

EFFECTO DE LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA Y BIOMASA DEL FITOPLANCTON SOBRE LA EMISIÓN DE CO₂ EN LA LAGUNA DE SONSO, VALLE DEL CAUCA

Carolina Isabel Pantoja Concha

*Universidad del Valle, Apartado Aereo 25360, Cali, Colombia.
correo electrónico: carolina.pantoja@correounivalle.edu.co*

Enrique Javier Peña Salamanca

*Universidad del Valle, Apartado Aereo 25360, Cali, Colombia.
correo electrónico: enrique.pena@correounivalle.edu.co*

Alan Giraldo López

*Universidad del Valle, Apartado Aereo 25360, Cali, Colombia.
correo electrónico: alan.giraldo@correounivalle.edu.co*

RESUMEN

El dióxido de carbono (CO₂) es uno de los gases asociados al cambio climático, puede tener diferentes fuentes y sumideros, entre las que se encuentran los cuerpos de agua lénticos. Para comprender la interacción del CO₂ en este tipo de ambientes, es necesario realizar estimaciones de la tasa de producción fitoplanctónica, debido a su papel modulador del flujo de carbono. En este documento se presentan los resultados del análisis de la influencia de la productividad primaria y biomasa del fitoplancton sobre la emisión de CO₂ en la Laguna de Sonso, partiendo de 12 muestreos mediante el uso del método de botellas claras-oscuras para medir productividad, un fluorómetro para medir biomasa fitoplanctónica, y cámaras estáticas para establecer el CO₂ disponible. La productividad, biomasa y CO₂ promedio fueron de 161,35mg-C-fijado/m³/h, 38,73mg/m³ y 0,78g/m²/d respectivamente. No se detectaron diferencias significativas espaciales en la productividad ($p=0,62$), biomasa ($p=0,13$) y emisión de CO₂ ($p=0,69$); aunque si se detectaron diferencias temporales para productividad ($p=0,032$), biomasa ($p=0,04$) y CO₂ ($p=0,04$). Probablemente, este patrón estuvo relacionado con la variación climática, ya que en periodos de lluvias la materia orgánica depositada en el sedimento queda muy lejos de la capa fótica, influenciando directamente la distribución vertical del fitoplancton. Mientras que en épocas secas el efecto del viento favorece los procesos de mezcla, proporcionando una mejor distribución de los nutrientes, optimizando la eficiencia fotosintética e incrementando la captación de CO₂, resultando en una alta correlación entre la productividad ($rs=0,76$ y $0,97$), biomasa ($rs=0,51$ y $0,65$) y la emisión del mismo.

Palabras clave: Fotosíntesis, eutrofización, Laguna de Sonso, microalgas, variación climática.

ABSTRACT

Carbon dioxide (CO₂) is one of the gases associated with climate change, it can have different sources and sinks, among which are lentic water bodies. To understand the interaction of CO₂ in these type of environments, it is necessary to make estimates of phytoplankton production rate, due to its modulatory role of carbon flow. This paper presents the results of the analysis of influence of primary productivity and biomass of phytoplankton on CO₂ emissions in Sonso Lagoon, starting of twelve samples using the method of light-dark bottles to measure productivity, fluorometer to measure phytoplankton biomass and static cameras to establish the CO₂ available. Productivity, biomass and CO₂ average were 161.35mg-C-fixed/m³/h, 38.73mg/m³ and 0.78g/m²/d respectively. No significant differences in productivity space ($p=0,62$), biomass ($p=0,13$) and CO₂ emission ($p=0,69$), although were detected temporary productivity differences ($p=0,032$), biomass ($p=0,04$) and CO₂ ($p=0,04$). Probably, this pattern was related to climate variation, since in rain seasons the organic matter in the sediment is deposited far from the photic layer, directly influencing the vertical distribution of phytoplankton. While in dry season favors the effect of wind mixing processes, providing better distribution of nutrients, optimizing photosynthetic efficiency and increasing CO₂ uptake, resulting in a high correlation between productivity ($rs=0,76$ y $0,97$), biomass ($rs=0,51$ y $0,65$) and the issuance of the same.

Key words: Climate change, eutrophication, microalgae, photosynthesis, Sonso Lagoon.

INTRODUCCIÓN

La biomasa y producción del fitoplancton son la base principal de las redes tróficas que se desarrollan en los diferentes ecosistemas acuáticos, en estos, la biomasa del fitoplancton es una propiedad ecológica clave, ya que es responsable de la transformación del dióxido de carbono en carbono orgánico (Del Ángel & Millán 1997). La producción primaria permite la evaluación de la tasa de incorporación del carbono inorgánico durante la fotosíntesis por parte del fitoplancton (Roldán & Ramírez 2008). En Colombia existen pocas investigaciones relacionadas con la producción primaria en cuerpos de agua (Asprilla *et al.* 1998, Zapata 2001, Ramírez & Alcaráz 2002, Tatis & Gutiérrez 2006) y ninguna que relacione producción primaria y emisión de dióxido de carbono desde un ecosistema eutrofizado. Aunque algunos estudios internacionales han reportado efectos significativos de la elevación de CO₂ en la productividad del fitoplancton (Hein & Sand 1997, Ibelings & Maberly 1998, Schippers *et al.* 2004), hasta ahora la mayoría de los análisis no han examinado la interacción dinámica entre la producción primaria del fitoplancton y la asimilación química del carbono en ecosistemas de agua dulce, y el consecuente flujo de CO₂ aire-agua.

