

# Evaluación de la eficiencia fotosintética del fitoplancton en un lago amazónico (Lago Boa) y en un lago andino (Lago Guatavita)

Gabriel A. PINILLA<sup>1</sup>

## RESUMEN

La relación entre la fluorescencia variable y la fluorescencia máxima ( $F_v/F_m$ ) de las comunidades de algas se ha utilizado comúnmente como una medida de la eficiencia fotosintética del fitoplancton. Dicha eficiencia puede estar afectada por la localización de los ambientes acuáticos en distintas provincias limnológicas. En este trabajo se quiso establecer la diferencia en la relación  $F_v/F_m$  entre el lago Boa (150 msnm, Amazonía colombiana) y el lago Guatavita (3000 msnm, cordillera oriental de los Andes colombianos). Los promedios de las eficiencias medidas fueron en general bajos (0,212 a 0,367 y 0,089 a 0,32 en los lagos Boa y Guatavita, respectivamente), lo que señala estrés fisiológico para las algas. La eficiencia fue mayor en aguas intermedias y presentó cambios fuertes entre épocas de muestreo y entre ecosistemas. En aguas superficiales se presentó fotoinhibición, la cual fue más fuerte en Guatavita. La eficiencia fotosintética fue menor en el lago andino debido posiblemente a diferencias climáticas, de altura sobre el nivel del mar y de estratificación. Durante los ensayos de laboratorio se observó que la eficiencia disminuyó con el tiempo, lo cual pudo deberse a una aclimatación de las algas a la oscuridad. Los datos de laboratorio confirmaron que el fitoplancton epilimnético del lago Guatavita estuvo fotoinhibido en la época de estratificación.

## PALABRAS CLAVE

Eficiencia fotosintética, fitoplancton, Amazonas, Andes

# *Evaluation of the phytoplanktonic photosynthetic efficiency in an Amazon Lake (Lake Boa) and in an Andean Lake (Lake Guatavita)*

## ABSTRACT

Commonly relation between variable fluorescence and maximum fluorescence ( $F_v/F_m$ ) of the algae community has been utilized like a measure of the phytoplanktonic photosynthetic efficiency. Such efficiency can be affected by the water bodies' location in different limnological provinces. The goal of this work was to establish the differences in the  $F_v/F_m$  rate between Lake Boa (150 masl Colombian Amazon) and Lake Guatavita (3000 masl, East Range in the Colombian Andes). In general, averages of the photosynthetic efficiencies were low (0.212 to 0.367 and 0.089 to 0.32 in lakes Boa and Guatavita, respectively), which indicate physiological stress to algae. Efficiency was higher in middle waters and changed strongly between sample periods and ecosystems. Photoinhibition occurred in superficial waters was greater in Lake Guatavita. Photosynthetic efficiency was smaller in the Andean lake do possibly to climatic differences, elevation above sea level and stratification. During laboratory assays efficiency decreased along time, caused probably by the darkness adaptation of the algae. Laboratory data confirmed that epilimnetic phytoplankton of the Lake Guatavia was photoinhibited at the stratification period.

## KEY WORDS

Photosynthetic efficiency, phytoplankton, Amazon, Andean

<sup>1</sup> Universidad Nacional de Colombia, Avenida carrera 30 No 45-03 Edificio 421 Oficina 205, Bogotá, Colombia. Fax 57-1-3165310, Tel. 57-1-3165000 Ext. 11319. E-mail: gapinillaa@unal.edu.co

## INTRODUCCIÓN

Las primeras medidas de fluorescencia fueron hechas por Lorenzen en 1966 (Kiefer y Reynolds, 1992) y a partir de allí se han utilizado como de indicador de la biomasa algal, para diagnosticar la fotoinhibición y la limitación por nutrientes (Kiefer y Reynold, 1992; Parkhill *et al.*, 2001; Cullen y Davis, 2003) y como herramienta para investigar la relación entre la fotosíntesis del fitoplancton y los factores físicos y químicos de la columna de agua (Kolber y Falkowski, 1993; Oliver *et al.*, 2003). La fluorescencia también se ha empleado como una técnica para estimar la eficiencia de la fotosíntesis de fitoplancton mediante el uso de un inhibidor vegetal, el DCMU [3-(3,r-diclorofenil)-1, 1 dimetil urea] (Furuya y Li, 1992; Kiefer y Reynolds, 1992). Además, el DCMU se ha utilizado para evaluar la fotoinhibición, la respuesta de algunas especies a la intensidad de la luz o a los herbicidas (Neale y Priscu, 1995; Koblizek *et al.*, 1997; Moisan y Mitchell, 1999; Sigiura *et al.*, 1999; Komenda *et al.*, 2000) y la influencia del tamaño celular en la absorción de la luz (Olson *et al.*, 1996; Finkel, 2001).

La medición de la eficiencia a través de la fluorescencia se fundamenta en el proceso de transferencia de electrones durante la fotosíntesis. Kirk (1996) señala que en condiciones normales las algas pierden como fluorescencia cerca del 1% de la energía absorbida. Si la fotosíntesis se inhibe, ya sea porque los centros de reacción están cerrados o porque el fotosistema II está bloqueado por el DCMU, la fluorescencia se incrementa en cerca de un 3%. En consecuencia, en la oscuridad la fluorescencia es mínima ( $F_o$ ), pero aumenta en proporción a la reducción de la coenzima Q, alcanzando su máximo valor ( $F_m$ ) cuando todos los centros de reacción están cerrados por el exceso de luz (natural o artificial) o por la acción del DCMU. La diferencia entre  $F_m$  y  $F_o$  se denomina fluorescencia variable ( $F_v = F_m - F_o$ ). La eficiencia cuántica se refiere a la máxima eficiencia fotosintética de las algas e indica la capacidad de flujo de electrones no-cíclicos a través del fotosistema II (Cullen *et al.*, 1997; Magnusson, 1997). Puesto que  $F_m$  está relacionada con la transferencia de cuantos a los centros de reacción del fotosistema II, la proporción  $F_v/F_m$  es una medida de la eficiencia cuántica de la fotoquímica del fotosistema II (Cullen *et al.*, 1997).  $F_v$  y  $F_v/F_m$  permiten estimar la tasa de fotosíntesis e indirectamente la productividad del fitoplancton. Cullen *et al.* (1986) demostraron que la absorción de carbono radioactivo está altamente correlacionada con  $F_v$ .

