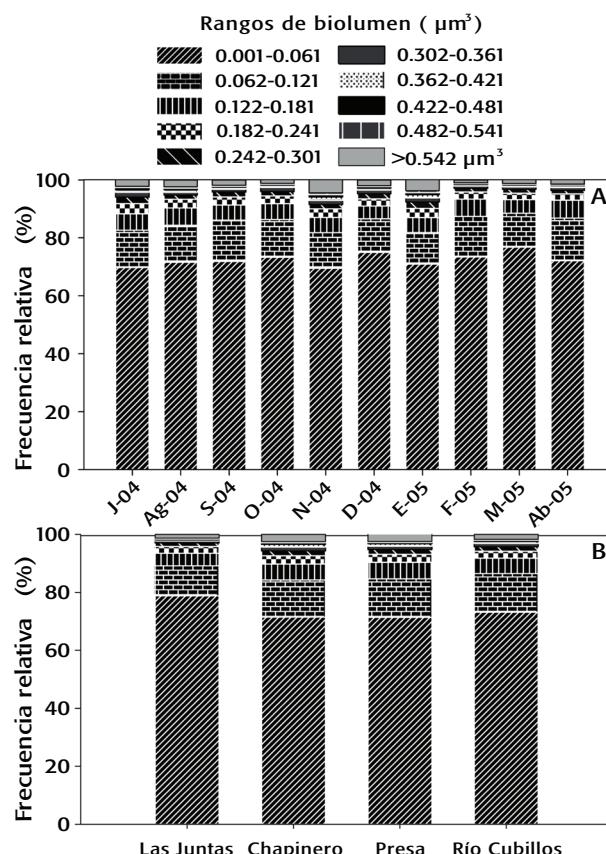


Figura 6A-B. Distribución de frecuencias relativas promedio en los rangos de biovolumen procariota según la variabilidad temporal (A) y espacial (B) en el embalse del Neusa. J= julio, Ag= agosto, S= septiembre, O= octubre, N= noviembre, D= diciembre, E= enero, F= febrero, M= marzo, A= abril, 04= 2004, 05= 2005.

DISCUSIÓN

Las concentraciones de nutrientes inorgánicos y la proporción N:P indicaron la prevalencia de condiciones limitantes, principalmente por fósforo. La disponibilidad de éstos en el embalse del Neusa, ha sido con frecuencia asociada al aumento en los niveles de precipitación en la zona y a la baja estabilidad en la columna de agua (Márquez & Guillot, 2001; Roldán & Ramírez, 2008). Bajo estas condiciones de fertilización observamos los máximos números de NA, los cuales coincidieron con incrementos en la abundancia de algunos grupos microfitoplantónicos (e.g. diatomeas) y en la concentración de clorofila a reportados en otros trabajos paralelos (Barrios, 2005; Rosso-Londoño, 2005; Canosa & Pinilla, 2007).

No fue posible demostrar una relación entre la concentración de nutrientes y la densidad del BP ($p > 0.05$), sin embargo, este control podría presentarse indirectamente a través del suministro de sustratos orgánicos derivados del fitoplancton, en especial durante períodos de alta producción fitoplantónica (Thomas *et al.*, 1991; Heathwaite, 1993). Para los sistemas andinos, incluyendo este reservorio, Canosa y Pinilla (2007) detectaron una relación negativa entre las abundancias de BP y microfitoplantón, atribuyéndola a posibles interacciones de competencia por fósforo. En el presente estudio, en cambio, se encontraron asociaciones positivas entre la dinámica de NA y la abundancia y contenido de carbono de BP ($\rho = 0.55$ y 0.47 ; $p < 0.05$) indicando posibles acoplamientos entre ambos componentes, de manera similar

a lo observado en ambientes templados (Simon *et al.*, 1992; Weisse & MacIsaac, 2000). Esto sugiere que las bajas y moderadas concentraciones de nutrientes inorgánicos en el embalse favorecen una participación activa de la fracción pequeña del fitoplancton ($< 20 \mu\text{m}$), cuya producción es quizás reciclada y retenida eficientemente en la columna de agua por la actividad del BP.