La importancia del fitoplancton, para los sistemas acuáticos está relacionada con su capacidad para fijar carbono a través del proceso de fotosíntesis. Éste proceso influye directamente los ciclos biogeoquímicos del carbono y el nitrógeno (p.e. CO₂, N₂), gases que se difunden en la interfase atmosfera-agua (Behrenfeld *et al.* 2002). La Laguna de Sonso, es un ecosistema léntico que se caracteriza por su tendencia a la eutrofización (Baena 2006). Este proceso, por el cual ingresa un exceso de nutrientes y materia orgánica al sistema desde el exterior, altera temporalmente las condiciones de equilibrio, lo que conlleva a una desviación en las características y estructura del mismo (Margalef 1983, Salas & Martino 1987). Aunque en esta localidad, se han desarrollado varios trabajos de investigación, abordando temáticas en aspectos ambientales como contaminación sobre el río Cauca y sus afluentes (Hurtado *et al.* 2010), , contaminación con alto DBO y nutrientes, evaluaciones ambientales estratégicas (EAE) con propuestas de escenarios ambientales para el desarrollo sostenible del área (Andersson & Azcárate 2005), evaluación de vías de metales pesados (Gischler & Cvetkovic 2007, Peña *et al.* 2012), carga de pesticidas (Arana & Páez 2005) y modelación de calidad del agua (Vélez & Mynett 2006). Sin embargo, a pesar de la relevancia de este cuerpo de agua léntico para el Valle geográfico del río Cauca, aun no se ha explorado su papel en la dinámica del CO₂ en una escala local, sobre todo en un contexto de inminente cambio climático. Considerando que el CO₂ es un insumo básico en el proceso fotosintético es de esperar que su disponibi-

lidad esté estrechamente relacionada con la productividad y biomasa del fitoplancton en los cuerpos de agua, y con una mayor interdependencia en cuerpos de agua eutrofizados como la Laguna de Sonso. Esta relación puede presentar variación significativa espacial y temporalmente, ya que que las condiciones ambientales generales cambian desde la línea de costa hacia el centro de las lagunas, e incluso temporalmente por el efecto del régimen climático, existiendo a su vez, una correlación significativa entre la productividad primaria, biomasa y producción de CO₂ en la laguna.

En este contexto, se hace relevante desarrollar este tipo de investigaciones, ya que es necesario caracterizar el fitoplancton de los ecosistemas eutrofizados en países tropicales considerando su papel en los procesos de emisión o secuestro de CO₂. De este modo, se generará información pertinente desde la perspectiva del cambio climático, respondiendo a inquietudes como: ¿la productividad primaria y biomasa del fitoplancton de un ecosistema léntico eutrofizado (Laguna de Sonso) contribuye a la emisión o secuestro de dióxido de carbono? ¿Existen diferencias significativas de la productividad primaria y biomasa entre las estaciones y épocas de muestreo en la Laguna de Sonso?; de esta manera se comenzara a disminuir las incertidumbres asociadas a las estimaciones de las emisiones de éste gas por parte del fitoplancton y a su potencial contribución o amortiguamiento en los ecosistemas acuáticos lentos eutrofizados en el contexto del cambio climático asociado con el calentamiento global.

MÉTODOS

Ubicación del sitio de estudio

La Laguna de Sonso está ubicada sobre la margen derecha del río Cauca (3°52'N, 76°21'W), en el centro del departamento del Valle, a 7km de Buga. En el área de estudio se establecieron dos zonas de muestreo de acuerdo a las características físico-químicas del lugar, una zona nororiente conectada a un caño (03°52'29.2"N, 76°20'34.5"W) y una zona centro con espejo libre de agua (03°51'47.5"N, 76°21'03.7"W).

Muestreo de fitoplancton

En cada sitio de muestreo, se realizó un arrastre vertical en la superficie del agua durante 2min, utilizando una red cónica simple con luz de malla de 20µm. En total se tomaron ocho muestras por salida, cuatro muestras de 1L, fijadas con solución de lugol-acético, para determinar la densidad algal (análisis cuantitativo) por medio de una cámara de Neubauer (Moreno *et al.* 2012) y cuatro de 250mL fijadas con formol al 4 % para la identificación de especies (análisis cualitativo) siguiendo las claves taxonómicas de Bourrelly (1972), Germain (1981) y Hubber-Pestalozzi (1941). También se realizaron colectas de agua debajo de la zona fótica

utilizando una botella Kemmerer (Welch 1948) a distintas profundidades, siendo fijadas con lugol-acético y formol al 4 % y procesadas en laboratorio como se describe previamente.

Medición de la producción primaria y biomasa del fitoplancton

Se siguió el método de las botellas claras y oscuras (Gaarder & Gran 1927), siguiendo las sugerencias propuestas por Brower & Zar (1981), utilizando un incubador de acrílico compartimentado, cubierto con papel polarizante de diferente grado de transparencia, para simular condiciones de luz a diferentes profundidades. Se utilizaron dos incubadoras en total, cada una con 15 botellas Winkler, encontrándose una en cada punto de muestreo, además se tuvieron dos controles (botellas) por punto. Las incubadoras se ubicaron en la zona fótica durante 2h, basados en experiencias previas que han mostrado que este tiempo es suficiente para registrar cambios detectables en la producción de oxígeno en las muestras (Varona & Gutiérrez 2003). Después del periodo de incubación, se midió la concentración de oxígeno en cada botella utilizando el método de Winkler (Strickland & Parsons 1972). Además, se cuantificó la biomasa del fitoplancton, utilizando el método descrito por Holm-Hansen *et al.* (1965), para cuantificar la concentración de clorofila-*a* como un indicador indirecto de la biomasa fitoplanctónica.