Hasta la fecha no se ha medido en los lagos colombianos la eficiencia fotosintética del fitoplancton a través de la fluorescencia. Hipotéticamente, dicha variable puede estar influenciada no solamente por las condiciones particulares de cada ambiente sino también por la ubicación de cada lago en las distintas provincias limnológicas del país, las cuales han sido definidas por Donato (1998). En este documento se describen y analizan las variaciones en la eficiencia fotosintética del fitoplancton del lago Boa (provincia de tierras bajas) en relación con el ciclo hidrológico y

se compara dicha eficiencia con la de un lago de la provincia andina (lago Guatavita) en los periodos de estratificación y mezcla. Para este último lago, se analiza la eficiencia del fitoplancton superficial en condiciones de laboratorio y se compara con la de las algas de la zona profunda a fin de establecer los efectos de la aclimatación a la oscuridad.

## METODOLOGÍA

### LAGOS ESTUDIADOS

El lago Boa es un sistema de aguas claras asociado al río Metá, que se localiza a 71° 36' 28" LW y 0° 56' 33" LS, con una elevación de 150 msnm, en la región Amazónica colombiana (Pinilla, 2004), la cual pertenece a la provincia de tierras bajas según Donato (1998). Constituye un meandro que se conecta al río durante el pulso de inundación, el cual ocurre en los meses de mayo a julio. Durante la época de aguas bajas (octubre a marzo) el lago se aísla del río. Debido a esto su profundidad fluctúa entre 2 y 7 m durante el año. El lago Boa es distrófico y con mezclas permanentes (polimíctico) (Pinilla, 2004). El lago Guatavita es de origen glacial y se ubica en la Cordillera Oriental de los Andes colombianos a 2980 msnm. Sus coordenadas son 73° 46' 43" LW y 4° 58' 50" LN (Rivera *et al.*, 2005) y se halla dentro de la provincia andina (Donato, 1998). La profundidad máxima es de 20 m y no posee afluentes. Este lago es oligo-mesotrófico y monomíctico con periodo de inestabilidad vertical entre agosto y octubre dependiendo del año (Donato *et al.*, 2001; Rivera *et al.*, 2005). Dichos periodos de tendencia a la mezcla están asociados a la segunda temporada lluviosa que ocurre en la región andina entre agosto y noviembre.

### MEDICIÓN DE LAS VARIABLES FÍSICAS Y QUÍMICAS Y DETERMINACIÓN DE LA EFICIENCIA FOTOSINTÉTICA EN CAMPO

Los muestreos en el lago Boa se llevaron a cabo en agosto de 1999 (aguas en descenso) y marzo y mayo de 2000 (final de aguas bajas y aguas altas, respectivamente). En el lago Guatavita se hicieron en junio (periodo de estratificación) y octubre (época de mezcla) de 2000 y en diciembre (fase de reestratificación) de 2002. Se realizaron perfiles verticales, con mediciones cada 30 cm, de temperatura, radiación fotosintéticamente activa (PAR, 400 a 700 nm), oxígeno disuelto (OD), pH, conductividad eléctrica y potencial redox (PR) mediante una sonda Hydrolab®. En los dos lagos se colectaron muestras para determinar amonio ( $NH_3$ ; método Nessler) y fósforo reactivo soluble ( $PO_4^{3-}$ ; métodos del ácido ascórbico y del cloruro estañoso), para lo cual se siguieron las metodologías APHA (1998). Para la medición de la eficiencia fotosintética ( $F_v/F_m$ ) se colectaron muestras de agua en el centro de cada lago a diferentes profundidades, desde la superficie hasta el fondo (cada 30 cm en el lago Boa y a 0,05, 1, 5, 13,5, 15 y 19 m en el lago Guatavita), con una botella muestreadora Wilcox® alfa-horizontal. Se tomaron tres alcuotas de 40 ml de cada profundidad, se mantuvieron en oscuridad por 10 a 15 minutos

antes de medir la fluorescencia mínima ( $F_o$ ) con un fluorómetro de campo Turner Designs® modelo AU10. Se agregaron 2 o 3 gotas de DCMU disuelto en etanol y se leyó la fluorescencia máxima ( $F_m$ ) después de 60 segundos. La concentración final de DCMU fue de 10  $\mu$ M (Neale *et al.*, 1989).

**EXPERIMENTACIÓN EN LABORATORIO**

En junio y octubre de 2000 se colectaron 10 litros de agua del primer metro en el lago Guatavita y se transportaron en un recipiente oscuro hasta el Laboratorio de Limnología de la Universidad Jorge Tadeo Lozano. En el laboratorio el agua del lago se transfirió a tubos de ensayo (25 x 115 mm, 40 ml). Se utilizaron en total 15 tubos para medir, en grupos de tres,  $F_o$  y  $F_m$  durante 5 días consecutivos, con la misma metodología empleada en campo. Los tubos se mantuvieron en oscuridad a la temperatura medida en el lago (14 a 15 °C) en una incubadora de DBO.