Las abundancias de BP registradas aquí fueron mayores a las observadas anteriormente para este reservorio (Canosa & Pinilla, 2007) y otros sistemas de la región oriental de la cordillera de Los Andes colombianos (Canosa & Pinilla, 1999, 2001). Sin embargo, los rangos de las abundancias de BP y NFH así como el de la biomasa de BP, son coherentes con los números reportados para otros ambientes líticos tropicales (Bouvy *et al.*, 1998; Furtado *et al.*, 2001; Macek *et al.*, 2009), subtropicales (Sommaruga & Conde, 1997), templados (Simon *et al.*, 1992; Furtado *et al.*, 2001) y de alta montaña (Weisse, 1990; Wille *et al.*, 1999; Hinder *et al.*, 1999; Pulido-Villena *et al.*, 2003), especialmente aquellos con bajas y moderadas concentraciones de nutrientes inorgánicos.

En Las Juntas, los conteos mayores de BP coincidieron ocasionalmente con los niveles altos de contenido de carbono. La superioridad en este sector, pareció ser resultado de un mayor aporte de sustratos orgánicos, procedente de la zona litoral y derivado de la máxima cobertura y biomasa ($600 - 900 \text{ g peso seco m}^{-2}$) de la macrofita *Egeria densa* Planck para el sistema (Carrillo *et al.*, 2006), así como a una menor remoción por pastoreo, deducida a partir de los conteos bajos de NFH. Por otra parte, estaciones con

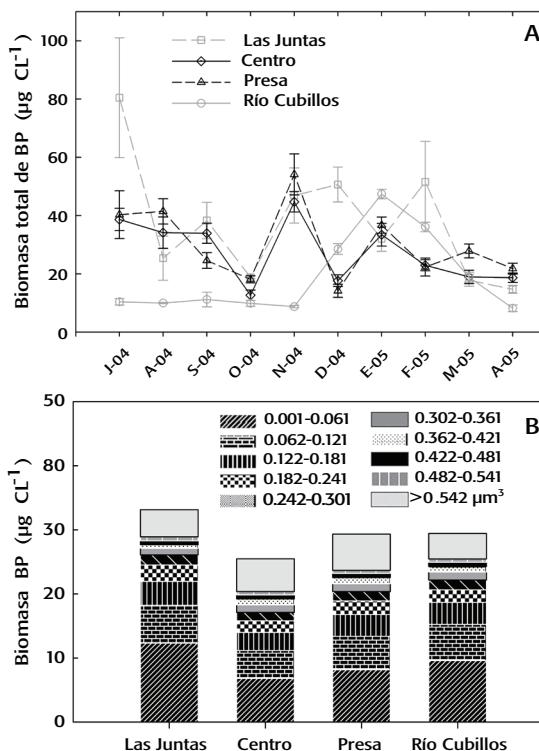


Figura 7A-B. Variabilidad temporal de la biomasa procariota en las estaciones superficiales (A), y distribución de la biomasa promedio en los rangos de biovolumen procariota entre sectores (B) en el embalse del Neusa. Las barras indican el error estándar.