Medición de dióxido de carbono

Se utilizó la Técnica de Cámara Flotante descrita por Lambert & Fréchette (2005), modificada por Lasso (2006) para medir los gases en las zonas de muestreo, en la parte superior se instaló un agitador, para lograr la uniformidad del gas dentro de la cámara antes de tomar la muestra. Para medir el flujo de CO₂, se instaló la cámara estática, anclándola para evitar que fuera trasladada por el viento, con una jeringa se tomó la primera muestra y también se tomaron muestras de agua midiendo la temperatura ambiental, y del agua de la laguna. Estas medidas se realizaron periódicamente durante 10d, la muestra de gas se tomó cada 10min durante 1h (seis muestras cada día), pinchando la sili-
cona instalada, luego sellándola cuidando que el gas captado en la cámara estática no escapara, trasladando el gas de la jeringa a un frasco de vacío. Finalmente las muestras fueron trasladadas a los laboratorios del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) donde fueron analizadas por espectrofotometría infrarroja.

Medición de nutrientes y parámetros fisicoquímicos

Se determinó la concentración de nitratos (NO₃⁻), fosfatos (PO₄), nitrógeno amoniacal (NH₃-N), nitritos (NO₂), nitrógeno total (N), y fósforo total (P) almacenando 2 muestras de agua superficial por muestreo, en botellas de vidrio durante 24h a 4°C., para después analizarlas utilizando un espectrofotómetro HACH DR 2800. Además, se cuantificaron los parámetros fisicoquímicos de oxígeno disuelto (OD), conductividad (ORP), demanda bioquímica de oxígeno (DBO), temperatura (°C) y pH, utilizando un medidor de multiparámetros. La irradiancia se midió con un luxómetro.

Análisis estadístico

Se definió un modelo de medidas repetidas, en donde las variables de respuesta fueron la productividad primaria y biomasa; mientras que los factores fueron la estación y el mes. En total fueron 12d muestreados, en intervalos quincenales durante 6m. La producción primaria se estimó a partir de los cálculos descritos por Ramírez (2006).

Se realizaron comparaciones entre los factores (estaciones y épocas de muestreo), por medio de una prueba de Mann Whitney, para evaluar si hay diferencias espaciales entre las dos estaciones de muestreo, y una prueba de Kruskal Wallis para verificar si hay diferencias temporales entre las variables. También se utilizó un análisis de correspondencia canónica, para explicar los niveles de correlación que existen entre los distintos grupos funcionales y las variables físico-químicas que están determinando la distribución de las distintas fracciones del fitoplancton. Finalmente, se evaluó el grado de asociación entre la productividad primaria, biomasa y CO₂ utilizando un análisis de correlación de Spearman. Para el análisis estadístico se utilizó los paquetes PAST y GRAPH PAD.

RESULTADOS

Se identificó un total de 27 especies fitoplanctónicas en la superficie de la laguna, mientras que en el fondo 24, de las cuales 12 fueron compartidas con la zona superficial (*Anabaenopsis* sp., *Euglena* sp., *E. acus*, *Scenedesmus denticulatus*, *Cryptomonas* sp., *Cyclorella* sp., *Phacus* sp., *P. Pleuronectes*, *Trachelomonas armata*, *T. planktonica*, *T. volvocina* y *Tribonema minus*). En la tabla 1 se presenta el listado de las especies identificadas, tanto en la superficie como en el fondo de la laguna.

Tabla 1. Evaluación cuantitativa del fitoplancton colectado en la Laguna de Sonso.

Imagen (Fig. 4)	Especie	Fondo	Superficie
1	<i>Actinastrum hantzschii</i> var. <i>fluviale</i>	+	
6	<i>Anabaena</i> sp.	+	
7	<i>Anabaenopsis</i> sp.	+	+
8	<i>Ankistrodesmus acicularis</i>	+	
2	<i>Chroococcus</i> sp.	+	
3	<i>Coelosphaerium kuetzingianum</i>	+	
4	<i>Cosmarium depressum</i>		+
5	<i>Cryptomonas</i> sp.	+	+
14	<i>Cyclotella</i> sp.	+	+
9	<i>Cylindrotheca closterium</i>		+
13	<i>Eudorina elegans</i>	+	
10	<i>Euglena acus</i>	+	+
11	<i>Euglena caudate</i>	+	+
12 a y b	<i>Euglena</i> sp.1 y sp.2	+	+
15	<i>Fragilaria vaucheriae</i>		+
16	<i>Glenodinium</i> sp.	+	
17	<i>Lepocinclis spirogyroides</i>		+
18	<i>Lepocinclis wangi</i>	+	
19	<i>Lyngbya</i> sp.	+	
22	<i>Navicula</i> sp.		+
20	<i>Nitzschia acicularis</i>	+	
23	<i>Phacus longicauda</i>		+
21	<i>Phacus onyx</i>		+
24	<i>Phacus pleuronectes</i>	+	+
25	<i>Phacus pyrum</i>		+
26	<i>Phacus</i> sp.	+	+
27	<i>Pleurotaenium</i> sp.	+	
28	<i>Scenedesmus denticulatus</i>	+	+
29	<i>Scenedesmus quadricauda</i>		+
30	<i>Selenastrum</i> sp.		+
32	<i>Strombomonas acuminate</i>	+	+
36	<i>Suriella</i> sp.	+	
31	<i>Tetrahedron</i> sp.		+
33	<i>Tetrahedron trigonum</i>		+
34	<i>Tetrastrum glabrum</i>	+	
35	<i>Tetrastrum heterocanthum</i>		+
37	<i>Trachelomonas armata</i>	+	+
38	<i>Trachelomonas planktonica</i>	+	+
39	<i>Trachelomonas volvocina</i>	+	+
40	<i>Tribonema minus</i>	+	+

En las estaciones de muestreo del fitoplancton, se determinaron 40 taxa correspondientes a las divisiones Euglenophyta (14 especies) siendo éste el phylum con más abundancia, con el 48 % del total; seguido por Cryptophyta (2 especies), Ochrophyta (6 especies), Chlorophyta (13 especies), Dinophyta (especies), y Cyanophyta (4 especies) (Fig. 2).