**ANÁLISIS DE DATOS**

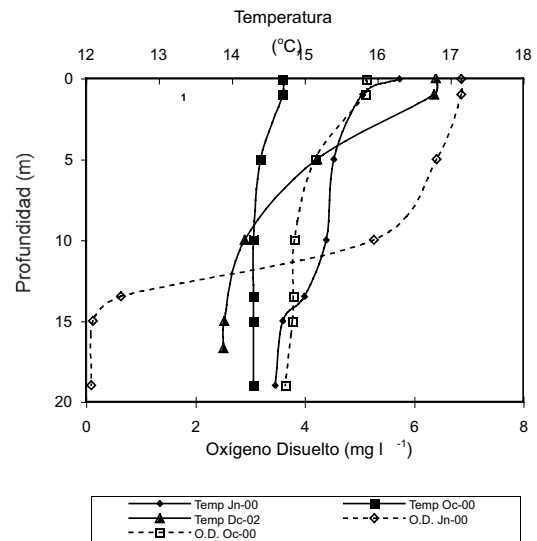
Se utilizaron las mediciones de  $F_o$  y  $F_m$ , tanto de campo como de laboratorio, para calcular la fluorescencia variable ( $F_v = F_m - F_o$ ) y la eficiencia fotosintética ( $F_v/F_m$ ). Las comparaciones entre la  $F_v/F_m$  de los cultivos de laboratorio mantenidos en oscuridad y la  $F_v/F_m$  de las muestras profundas del lago Guatavita, así como la comparación entre la  $F_v/F_m$  de los dos lagos, se realizaron mediante la estadística t de Student. Esta estadística también se utilizó para comparar las medidas de  $F_v/F_m$  entre muestreos en cada cuerpo de agua. Para conocer la influencia del  $PO_4^{3-}$ , el  $NH_3$ , la PAR y el PR sobre la eficiencia fotosintética de las comunidades de microalgas se utilizó la correlación de rangos de Spearman.

**RESULTADOS**

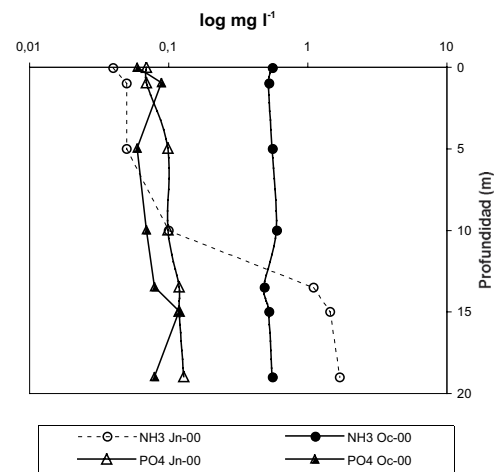
**CAMBIOS EN LA EFICIENCIA FOTOSINTÉTICA DE ACUERDO A LAS PROVINCIAS CONSIDERADAS**

La tabla 1 resume las características físicas y químicas de los lagos estudiados. La temperatura deja ver la influencia de la altitud sobre cada cuerpo de agua: en la provincia de tierras bajas el lago Boa es de aguas cálidas, mientras que en la provincia andina el lago Guatavita es de aguas frías. La columna de agua del lago Boa es más oxigenada, más ácida, menos mineralizada y con mayor disponibilidad de PAR. En el perfil vertical de Guatavita, por el contrario hay menos OD, el pH es ligeramente alcalino, la riqueza iónica, sin ser alta, es mayor y la luz se disipa en una masa de agua de mayor profundidad, por lo cual su promedio disminuye. Por otra parte, las desviaciones estándar indican que el ambiente físico es más fluctuante en Guatavita en cuanto a OD, pH, conductividad y PR, pero en el Boa hay mayores oscilaciones de temperatura y PAR.

La figura 1 muestra la distribución vertical de temperatura y OD de Guatavita en los meses de muestreo. Solo en octubre de



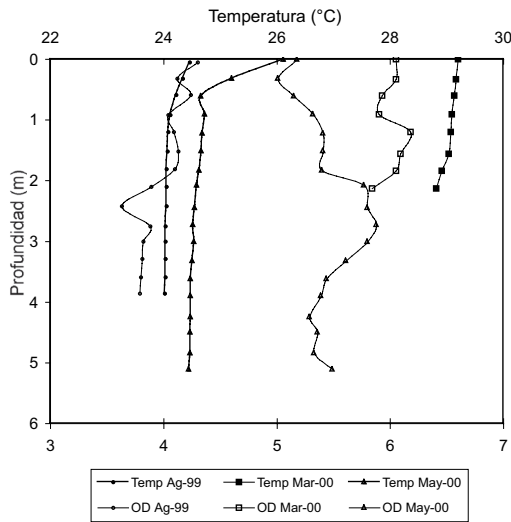
**Figura 1** - Perfiles de temperatura (°C) y OD (mg l<sup>-1</sup>) en la columna de agua del lago Guatavita en las épocas de estratificación (junio de 2000 y diciembre de 2002) y mezcla (octubre de 2000)



**Figura 2** - Concentraciones de  $NH_3$  y  $PO_4^{3-}$  (mg l<sup>-1</sup>) en la columna de agua del lago Guatavita en las épocas de estratificación (junio de 2000) y mezcla (octubre de 2000)

**Tabla 1** - Promedios y desviaciones estándar de algunas variables físicas y químicas en la columna de agua de los lagos estudiados

Variable	Lago Boa		Lago Guatavita	
	Promedio	Desv. Est.	Promedio	Desv. Est.
Temperatura (oC)	26,5	1,71	14,9	0,92
PAR ( $\mu E m^{-2} s^{-1}$ )	203,7	344,68	119,2	222,4
OD (mg l <sup>-1</sup> )	5,28	0,99	3,98	2,29
pH (unidades)	5,45	0,35	7,26	0,79
Conductividad ( $\mu S cm^{-1}$ )	4,02	0,55	17,7	20,1
PR (mV)	478,0	65,7	219,4	90,5



**Figura 3** - Perfiles de temperatura (°C) y OD (mg l<sup>-1</sup>) en la columna de agua del lago Boa en las épocas de aguas en descenso (agosto de 1999), final de aguas bajas (marzo de 2000) y aguas altas (mayo de 2000)