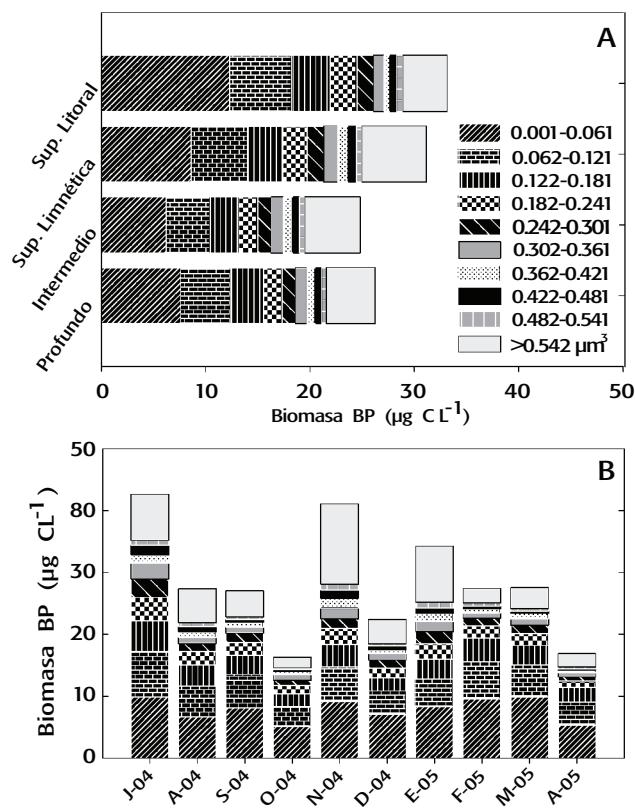


Figura 8A-B. Distribución de la biomasa promedio en los rangos de biovolumen procariota en el perfil vertical de la Presa (A) y durante el periodo de estudio (B) en el embalse del Neusa. J= julio, Ag= agosto, S= septiembre, O= octubre, N= noviembre, D= diciembre, E= enero, F= febrero, M= marzo, A= abril, 04= 2004, 05= 2005.

densidades menores de BP, como el centro del embalse y la Presa, aportaron eventualmente las biomassas mayores, indicando que la distribución de tamaños celulares puede ser relevante, en algunos casos, sobre todo cuando hay un incremento substancial en las frecuencias de los rangos de mayor tamaño (Simon, 1987).

En el río Cubillos, altas densidades de BP y NA, estuvieron asociadas al aumento del nivel del embalse ($\rho = 0.98$; $p < 0.05$), así como al represamiento de este afluente y la inmersión de su ribera y barras de sedimentos en la desembocadura al reservorio. Estudios anteriores en este sistema (Niño & Guillot, 2004) y otros ambientes léticos (Coveney *et al.*, 2002; Song *et al.*, 2007; Stener, 2008), identificaron al descenso del nivel del agua, la exposición de sedimentos a la intemperie y su posterior inmersión, como un mecanismo periódico para la liberación de nutrientes a la columna de agua, especialmente de fósforo.

Los valores promedio y la distribución de frecuencias de biovolúmenes de BP en el Neusa, revelaron un predominio de células pequeñas. Los rangos de valores fueron similares a otras estimaciones por análisis de imagen para sistemas léticos oligotróficos, tanto en preparaciones con naranja de acridina (Cole *et al.*, 1993; Posch *et al.*, 2001), como con el fluorocromo DAPI ($C_{16}H_{17}Cl_2N_5$: 4', 6' diamidino, 2 fenil indol) (Nakano & Kawabata, 2000; Hernández-Avilés *et al.*, 2012).

De acuerdo a Young (2007), la prevalencia de uno u otro tamaño o morfotipo celular, puede ser el resultado de varias fuerzas selectivas tales como la dispersión, la motilidad, la disponibilidad de nutrientes, la remoción por pastoreo y la evasión a la depredación. Hasta el momento ninguna de estas consideraciones se ha valorado en el embalse del Neusa. Sin embargo, el presente estudio encontró una tendencia temporal al incremento en la proporción de células en el rango de tamaños menor, lo cual coincidió con la transición a condiciones limitantes por fósforo ($N:P > 16$) para la producción fitoplanctónica, así como la incidencia de relaciones significativas de la concentración de fósforo total con el biovolumen promedio y el porcentaje de células en el menor rango de tamaño ($\rho = 0.24$ y -0.23 , respectivamente; $p < 0.05$). De acuerdo con algunos estudios en ambientes oligotróficos, la recurrencia de tallas pequeñas de las células bacterianas en el Neusa podría conferir un incremento en la superficie de captación de sustancias con respecto al volumen celular, además de un ahorro energético para el transporte de éstas al interior de la célula (Roszakt & Colwell, 1987; Schut *et al.*, 1997).

Parte de los supuestos al inicio del presente estudio, era mostrar que el moldeamiento de la estructura de las tallas celulares del BP, podría atribuirse al efecto sinérgico de la disponibilidad de nutrientes inorgánicos y al pastoreo potencial por NFH; este último, a través de la selección de aquellos morfotipos dentro del rango óptimo de captura del depredador (Posch *et al.*, 1999). En sistemas experimentales, González *et al.* (1990) reportaron tasas de remoción por pastoreo 2 a 4 veces mayores sobre bacterias con biovolúmenes cercanos a $0.66 - 0.68 \mu\text{m}^3$, en comparación con tratamientos basados en menores tamaños de presas de $\sim 0.08 \mu\text{m}^3$. En otros trabajos con muestras procedentes de ambientes léticos, los bivolúmenes entre $0.2 - 0.6 \mu\text{m}^3$ registraron una alta remoción por diferentes grupos de NFH, mientras que aquellos $< 0.2 \mu\text{m}^3$ prevalecieron sin ser consumidas en la mayoría de los casos (Šimek & Chrzanowski, 1992). De acuerdo a este último tamaño crítico, cerca del 60 % del contenido total de carbono procariota en el embalse del Neusa prevalece y escasamente es transferido a niveles tróficos superiores a través del pastoreo.