Dentro de la división Euglenophyta se encontró que hubo un mayor número de individuos en las especies *Trachelomonas volvocina* y *Trachelomonas planktonica* y un menor número en las especies *Euglena* sp. y *Lepocinclis spirogyroides*. En los Chlorophyta se obtuvo una

mayoría de individuos en las especies *Chroococcus* sp. y *Scenedesmus quadricauda*, mientras que la minoría se obtuvo en *Cosmarium depressum* y *Pleurotaenium* sp. La división Ochrophyta presentó una minoría en sus especies en comparación con *Tribonema minus*. Entre las divisiones Cyanophyta, Cryptophyta y Dinophyta se obtuvo una mayoría de individuos en Cryptophyta, sustentado en *Cryptomonas* sp. y *Cyclotella* sp.

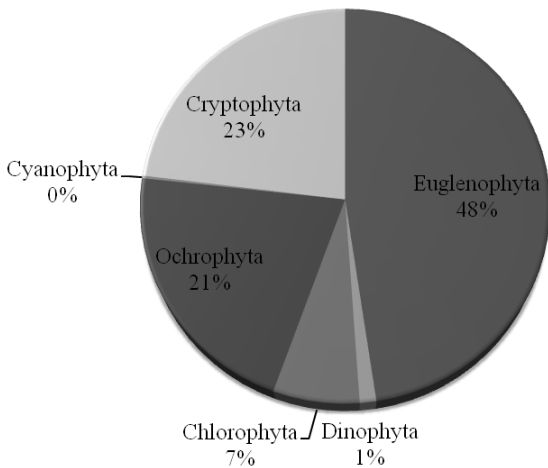


Figura 1. Composición porcentual de fitoplancton, según divisiones taxonómicas.

A continuación se muestra la respectiva fotografía del fitoplancton (Fig. 2) que complementa la tabla 1.

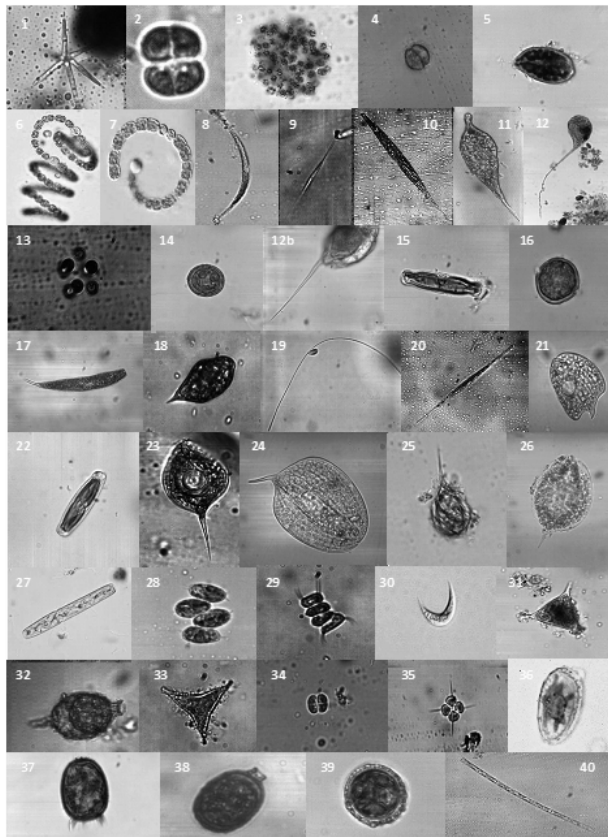


Figura 2. Fitoplancton colectado en la superficie y fondo de la Laguna de Sonso.

Se observaron variaciones espaciales (Fig. 3a) de la productividad primaria en la estación norte y centro, en las cuales se tuvo mayor productividad en julio. En ge-

neral, la estación centro tuvo mayor productividad con un promedio de 163,19mg-C-fijado/m³/h, mientras la norte tuvo 159,51mg-C-fijado/m³/h. Las variaciones temporales (Fig. 3b) tuvieron una tendencia de aumento gradual de la productividad en el periodo abril-julio en ambas estaciones, aunque en octubre la productividad disminuyó en dichas estaciones. En las mediciones de biomasa espacialmente (Fig. 3c) se observó que tanto la estación norte como centro tuvieron mayor biomasa en julio. La estación norte tuvo mayor biomasa con un promedio de 46,17mg/m³, mientras que la estación centro tuvo 31,27mg/m³. Se observaron variaciones temporales (Fig. 3d) en ambas estaciones de muestreo.