**Tabla 2** - Promedios y desviación estándar de la eficiencia fotosintética ( $F_v/F_m$ ) del fitoplancton de los lagos Boa y Guatavita

Fecha	Proceso Dominante	L. Boa	L. Guatavita	Des. Est.
Agosto de 1999	Aguas en descenso en el L. Boa	0,267	---	0,07
Marzo de 2000	Final de aguas bajas en el L. Boa	0,367	---	0,09
Junio de 2000	Estratificación en el L. Guatavita	---	0,105	0,1
Mayo de 2000	Aguas altas en el L. Boa	0,212	---	0,039
Octubre de 2000	Mezcla en el L. Guatavita	---	0,32	0,217
Diciembre de 2002	Estratificación en el L. Guatavita	---	0,089	0,047
PROMEDIO		0,282	0,171	---

**Tabla 3** - Diferencias significativas (>95%) en la eficiencia fotosintética del fitoplancton de los lagos Boa y Guatavita halladas mediante la comparación de promedios con la t de Student (la primera fila corresponde al valor t y la segunda a la probabilidad)

	Boa Ag-99	Boa Mz-00	Guatavita Jn-00	Guatavita Oc-00	Total Boa
Boa Mz-00	-2,98*	---	---	---	---
	0,003	---	---	---	---
Boa My-00	2,31**	4,99**	---	---	---
	0,015	0,0001	---	---	---
Guatavita Oc-00	---	---	-2,17*	---	---
	---	---	0,027	---	---
Guatavita Dc-02	---	---	0,034***	15,17**	---
	---	---	0,738	0	---
Total Guatavita	---	---	---	---	2,94**
	---	---	---	---	0,002

\* La diferencia significativa está dada por el promedio de la fila mayor que el de la columna. \*\* La diferencia significativa está dada por el promedio de la columna mayor que el de la fila. \*\*\* No hay diferencia significativa

2000 la temperatura y el OD tuvieron pocas diferencias entre el epilimnio y el hipolimnio, cuando el lago aparentemente se mezcló. Las variaciones verticales de nutrientes en este lago para las mismas épocas se consignan en la figura 2. En ella es evidente la elevada concentración de  $\text{NH}_3$  en el hipolimnio durante el periodo de estratificación. El comportamiento de estas mismas variables en el perfil vertical del lago Boa se puede ver en las figuras 3 (OD y temperatura) y 4 ( $\text{PO}_4^{3-}$  y  $\text{NH}_3$ ), en las cuales se observa que hubo cierta tendencia a una ligera estratificación térmica en la época de aguas altas (mayo de 2000), mientras que al final del periodo de aguas bajas (marzo de 2000, cuando la profundidad no superó los 2 m) tanto el OD como la temperatura fueron homogéneos en la columna de agua. En el lago Boa el  $\text{PO}_4^{3-}$  fue especialmente alto en toda la columna de agua en marzo de 2000.

En las figuras 5 y 6 se presenta el comportamiento de la eficiencia fotosintética del fitoplancton en la columna de agua de cada lago en las distintas épocas de muestreo. El comportamiento es muy diferente en uno y otro ecosistema, tanto en términos de eficiencias máximas y mínimas, como en sus variaciones en el perfil vertical. Mientras que en el lago Guatavita la eficiencia fluctuó con mayor amplitud (0 a 0,57) en el lago Boa esta variación fue ligeramente más estrecha (0,15 a 0,5). Las oscilaciones verticales fueron igualmente más pronunciadas en Guatavita. Estacionalmente (como se puede ver en la tabla 2), se observa que en el lago Boa la eficiencia fue menor en las épocas de aguas altas y en descenso y mayor en la fase de aguas bajas. En Guatavita la mayor eficiencia ocurrió en el epilimnio cuando el lago se mezcló (octubre de 2000).

Las diferencias en las eficiencias fotosintéticas del fitoplancton entre muestreos para cada lago, así como la diferencia en la eficiencia global entre ecosistemas, se presentan en la tabla 3. Como puede verse, en casi todos los casos la eficiencia fue distinta. Solo en el lago Guatavita las eficiencias fueron iguales en los dos momentos de estratificación de la columna de agua. Por otra parte, en el lago Boa la eficiencia durante el final de aguas bajas fue significativamente mayor que en aguas altas y en descenso. Algo similar ocurrió en el lago Guatavita, en el cual la eficiencia del periodo de mezcla fue estadísticamente más elevada que en los muestreos en que este sistema estuvo estratificado.

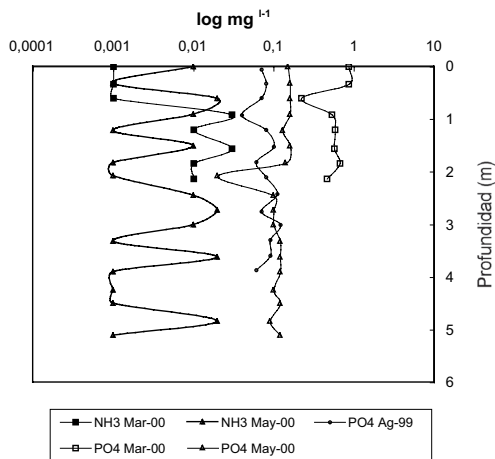
Al calcular las correlaciones de rangos de Spearman entre las eficiencias en la columna de agua de cada lago y las variables físicas y químicas se encontraron relaciones significativas de la eficiencia fotosintética del perfil vertical del lago Boa con la PAR ( $r=0,718$ ,  $n=11$ ,  $p=0,023$ ) y el  $\text{PO}_4^{3-}$  ( $r=0,691$ ,  $n=10$ ,  $p=0,037$ ) en el mes de mayo de 2000. Para el lago Guatavita no se encontró ninguna relación estadística.