A menudo, la incidencia de células de mayor tamaño se asocia a poblaciones metabólicamente activas, en crecimiento de biomasa y/o en proceso de división celular, cuando no hay limitación por sustratos (Koton-Czarnecka & Chróst, 2002). Según lo observado en este trabajo y en relación a lo argumentado por otros autores (Šimek & Chrzanowski, 1992; Jürgens & Matz, 2002), la presión selectiva del pastoreo por este tipo de células procariotas remueve eficientemente la producción procariota nueva, manteniendo relativamente estable la biomasa de células menos activas o que encuentran protección al pastoreo. Dichos argumentos, sin embargo, sólo pueden ser corroborados para el embalse del Neusa, mediante la estimación de un balance entre las tasas de productividad bacteriana y la mortalidad debida al pastoreo.

Las asociaciones encontradas en algunos estudios entre BP y NFH, pueden reflejar la dependencia del NFH por su presa (Sanders *et al.*, 1992; Gasol & Vaqué, 1993), así como una respuesta al suministro de material orgánico e inorgánico a procariotas, derivado de la excreción y el reciclaje de nutrientes por parte de los bacterióvoros (Sherr *et al.*, 1983). En este trabajo, la dinámica general de NFH en el embalse, estuvo asociada débilmente con el contenido total de carbono y el biovolumen promedio del BP ($\rho = 0.33$ y 0.35 ; $p < 0.05$), la ausencia de fuertes relaciones entre ambos componentes, se ha atribuido con frecuencia al resultado de condiciones ambientales limitantes para el BP (Pernthaler, 2005), la mixotrofía (Medina-Sánchez *et al.*, 2004) y la depredación ejercida por otras fracciones zoopláncticas (micro y mesozoopláncton) sobre el NFH y en menor proporción sobre el BP (Gasol & Vaqué, 1993; Tadonléké *et al.*, 2004). En relación a este último factor, los ciliados constituyeron el grupo numéricamente dominante del microzoopláncton (promedio de $1.86 \times 10^4 \text{ cél. L}^{-1}$), revelando mayores abundancias promedio en la región litoral ($2.75 \times 10^4 \text{ cél. L}^{-1}$) y el estrato profundo de la Presa ($2.98 \times 10^4 \text{ cél. L}^{-1}$), así como altos valores ($2.69 - 5.83 \times 10^4 \text{ cél. L}^{-1}$) en la época de lluvias (datos sin publicar). Estos números eventualmente coincidieron con bajas abundancias de NFH y BP, aunque, su distribución espacial y temporal careció de relaciones estadísticamente significativas ($p > 0.05$).

El aporte de la mixotrofía a la remoción de la biomasa procariota, a menudo se ha asociado a la inhibición de la fotosíntesis por las altas irradiancias de luz y a la escasez de nutrientes propia de estos sistemas (Medina-Sánchez *et al.*, 2004). En este trabajo, la detección de potenciales flagelados mixotróficos de los géneros *Mallomonas* y *Dinobryon* (máxima abundancia: $1.2 \times 10^3 \text{ cél. L}^{-1}$ en marzo), coincidió con una disminución progresiva en la biomasa de BP entre enero – abril (datos sin publicar).

Aun cuando se pretendía valorar a los NFH como posible factor de control de la abundancia y del biovolumen de BP, parecería que en sistemas oligotróficos como el estudiado, la producción fitoplanctónica y la disponibilidad de nutrientes tienen mayor relevancia. El predominio de una estructura de tallas dominada por células pequeñas ($< 0.18 \mu\text{m}^3$), sugiere la existencia de un reservorio de carbono importante, que aparentemente es menos vulnerable a la remoción por bacterivoría en comparación a tamaños mayores. Esta particularidad en el embalse del Neusa se traduce en una transferencia poco eficiente de biomasa a través del ciclo microbiano a los niveles tróficos superiores.