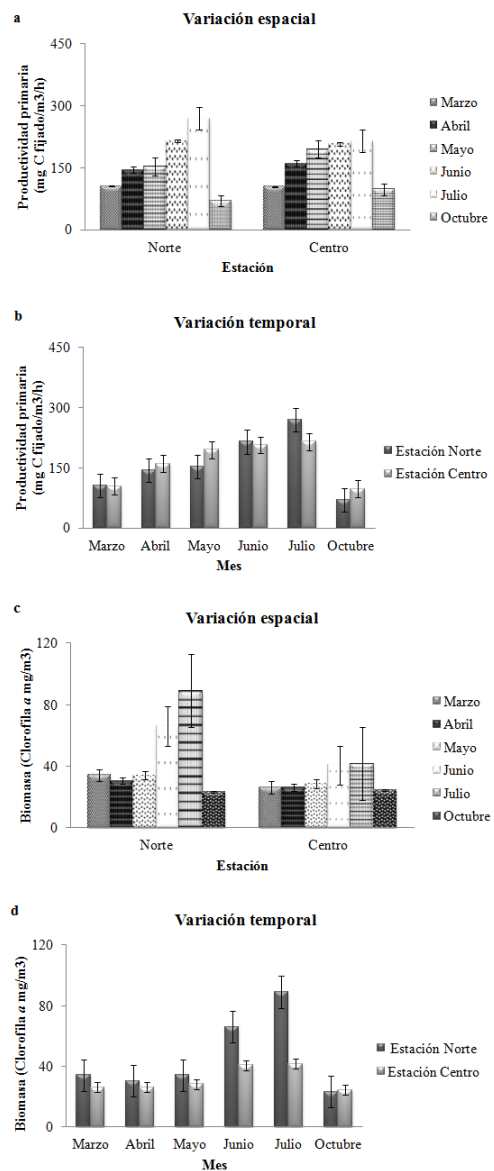


Figura 3. Variación espacio-temporal *in situ* de la producción primaria y biomasa en la Laguna de Sonso.

Al comparar la productividad primaria con la emisión de CO₂ obtenida en la estación norte (Fig. 4a), se observó que a medida que la productividad primaria fue más alta (269,53mg-C-fijado/m³/h), el flujo de CO₂ más bajo (-0,125g/m²/d). Por otra parte, en la estación centro (Fig. 4b) la productividad primaria incrementó desde marzo (160,156mg-C-fijado/m³/h) hasta julio (214,84mg-C-fijado/m³/h), mientras que la emisión del gas fue en aumento hasta mayo con un flujo desde -0,29 hasta 2,93g/m²/d, y fue decreciendo hasta julio con un flujo de -0,59g/m²/d.

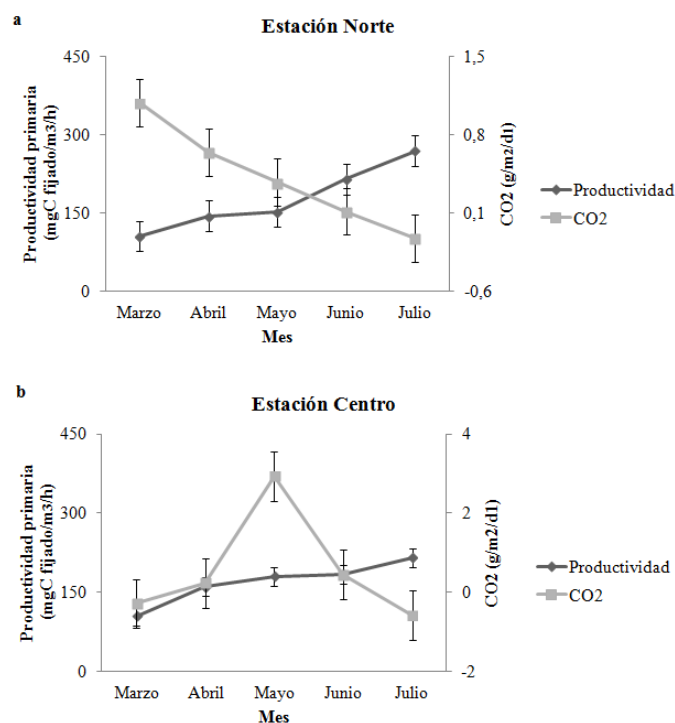


Figura 4. Relación de la productividad primaria vs la emisión de CO₂ en la estación norte y centro de la Laguna de Sonso.

La relación de la biomasa fitoplanctónica con la emisión de CO₂ en la estación norte (Fig. 5a), al igual que la productividad primaria tuvo una relación inversamente proporcional, ya que a medida que la biomasa fue más alta (89,05mg-C-fijado/m³/h), el flujo de CO₂ más bajo (-0,12g/m²/d). En la estación centro (Fig. 5b) la biomasa incrementó desde marzo (26,175mg/m³) hasta julio (41,68mg/m³), mientras que la emisión del gas fue en aumento hasta mayo, y fue decreciendo hasta julio.

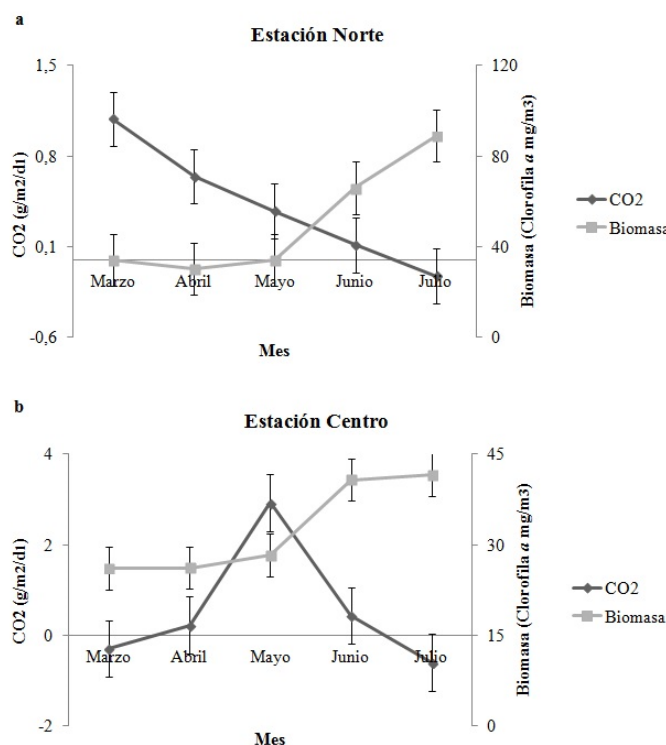


Figura 5. Relación de la biomasa vs la emisión de CO₂ en la estación norte y centro de la Laguna de Sonso.