**LA EFICIENCIA FOTOSINTÉTICA EN CONDICIONES DE LABORATORIO**

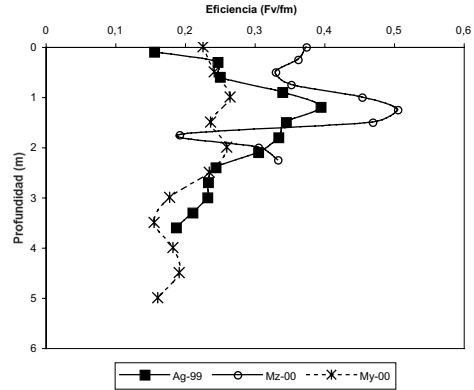
Los resultados de los experimentos de laboratorio se presentan en la tabla 4. En la mayoría de los casos, la variación entre réplicas fue baja. La figura 7 ilustra el comportamiento de la relación  $F_v/F_m$  para los dos experimentos (junio y octubre). En ambos eventos, la eficiencia decreció gradualmente a lo largo de la duración de los experimentos.

**Tabla 4** - Fluorescencia mínima ( $F_o$ ) y máxima ( $F_m$ ) y eficiencia fotosintética ( $F_v/F_m$ ) del fitoplancton del lago Guatavita bajo condiciones de laboratorio en junio (Jn) y octubre (Oc) de 2000. Los datos de cada día corresponden a tres réplicas

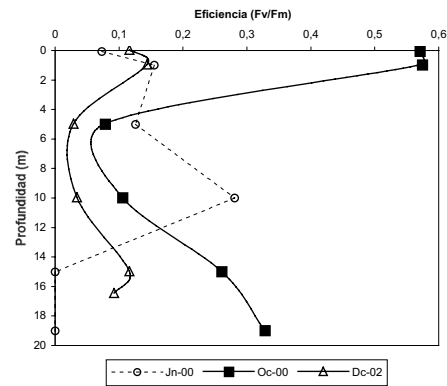
Día	$F_o$		$F_m$		$F_v/F_m$	
	Jn	Oc	Jn	Oc	Jn	Oc
<b>Día 1</b>						
Promedio	23,5	16,4	35,5	23,1	0,333	0,287
Desv. Est.	1,1	0,6	3,5	1,0	0,052	0,024
<b>Día 2</b>						
Promedio	21,7	16,0	28,1	24,9	0,210	0,355
Desv. Est.	1,5	1,2	5,2	2,3	0,131	0,023
<b>Día 3</b>						
Promedio	17,1	18,4	21,5	26,6	0,204	0,307
Desv. Est.	0,5	0,3	0,6	1,4	0,014	0,022
<b>Día 4</b>						
Promedio	18,5	17,8	20,0	22,8	0,071	0,210
Desv. Est.	0,2	0,2	1,5	1,8	0,057	0,046
<b>Día 5</b>						
Promedio	17,7	18,2	19,3	21,3	0,067	0,141
Desv. Est.	0,9	0,5	2,9	2,1	0,133	0,052



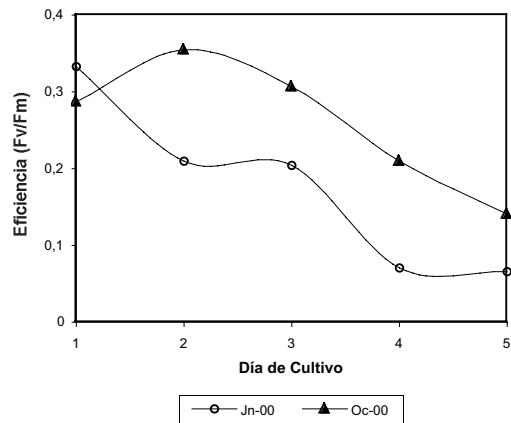
**Figura 4** - Concentración de  $NH_3$  y  $PO_4^{3-}$  ( $mg\ l^{-1}$ ) en la columna de agua del lago Boa en las épocas de aguas en descenso (agosto de 1999), final de aguas bajas (marzo de 2000) y aguas altas (mayo de 2000)



**Figura 5** - Perfiles de eficiencia fotosintética del fitoplancton ( $F_v/F_m$ ) en la columna de agua del lago Boa en las épocas de aguas en descenso (agosto de 1999), final de aguas bajas (marzo de 2000) y aguas altas (mayo de 2000)



**Figura 6** - Perfiles de eficiencia fotosintética del fitoplancton ( $F_v/F_m$ ) en la columna de agua del lago Guatavita en las épocas de estratificación (junio de 2000 y diciembre de 2002) y mezcla (octubre de 2000)



**Figura 7** - Curvas de eficiencia fotosintética del fitoplancton ( $F_v/F_m$ ) del lago Guatavita en condiciones de laboratorio durante los periodos de estratificación (junio de 2000) y mezcla (octubre de 2000)

La comparación estadística de las mediciones de  $F_v/F_m$  en campo (por debajo de 5 m de profundidad) con las de laboratorio indicó que hubo diferencias significativas ( $p = 0,05$ ) entre los dos conjuntos de datos en junio. Esto señala que la eficiencia de las algas profundas en el lago fue diferente de la de las muestras superficiales utilizadas en el experimento de laboratorio. En dicho mes (con presencia de estratificación en la columna de agua) la eficiencia en las muestras de laboratorio fueron significativamente más altas ( $p = 0,026$ ). En octubre (mes en que el lago estuvo mezclado) no hubo diferencias significativas entre la eficiencia del fitoplancton del hipolimnio y la de las muestras superficiales mantenidas en laboratorio ( $0,19 < p < 0,97$ ). Por otra parte, los valores promedio de las mediciones de laboratorio en junio fueron estadísticamente menores a las de octubre ( $p = 0,03$ ).