Esfuerzos futuros deberán ser encaminados a la evaluación de la contribución de la bacterivoría a la remoción de biomasa procariota, y cómo es que este factor de control modela también la estructura de los diferentes grupos taxonómicos y funcionales en la columna de agua de los sistemas altoandinos.

AGRADECIMIENTOS

A Colciencias y a la Universidad Jorge Tadeo Lozano por su financiamiento al proyecto “Estructura y variación espacio-temporal de la comunidad bacteriana en el embalse del Neusa, un ecosistema altoandino”. A los laboratorios de Microbiología Acuática y Limnología de la Universidad Jorge Tadeo Lozano de Bogotá por proporcionar las instalaciones, el material y los equipos para el procesamiento de las muestras. A la Corporación Regional Autónoma (CAR), por facilitar la información hidrológica y la ayuda logística en campo.

REFERENCIAS

- BARRIOS, B. P. 2005. Variaciones estacionales y verticales de la composición, abundancia y diversidad de la comunidad fitoplanctónica del embalse del Neusa. Tesis de Licenciatura en Biología Marina. Facultad de Biología Marina, Universidad Jorge Tadeo Lozano, Bogotá, Colombia. 133 p.
- BERMÚDEZ, R. E. & P. O. ROBLEDO. 1972. Mapificación, inventario y datos forestales, plan de reforestación y aspectos socio-demográficos del embalse del Neusa, Cundinamarca. Tesis de Ingeniería Forestal. Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Bogotá. 127 p.
- BOUVY, M., R. ARFI, P. CECCHI, D. CORBIN, M. PAGANO, L. SAINT-JEAN & S. THOMAS. 1998. Trophic coupling between bacterial and phytoplanktonic compartments in shallow tropical reservoirs (Ivory Coast, West Africa). *Aquatic Microbial Ecology* 15 (1): 25-37.
- CANOSA, A. & G. PINILLA. 1999. Bacteriological eutrophication indicators in four Colombian water bodies (South America). *Lakes and Reservoirs: Research and Management* 4 (1): 23-27.
- CANOSA, A. & G. PINILLA. 2001. Total bacterial populations in three lentic water bodies of the Colombian Andes using the epifluorescence technique. *Lakes and Reservoirs: Research and Management* 6 (2): 169-174.
- CANOSA, A. & G. PINILLA. 2007. Relaciones entre las abundancias del bacteriplancton y del fitoplancton en tres ecosistemas líticos de los Andes Colombianos. *Revista de Biología Tropical* 55 (1): 135-146.
- CAR (Corporación Autónoma Regional). 2005. *Datos hidrológicos e hidráulicos del embalse del Neusa*. Información proporcionada por la CAR, Bogotá. 21 p.
- CARRILLO, Y. A. GUARÍN & G. GUILLOT. 2006. Biomass distribution, growth and decay of *Egeria densa* in a tropical high-mountain reservoir (Neusa, Colombia). *Aquatic Botany* 85 (1): 7-15.
- CHRZANOWSKY, T. H. & J. P. GROVER. 2001. Effects of mineral nutrients on the growth of bacterio- and phytoplankton in two southern reservoirs. *Limnology and Oceanography* 40 (6): 1319-1330.
- COLE, J. J., M. L. PACE, N. F. CARACO & G. S. STEINHART. 1993. Bacterial biomass and cell size distributions in lakes: More and larger cells in anoxic waters. *Limnology and Oceanography* 38 (8): 1627-1632.
- COVENY, M. F., D. L. STITES, E. F. LOWE, L. E. BATTOE & R. CONROW. 2002. Nutrient removal from eutrophic lake water by wetland filtration. *Ecological Engineering* 19 (2): 141-159.