Por otra parte, se comparó la profundidad con la productividad obtenida en las dos estaciones (norte y centro), se obtuvo una relación inversamente proporcional, ya que la productividad de la columna de agua en la Laguna de Sonso disminuyó paulatinamente con la profundidad en ambas zonas de muestreo. En el norte de la laguna (Fig. 5a) en los meses de marzo, abril y octubre la profundidad fue más alta, empezando con 1,30 (marzo) hasta 1,59m (octubre), mientras que la productividad fue más baja en estos meses comenzando con 105,47 hasta 70,31 mg C fijado/m³/h; desde el mes de mayo hasta julio la profundidad bajó drásticamente de 1,38 (mayo) a 0,28m (octubre) mientras la productividad aumentó desde 152,34 a 269,53 mg C fijado/m³/h. Asimismo, en el centro de la laguna (Fig. 5b) se obtuvo la misma relación, pero se conservó una profundidad alta desde el mes de marzo con 1,85m hasta abril con 1,55m, disminuyendo desde mayo con 1,48m y volviendo a subir en octubre de 0,69 (junio) a 0,77m; la productividad fue más baja en octubre con 97,66 mg C fijado/m³/h y la más alta en julio con 214,85 mg C fijado/m³/h. También se detectó una disminución proporcional de la productividad al disminuir la intensidad de la disponibilidad de luz en la zona de estudio (Fig. 5c, Fig. 5d).

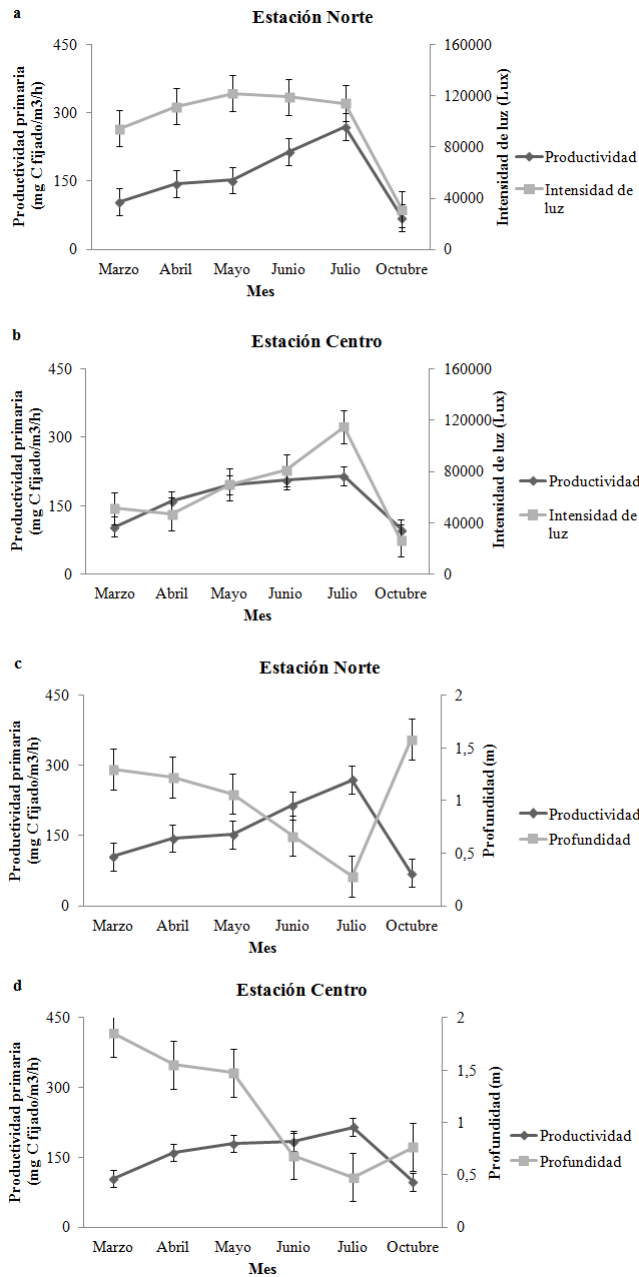


Figura 6. Productividad primaria vs profundidad e irradiancia medidas en las dos estaciones de muestreo (norte y centro).

Por otra parte, se utilizó el análisis de correspondencia canónica, en donde los dos primeros ejes explicaron el 86,42 % de la varianza total (Fig. 6); teniendo más peso el eje 1 definiendo mayormente la distribución de los distintos grupos funcionales. Las variables que tuvieron las correlaciones negativas más altas con el eje 1 fueron la temperatura, el OD y pH, los organismos que tuvieron mayor éxito en estas condiciones fueron las divisiones Chlorophyta, Euglenophyta y Ochrophyta; mientras que el eje 2 se correlacionó positivamente con el NH₃-N, NO₂, DBO, PO₄ y P; los individuos

de Cryptophyta estuvieron mejor adaptados a estas condiciones; mientras que los organismos de Dinophyta tienden a predominar en condiciones positivas (más altas) de ORP. Los Cyanophyta no mostraron ninguna relación.