## DISCUSIÓN

La máxima eficiencia fotosintética medida como  $F_v/F_m$  ha sido estimada aproximadamente en 0,8 (Magnusson, 1997). Una eficiencia fotosintética alta significa un flujo de electrones mayor y por tanto una mejor utilización de la luz y posiblemente de los nutrientes por parte de las plantas. Para el fitoplancton marino se ha establecido que valores de  $F_v/F_m$  por debajo de 0,65 indican algún tipo de estrés fisiológico sufrido por las algas (Cullen y Davis, 2003). Los promedios de eficiencia fotosintética del fitoplancton medidos en los lagos Boa y Guatavita (0,212 a 0,367 y 0,089 a 0,32 respectivamente) fueron bajos si se comparan con los valores señalados arriba. En Guatavita el valor absoluto más alto se observó en superficie en octubre de 2000, cuando el lago estuvo mezclado ( $F_v/F_m = 0,571$ ) y en el Boa la eficiencia máxima ocurrió a 1,25 m en marzo de 2000 ( $F_v/F_m = 0,505$ ), época en la cual se presentó la mayor producción primaria en este cuerpo de agua ( $2,3 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , Pinilla, 2004). Esto deja ver que cuando las condiciones físicas y químicas mejoraron (debido a la mezcla en Guatavita y a la fase estival en el Boa), las algas incrementaron su eficiencia fotosintética, tal vez como respuesta a una mayor disponibilidad de nutrientes. Para el lago Boa, el periodo de mayor eficiencia coincidió con un aumento de la densidad fitoplanctónica, principalmente de clorofíceas, que llegó a  $9,73 \times 10^7$  individuos  $\text{l}^{-1}$  (Pinilla, 2004). Cuando la eficiencia fue mayor en Guatavita, el fitoplancton estuvo compuesto por desmicias y criptofíceas y la abundancia fue la más baja de ese año ( $5 \times 10^5$  individuos  $\text{l}^{-1}$ , Solano, 2005). Esto hace pensar que la eficiencia fotosintética no es una variable que indique si la comunidad de algas planctónicas es abundante o no y tampoco parece estar relacionada con la composición. Dicha eficiencia señala, en cambio, las condiciones favorables o desfavorables para el funcionamiento de las algas. Será necesario estudiar más adelante la veracidad de estas suposiciones. En general, en los resultados de baja eficiencia hallados en los dos lagos debe tenerse en cuenta que existen algunos fenómenos que

interfieren con las determinaciones de fluorescencia. Así por ejemplo, la materia orgánica disuelta también fluoresce (Vodacek *et al.*, 1997) y es posible que las bacterias heterotróficas lo hagan igualmente. Estas interferencias deberán investigarse en estudios futuros.

Las eficiencias fotosintéticas del fitoplancton en los dos cuerpos de agua fluctuaron a lo largo del tiempo. Durante el periodo de estratificación en Guatavita la eficiencia fue baja, posiblemente como resultado de la limitación por nitrógeno inorgánico (Solano, 2005) y el exceso de luz. En el primer metro fue incluso menor que en las capas profundas, lo que revela un efecto de fotoinhibición del fitoplancton cerca de la superficie. Para el lago Boa también se presentó fotoinhibición en las capas superficiales, especialmente en agosto de 1999, aunque de menor intensidad que en Guatavita. Es posible que la mayor irradiación ultravioleta (UV) que se da en los ambientes de alta montaña (Reynolds, 1997) cause esta fotoinhibición más fuerte en Guatavita. Por otra parte, las mayores eficiencias detectadas en aguas medias en los dos lagos en algunos muestreos, sugieren que a dichas profundidades las algas encuentran un ambiente lumínico y químico apropiado para desarrollar el proceso fotosintético. Similares resultados han sido reportados por Solonen *et al.* (1999) en el lago Tangañica, en el cual las fluorescencias más elevadas se registraron en la termoclina, donde hubo suficiente luz. En dicho lago también se presentó fotoinhibición en la capa superficial.

La fotoinhibición en superficie que ocurrió en junio de 2000 y diciembre de 2002 en el lago Guatavita es consistente con las épocas secas que se presentan en la región andina. En dichos meses la nubosidad es menor y en consecuencia la irradiación directa sobre la superficie de lago es más alta. En octubre, que corresponde a la segunda época lluviosa en la región andina, la alta nubosidad pudo reducir la radiación, lo que a su vez impidió la saturación lumínica del fitoplancton superficial. Por su parte, en la región amazónica, donde se ubica el lago Boa, la nubosidad y la precipitación son más constantes a lo largo del año, por lo cual la fotoinhibición en aguas superficiales parece ser menos fuerte. De esta manera, las condiciones climáticas de cada provincia limnológica considerada jugarían un papel importante en el comportamiento de la eficiencia fotosintética de las algas.

La reducida cantidad de luz, las condiciones más reductoras y la menor cantidad de oxígeno en el hipolimnio durante el periodo de estratificación pudieron contribuir a las bajas eficiencias en las capas profundas del lago Guatavita observadas en junio de 2000 y diciembre de 2002. Oliver *et al.* (2003) encontraron en un reservorio de Australia que la relación  $F_v/F_m$  se redujo con la profundidad cuando este cuerpo de agua estuvo estratificado. Cuando se presentaron condiciones de mezcla el gradiente descendiente de  $F_v/F_m$  con la profundidad se mantuvo, pero la circulación vertical incrementó la fotosíntesis hasta en un 16% con respecto al periodo de estratificación. En el lago Boa, por su

parte, fue la mayor cantidad de fósforo la que al parecer mejoró el desempeño fotosintético de las algas al final del periodo de aguas bajas (marzo de 2000). Este tipo de relaciones entre la eficiencia fotosintética y el estrés producido por la carencia de nutrientes ha sido demostrado, entre otros, por Parkhill *et al.* (2001), aunque en condiciones de laboratorio tal interrelación parece ser menos fuerte.