- EATON, A. D., L. S. CLESCEMI, A. E. GREENBERG & M. A. H. FRANSON (Eds.). 1995. *Standard methods for the examination of water and wastewater*. 19th ed. American Public Health Association (APHA). Washington, D. C. Folio variado.
- FUHRMAN, J. A. 1999. Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects. *Nature* 399 (6736): 541-548.
- FURTADO, A. L. S., P. CASPER & F. A. ESTEVES. 2001. Bacterioplankton abundance, biomass and production in a Brazilian coastal lagoon and in two German lakes. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 73 (1): 39-49.
- GASOL, J. M. & D. VAQUE. 1993. Lack of coupling between heterotrophic nanoflagellates and bacteria: a general phenomenon across aquatic systems?. *Limnology and Oceanography* 38 (3): 657-665.
- GONZÁLEZ, J. M., E. B. SHERR & B. F. SHERR. 1990. Size-selective grazing on bacteria by natural assemblages of estuarine flagellates and ciliates. *Applied and Environmental Microbiology* 56 (3): 583-589.
- HEATHWAITE, A. L. 1993. Nitrogen cycling in surface waters and lakes. In: Burt, T. P., A. L. Heathwaite & S. T. Trudgill (Eds.). *Nitrate: processes, patterns, and management*. John Wiley and Sons, Chichester, pp. 99-140.
- HERNÁNDEZ-AVILÉS, J. S., R. BERTONI, M. MACEK & C. CALLIERI. 2012. Why bacteria are smaller in the epilimnion than in the hypolimnion? A hypothesis comparing temperate and tropical lakes. *Journal of Limnology* 71 (1): 104-111.
- HINDER, B., I. BAUR, K. HANSELMANN & F. SCHANZ. 1999. Microbial food web in an oligotrophic high mountain lake (Jöri Lake III, Switzerland). *Journal of Limnology* 58 (2): 162-168.
- JÜRGENS, K., J. PERNTHALER, S. SCHALLA & R. AMANN. 1999. Morphological and compositional changes in a planktonic bacterial community in response to enhanced protozoan grazing. *Applied and Environmental Microbiology* 65 (3): 1241-1250.
- JÜRGENS, K. & H. GÜDE. 1994. The potential importance of grazing-resistant bacteria in planktonic systems. *Marine Ecology Progress Series* 112 (1): 169-188.
- JÜRGENS, K. & C. MATZ. 2002. Predation as a shaping force for the phenotypic and genotypic composition of planktonic bacteria. *Antonie van Leeuwenhoek* 81 (1-4): 413-434.
- KEPNER JR, R. L. & 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 (4): 603-615.
- KOTON-CZARNECKA, M. & R. J. CHRÓST. 2002. Measurements of protozoan grazing on bacteria by means of [³H-thymidine]-labeled natural assemblages of lake bacteria. *Polish Journal of Environmental Studies* 11 (4): 385-393.
- LARRAHONDO-MOLINA, M. 1992. Aprovechamiento acuícola de embalses en Colombia. In: Juárez, J. R. & E. Varsi. Avances en el manejo y aprovechamiento acuícola de embalses en América Latina y el Caribe. Proyecto Aquila II. FAO, Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, Roma, 172 p. Disponible en línea en: <http://www.fao.org/docrep/field/003/ab488s/AB488S00.htm#TOC>. (consultado el 20 Mayo 2010).
- MACEK, M., J. ALCOCER, A. LUGO-VÁZQUEZ, M. E. MARTÍNEZ-PÉREZ, L. PERALTA-SORIANO & G. VILACLARA-FATJÓ. 2009. Long term picoplankton dyna-