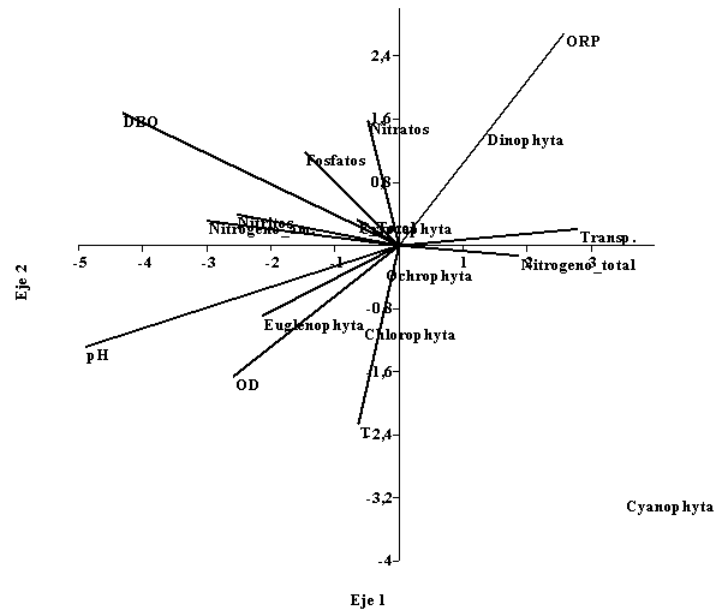


Figura 7. Análisis de Correspondencia Canónica (ACC, ejes 1 y 2) de los grupos funcionales del fitoplancton (Euglenophyta, Chlorophyta, Ochrophyta, Dinophyta, Cyanophyta y Cryptophyta) para la Laguna de Sonso durante 12 muestreos.

Se realizó una comparación de cada nutriente frente a la productividad primaria, encontrando que en la estación norte, el P (Fig. 7a), disminuyó desde marzo a abril al igual que la productividad, posteriormente ocurrió lo contrario, mientras aumentó de mayo a junio disminuyó en octubre, la productividad registró lo contrario. Lo anterior también se presentó con el N (Fig. 7b). Los NO₂ (Fig. 7c) y PO₄ (Fig. 7d) presentaron una relación inversa en los periodos marzo-mayo y julio-octubre, mientras que de mayo a julio fue directamente proporcional. En los NO₃⁻ (Fig. 7e), y NH₃-N (Fig. 7f) se estableció una relación directa, aumentando la concentración de estos elementos al incrementar la productividad primaria. Lo anterior, con excepción de octubre, donde fue inversa en el NH₃-N.

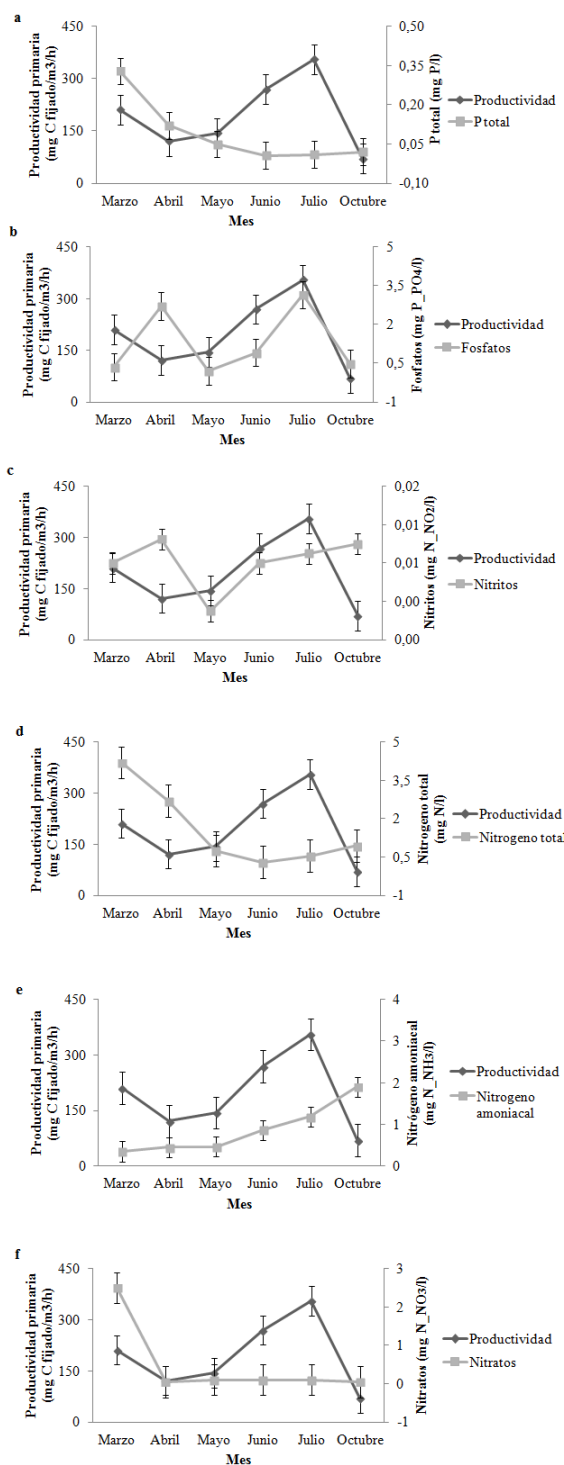


Figura 8. Nutrientes (P total (a), fosfatos (b), nitratos (c), nitritos (d), nitrógeno total (e) y nitrógeno amoniacal (f)) vs productividad primaria (PP) obtenidos de la estación norte de la Laguna de Sonso.

En la estación centro se encontró la misma relación que en la estación norte en cuanto al P (Fig. 8a), en los PO_4 (Fig. 8b) y NO_2 (Fig. 8c) se registró una relación inversa en el periodo marzo-mayo, y directa en

junio-octubre (a excepción de los NO_2 en octubre). En cuanto al N (Fig. 8d) y $\text{NH}_3\text{-N}$ (Fig. 8e) se registró una relación inversa. Una relación directa se obtuvo en los NO_3^- (Fig. 8f).