La comparación de las eficiencias en cada periodo señaló que solamente los muestreos de junio de 2000 y diciembre de 2002 en el lago Guatavita fueron estadísticamente similares (tabla 3). En los dos meses señalados el lago estuvo estratificado. Lo anterior confirmaría que la mezcla permite una mejor distribución vertical de los nutrientes, lo que optimiza la eficiencia fotosintética de las algas en este tipo de lagos con fenómenos de estratificación y mixis. Por ello se esperaba detectar relaciones directas entre la eficiencia del fitoplancton y las características ambientales (luz, nutrientes, iones) de la columna de agua de los lagos. No obstante, ni las condiciones reductoras del fondo (de las cuales depende la disponibilidad de nutrientes), ni las concentraciones de fósforo soluble y amonio, ni la atenuación de la luz en el perfil de profundidad mostraron relaciones importantes con la eficiencia fotosintética de las algas en el perfil vertical. Como lo revelaron las correlaciones de rangos de Spearman, en el lago Boa se halló una relación significativa de la relación  $F_v/F_m$  con el  $PO_4^{3-}$  y la PAR solo en mayo de 2000, cuando el lago estuvo inundado. En dicho mes la eficiencia tuvo cambios menos fuertes en el perfil vertical (figura 5) del lago Boa, por lo cual las relaciones estadísticas halladas posiblemente se deban a que en esta etapa de inundación el fósforo y la luz se distribuyeron con mayor homogeneidad en la columna de agua por efecto de la entrada masiva del río Meta. En mayo de 2000 el coeficiente de extinción de la luz en el lago Boa no fue muy alto (0,837, Pinilla, 2004) por lo que la PAR pudo tener un papel más determinante para la fotosíntesis algal. La carencia de relaciones estadísticas más numerosas entre eficiencia y variables ambientales señalaría que podrían existir entonces otros factores que tienen mayor efecto sobre la eficiencia fotosintética. Al respecto, parece necesario establecer en el futuro si efectivamente la abundancia y la composición taxonómica de la comunidad de algas influyen o no en la eficiencia fotosintética, o si otras variables biológicas como el estado de desarrollo sucesional del fitoplancton, la herbivoría, los tamaños celulares o la relación superficie volumen de las algas son más determinantes.

La comparación de las eficiencias globales de cada ecosistema (tabla 3) señaló diferencias significativas a favor de mayores valores de la relación  $F_v/F_m$  en el lago Boa. Como ya se mencionó, la fotoinhibición más alta en Guatavita pudo ser la responsable, junto con una estratificación mucho más evidente y prolongada en este lago, de su menor eficiencia fotosintética. La columna de agua del lago Boa fue más homogénea, por lo cual los cambios verticales de la eficiencia fueron menos fuertes que en Guatavita.

En consecuencia, la alta irradiación UV, la tendencia a una mayor estabilidad térmica y, posiblemente, las menores cantidades de ácidos húmicos y fúlvicos en los lagos de la región andina podrían influir en la menor eficiencia fotosintética del fitoplancton, comparados con los ambientes acuáticos de zonas bajas de la región amazónica, como el lago Boa. No debe olvidarse, no obstante, que otros factores particulares de cada lago, como la profundidad, la forma de la cubeta, la exposición al viento, la influencia antrópica y las características tróficas del agua pueden modificar significativamente este patrón regional de la fisiología de las comunidades fitoplanctónicas.

En cuanto a los experimentos de laboratorio, los valores de  $F_v/F_m$  disminuyeron claramente durante la duración de los ensayos. Esto puede indicar cierta "adaptación a la oscuridad" (Moisan y Mitchell, 1999) o una pérdida gradual de los centros de reacción  $P_{680}$  (Kolber y Falkowski, 1993), aunque también puede deberse a que la comunidad de algas muere paulatinamente confinada en los tubos de ensayo. Los análisis estadísticos mostraron que la eficiencia fue más alta en las muestras de octubre, lo que sugiere, como se señaló con anterioridad, mejores condiciones ambientales en el agua extraída del lago, especialmente en cuanto a nutrientes.

La  $F_v/F_m$  más alta medida en laboratorio en las muestras del agua superficial del lago Guatavita con respecto a la  $F_v/F_m$  medida en campo de las muestras profundas, puede deberse a que las algas mantenidas en oscuridad pierden la saturación de luz, con lo cual quedan más centros de reacción abiertos, incrementándose de esta manera la  $F_o$ . Estos resultados corroboran el hecho señalado anteriormente de que las algas de la capa superficial estaban fotoinhibidas en junio de 2000. En octubre no hubo diferencias significativas entre la  $F_v/F_m$  medida en laboratorio y la del hipolimnio del lago y esto reflejaría las condiciones de mezcla de la columna de agua en dicho mes. De acuerdo con esto, no hubo evidencia de fotoinhibición en el fitoplancton superficial durante octubre y esto concuerda con la carencia de diferencias significativas entre la eficiencia de los cultivos de laboratorio y los resultados de campo.

## AGRADECIMIENTOS

Este estudio hizo parte de un proyecto financiado por el Fondo de Investigaciones Científicas y Proyectos Especiales "Francisco José de Caldas" COLCIENCIAS y por la Universidad Jorge Tadeo Lozano (Contrato No 1203-13-220-97). Agradecemos a Carlos Rivera y Ángela Zapata (Universidad Javeriana) y a Alexandra Arteaga (Universidad Jorge Tadeo Lozano) por su colaboración en el trabajo de campo en el lago Guatavita.

## BIBLIOGRAFÍA CITADA

American Public Health Association (APHA). 1998. *Standard methods for examination of water and wastewater*. 19th edition, Victor Graphics, Baltimore, USA. 1536 pp.