- mics in a warm-monomictic, tropical high altitude lake. *Journal of Limnology* 68 (2): 183-192.
- MEDINA-SÁNCHEZ, J. M., M. VILLAR-ARGAIZ & P. CARRILLO. 2004. Neither with nor without you: a complex algal control on bacterioplankton in a high mountain lake. *Limnology and Oceanography* 49 (5): 1722-1733.
- MÁRQUEZ, G. E. & G. H. GUILLOT. 2001. *Ecología y efecto ambiental de embalses: aproximación con casos colombianos*. Vol. 1. Instituto de Estudios Ambientales (IDEA), Universidad Nacional de Colombia, Medellín. 218 p.
- NAKANO, S. & Z. KAWABATA. 2000. Changes in cell volume of bacteria and heterotrophic nanoflagellates in a hypereutrophic pond. *Hydrobiologia* 428 (1-3): 197-203.
- NIÑO-GARCÍA, J. P. & G. GUILLOT. 2004. Variación espacio-temporal de las tasas de sedimentación del nitrógeno y fósforo en el sestón del embalse del Neusa, Colombia. *Actualidades Biológicas* 26 (80): 39-49.
- NORLAND, S. 1993. The relationship between biomass and volume of bacteria. In: KEMP, P., B. SHERR, E. SHERR & J. COLE (Eds.). *Handbook of methods in aquatic microbial ecology*. Lewis Publisher. Boca Raton, pp. 303-307.
- PACE, M. L. & J. J. COLE. 1994. Comparative and experimental approaches to top-down and bottom-up regulation of bacteria. *Microbial Ecology* 28 (2): 181-193.
- PERNTHALER, J., T. POSCH, K. ŠIMEK, J. VRBA, R. AMANN & R. PSENNER. 1997. Contrasting bacterial strategies to coexist with a flagellate predator in an experimental microbial assemblage. *Applied and Environmental Microbiology* 63 (2): 596-601.
- PERNTHALER, J. 2005. Predation on prokaryotes in the water column and its ecological implications. *Nature Reviews Microbiology* 3 (739): 537-546.
- POMEROY, L. R., P. J. LE B. WILLIAMS, F. AZAM & J. E. HOBBIE. 2007. The Microbial Loop. *Oceanography* 20 (2): 28-33.
- POSCH, T., K. ŠIMEK, J. VRBA, J. PERNTHALER, J. NEDOMA, B. SATTLER, B. SONNTAG & R. PSENNER. 1999. Predator-induced changes of bacterial size-structure and productivity studied on an experimental microbial community. *Aquatic Microbial Ecology* 18 (3): 235-246.
- POSCH, T., M. LOFERER-KRÖSSACHER, G. GAO, A. ALFREIDER, J. PERNTHALER & 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 (1): 55-63.
- PULIDO-VILLENA, E., E. ORTEGA-RETUERTA, R. MORALES-BAQUERO & I. RECHE. 2003. El papel de la escala en los patrones de variación del bacterioplankton en lagunas de alta montaña. *Limnetica* 22 (1-22): 183-193.
- ROLDÁN, G. A. & J. J. RAMÍREZ. 2008. *Fundamentos de limnología neotropical*. 2a ed. Editorial Universidad de Antioquia, Medellín. 442 p.
- ROZAKT, D. B. & R. R. COLWELL. 1987. Survival strategies of bacteria in the natural environment. *Microbiological Reviews* 51 (3): 365-379.
- ROSSO-LONDOÑO, M. C. 2005. Variación de la abundancia del viriplancton y la clorofila a en el embalse del Neusa. Tesis de Licenciatura en Biología Marina. Facultad de Biología Marina, Universidad Jorge Tadeo Lozano, Bogotá, Colombia. 120 p.
- SANDERS, R. W., D. A. CARON & U-G. BERNINGER. 1992. Relationships between bacteria and heterotrophic nanoplankton in marine and fresh waters: an inter-ecosystem comparison. *Marine Ecology Progress Series* 86: 1-14.
- SARMENTO, H. 2012. New paradigms in tropical limnology: the importance of the microbial food web in tropical lakes. *Hydrobiologia* 686 (1): 1-14.
- SCHUT, F., R. A. PRINS & J. C. GOTTSCHAL. 1997. Oligotrophy and pelagic marine bacteria: Facts and fiction. *Aquatic Microbial Ecology* 12 (2): 177-202.
- SHERR, E. B. & B. F. SHERR. 1987. High rates of consumption of bacteria by pelagic ciliates. *Nature* 325 (6106): 710-711.
- SHERR, E. B. & B. F. SHERR. 1993. Staining of heterotrophic protist for visualization via epifluorescence microscopy. In: Kemp, P., B. Sherr, E. Sherr & J. Cole (Eds.). *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology*. Lewis Publishers. Boca Raton, pp. 213-228.
- SHERR, B. F., E. B. SHERR & T. BERTMAN. 1983. Grazing, growth and ammonium excretion rates of heterotrophic microflagellate fed with four species of bacteria. *Applied and Environmental Microbiology* 45 (4): 1196-1201.
- SHERR, B. F., E. B. SHERR & J. McDANIEL. 1992. Effect of protistan grazing on the frequency of dividing cells in bacterioplankton assemblages. *Applied and Environmental Microbiology* 58 (8): 2381-2385.
- SHERR, E. B., E. A. CARON & B. F. SHERR. 1993. Preservation and storage of samples for enumeration of heterotrophic protist. In: Kemp, P., B. Sherr, E. Sherr & J. Cole (Eds.). *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology*. Lewis Publishers. Boca Raton, pp. 207-212.
- SIERACKI, M. E., P. W. JOHNSON & J. McN. SIERBURTH. 1985. Detection, enumeration and sizing of planktonic bacteria by image-analyzed epifluorescence microscopy. *Applied and Environmental Microbiology* 49 (4): 799-810.
- SIERACKI, M. E., S. E. REICHENBACH & K. L. WEBB. 1989. Evaluation of automated threshold selection methods for accurately sizing microscopic fluorescent cells by image analysis. *Applied and Environmental Microbiology* 55 (11): 2762-2772.
- ŠIMEK, K., J. VRBA, J. PERNTHALER, T. POSH, P. HARTMAN, J. NEDOMA & R. PSENNER. 1997. Morphological and compositional shifts in an experimental bacterial community influenced by protist with contrasting feeding modes. *Applied and Environmental Microbiology* 63 (2): 587-595.
- ŠIMEK, K. & T. H. CHRZANOWSKI. 1992. Direct and indirect evidence of size-selective grazing on pelagic bacteria by freshwater nanoflagellates. *Applied and Environmental Microbiology* 58 (11): 3715-3720.
- SIMON, M. 1987. Biomass and production of small and large free-living and attached bacteria in Lake Constance. *Limnology and Oceanography* 32 (3): 591-607.
- SIMON, M. & F. AZAM. 1989. Protein content and protein synthesis rates of planktonic marine bacteria. *Marine Ecology Progress Series* 51 (3): 201-213.