- Cullen, J.; Zhu, M.; Pierson, D. 1986. A technique to assess the harmful effects of sampling and containment for determination of primary production. *Limnology and Oceanography*, 31(6): 1364-1373.
- Cullen, J.; Ciotti, A.; Davis, R.; Lewis, M. 1997. Optical detection and assessment of algal blooms. *Limnology and Oceanography*, 42(5): 1223-1239.
- Cullen, J.; Davis, R. 2003. The blank can make a big difference in oceanographic measurements. *Limnology and Oceanography Bulletin*, 12(2): 29-35.
- Donato, J. 1998. Los sistemas acuáticos de Colombia: síntesis y revisión. En: Guerrero, E (Ed). *Una aproximación a los humedales de Colombia*. Fondo Fen Colombia, UICN, Bogotá. p. 31-47.
- Donato, J.; Rivera, C.; Zapata, A. 2001. *La productividad de los lagos Andinos: un problema de escala espacial y temporal*. Informe Técnico – Científico final. COLCIENCIAS – Pontificia Universidad Javeriana. 50 pp.
- Finkel, Z.V. 2001. Light absorption and size scaling of light-limited metabolism in marine diatoms. *Limnology and Oceanography*, 46(1): 86-94.
- Furuya, K.; Li, W. 1992. Evaluation of photosynthetic capacity in phytoplankton by flow cytometric analysis of DCMU-enhanced chlorophyll fluorescence. *Marine Ecology Progress Series*, 88: 279-287.
- Kiefer, D.; Reynolds, R. 1992. Advances in understanding phytoplankton fluorescence and photosynthesis. In: Falkowski, P.; Woodhead, A. (Eds). *Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea*. Plenum Press, New York. p. 155-174.
- Kirk, J.T. 1996. *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*. Cambridge Univ. Press, Bristol. 509 pp.
- Koblizek, M.; Marek, M.; Komenda, J.; Nedbal, L. 1997. Light adaptation in the cyanobacterium *Synechococcus* sp. PCC 7942 measured by the dual-modulation fluorometer. *Journal of Luminescence*, 72-74: 589-590.
- Kolber, Z.; Falkowski, P. 1993. Use of active fluorescence to estimate phytoplankton photosynthesis in situ. *Limnology and Oceanography*, 38(8): 1646-1665.
- Komenda, J.; Koblizek, M.; Prasil, O. 2000. Characterization of processes responsible for the distinct effect of herbicides DCMU and BNT on photosystem II photoinactivation in cells of the cyanobacterium *Synechococcus* sp. PCC 7942. *Photosynthesis Research*, 63(2): 135-144.
- Magnusson, G. 1997. Diurnal measurements of  $F_v/F_m$  used to improve productivity estimates in macroalgae. *Marine Biology*, 130(2): 203-208.
- Moisan, T.; Mitchell, B. 1999. Photophysiological acclimation of *Phaeocystis antarctica* Karsten under light limitation. *Limnology and Oceanography*, 44(2): 247-258.
- Neale, P.; Priscu, J. 1995. The photosynthetic apparatus of phytoplankton from a perennially ice-covered Antarctic lake: Acclimation to an extreme shade environment. *Plant Cell Physiology*, 36(2): 253-263.
- Neale, P.; Cullen, J.; Yentsch, C. 1989. Bio-optical inferences from chlorophyll a fluorescence: What kind of fluorescence is measured in flow cytometry?. *Limnology and Oceanography*, 34(8): 1739-1748.
- Oliver, R.; Whittington, J.; Lorenz, Z.; Webster, I. 2003. The influence of vertical mixing on the photoinhibition of variable chlorophyll a fluorescence and its inclusion in a model of phytoplankton photosynthesis. *Journal of Plankton Research*, 25(9): 1107-1129.
- Olson, R.; Chekalyuk, A.; Sosik, H. 1996. Phytoplankton photosynthetic characteristics from fluorescence induction assays of individual cells. *Limnology and Oceanography*, 41(6): 1253-1263.
- Parkhill, J.; Maillet, G.; Cullen, J. 2001. Fluorescence-based maximal quantum yield for PSII as a diagnostic of nutrient stress. *Journal of Phycology*, 37(4): 517-529.
- Pinilla, G.A. 2004. *Ecología del fitoplancton en un lago amazónico de aguas claras (Lago Boa, Caquetá Medio)*. Tesis Doctorado, Universidad del Valle, Cali. 168 pp.
- Reynolds, C.S. 1997. *Vegetation processes in the pelagic: a model for ecosystem theory*. Ecology Institute, Germany. 371 pp.
- Rivera-R., C.; Solano, D.; Zapata-A., A.; Donato-R., J. 2005. Phytoplankton diversity in a tropical high mountain lake. *Verhandlungen der internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 29(1): 1-4.
- Sigiura, M.; Minagawa, J.; Inoue, Y. 1999. Properties of *Chlamydomonas* photosystem. II Core complex with a His-Tag at the C-terminus of the D2 protein. *Plant Cell Physiology*, 40: 311-318.
- Solano, D.C. 2005. *Cambios temporales y morfología funcional de la comunidad fitoplanctónica en un lago andino (Laguna de Guatavita, Cundinamarca)*. Tesis Maestría, Universidad Javeriana, Bogotá. 168 pp.
- Solonen, K.; Sarvala, J.; Järvinen, M.; Langenberg, V.; Nuottajärvi, M.; Vuorio, K.; Chitambwebwa, D.B.R. 1999. Phytoplankton in Lake Tanganyika – vertical and horizontal distribution of in vivo fluorescence. *Hydrobiologia*, 407: 89-103.
- Vodacek, A.; Blough, N.; Degrandpre, M.; Peltzer, E.; Nelson, R. 1997. Seasonal variation of CDOM and DOC in the Middle Atlantic Bight: Terrestrial inputs and photooxidation. *Limnology and Oceanography*, 42: 674-686.

Recebido em 08/08/05

Aceito em 22/03/06