- SIMON, M., B. C. CHO & F. AZAM. 1992. Significance of bacterial biomass in lakes and the ocean: comparison to phytoplankton biomass and biogeochemical implications. *Marine Ecology-Progress Series* 86: 103-110.
- SOMMARUGA, R. & D. CONDE. 1997. Seasonal variability of metabolically active bacterioplankton in the euphotic zone of a hypertrophic lake. *Aquatic Microbial Ecology* 13 (3): 241-248.
- SONG, K.-Y., K.-D. ZOH & H. KANG. 2007. Release of phosphate in a wetland by changes in hydrological regime. *Science of the Total Environment* 380 (1-3): 13-18.
- STENER, R. W. 2008. Review paper on the phosphorus limitation paradigm for lakes. *International Review of Hydrobiology* 93 (4-5): 433-445.
- STROM, S. 2000. Bacterivory: interactions between bacteria and their grazers. In: Kirchman, D.L. (Ed.). *Microbial ecology of the oceans*. Wiley-Liss. New York, pp. 351-386.
- TADONLÉKÉ, R. D., B. PINEL-ALLOUL, N. BOURBONNAIS & F. R. PICK. 2004. Factors affecting the bacteria-heterotrophic nanoflagellate relationship in oligo-mesotrophic lakes. *Journal of Plankton Research* 26 (6): 681-695.
- THOMAS, W. H., B. C. CHO & F. AZAM. 1991. Phytoplankton and bacterial production and biomass in subalpine Eastern Brook Lake, Sierra Nevada, California. I. Seasonal interrelationships between the two biotic groups. *Arctic and Alpine Research* 23 (3): 287-295.
- TORSVIK, V., L. ØVREÅS & T. F. THINGSTAD. 2002. Prokaryotic diversity-magnitude, dynamics, and controlling factors. *Science* 296 (5570): 1064-1066.
- WEINBAUER, M. 2004. Ecology of prokaryotic viruses. *FEMS Microbiology Reviews* 28 (2): 127-181.
- WEISSE, T. 1990. Trophic interactions among heterotrophic microplankton, nanoplankton, and bacteria in Lake Constance. *Hydrobiologia* 191 (1): 111-122.
- WEISSE, T. & E. MACISAAC. 2000. Significance and fate of bacterial production in oligotrophic lakes in British Columbia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57 (1): 96-105.
- WILLE, A., B. SONNTAG, B. SATTLER & 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 (2): 117-126.
- YOUNG, K. D. 2007. Bacterial morphology: why have different shapes?. *Current Opinion in Microbiology* 10 (6): 596-600.
- ZAR, J. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4th ed. Prentice Hall, New York. 663 p.

Recibido: 7 de noviembre de 2013.

Aceptado: 23 de junio de 2014.