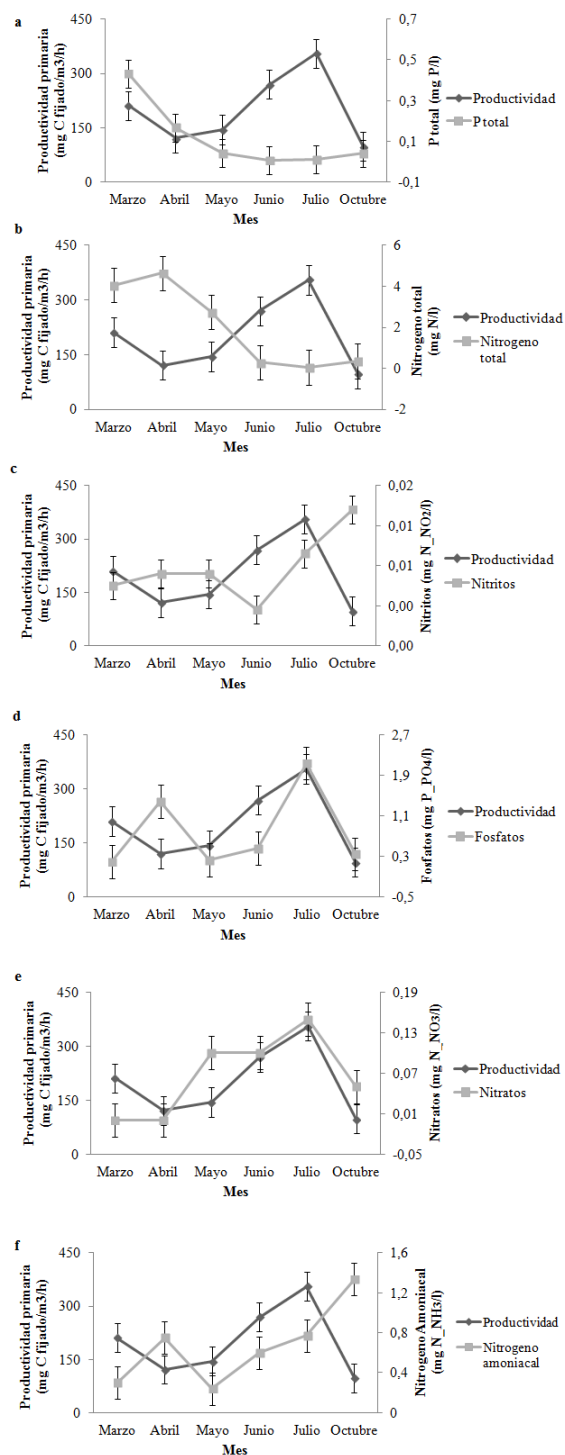


Figura 9. Nutrientes (P total (a), fosfatos (b), nitratos (c), nitritos (d), nitrógeno total (e) y nitrógeno amoniacal (f)) vs productividad primaria (PP) obtenidos de la estación centro de la Laguna de Sonso.

No se detectaron diferencias estadísticamente significativas para la productividad primaria, biomasa, emisión de CO₂, NO₃⁻, NO₂, NH₃-N, P y PO₄ entre las dos zonas de muestreo (Mann-Whitney, $p > 0,05$), sin embargo se detectaron diferencias significativas temporalmente (entre los meses de estudio) para la productividad, biomasa, emisión de CO₂, P y PO₄ (Kruskal-Wallis, $p > 0,05$) en la zona de estudio. Aun-

que se establecieron altos grados de correlación entre la productividad primaria y la emisión de CO₂ ($rs > 0,76$), y la biomasa y la emisión de CO₂ ($rs > 0,51$) en la zona de estudio, solamente en la estación central se registró un correlación significativa entre la productividad y la emisión de CO₂ ($rs= 0,97$, $p= 0,01$) (Tabla 2).

Tabla 2. Valores resultantes de las pruebas estadísticas para la productividad primaria (PP), biomasa, emisión de CO₂, y nutrientes en la estación norte (N) y centro (C) de la laguna.

Relación	<i>p</i>	<i>rs</i>	Prueba estadística
PP N - CO ₂ N	0,11	0,76	Correlación Spearman
PP C - CO ₂ C	-0,01	0,97	
Biomasa N - CO ₂ N	-0,24	0,51	
Biomasa C - CO ₂ C	-0,16	0,65	
Temporal			
PP	0,032		Kruskal Wallis
Biomasa	0,045		
CO ₂	0,037		
P total	0,023		
Fosfatos	0,022		
N total	0,070		
NO ₂	0,182		
NO ₃ ⁻	0,362		
NH ₃ -N	0,394		
Espacial			
PP	0,619		Mann Whitney
Biomasa	0,132		
CO ₂	0,690		
P Total	0,959		
Fosfatos	0,342		
N total	0,896		
NO ₂	0,219		
NO ₃ ⁻	0,515		
NH ₃ -N	0,342		

DISCUSIÓN

Los resultados de este trabajo sugieren que el fitoplancton en la zona de estudio estuvo sometido a una fuerte influencia temporal. Según Horne & Goldman (1994), en las zonas tropicales existen grandes contrastes entre las asociaciones de especies fitoplanctónicas con las épocas de lluvias y de sequía. El periodo de lluvias en la zona de estudio, que afectó los últimos días de muestreo, provocó un incremento en la altura de la columna de agua en la laguna, lo que conlleva a que la materia orgánica (nutrientes para los organismos) depositada en el sedimento, quede muy lejos de la capa fótica, donde se ubica la mayor parte del fitoplancton. Mientras que en las épocas secas, una baja profundidad, facilita los procesos de mezcla vertical en la columna de agua, lo que conlleva a una mayor

distribución vertical de los nutrientes, condición que optimiza la eficiencia fotosintética de las algas en este tipo de lagunas con fenómenos de estratificación (Pinilla 2006).

En términos generales, la relación que existe entre los niveles de precipitación, el flujo de los ríos y la acumulación de la biomasa fitoplanctónica es compleja. Por ejemplo, aportes fluviales importantes pueden estimular a la producción primaria al introducir nutrientes al sistema; sin embargo, sólo se puede dar el desarrollo de un florecimiento de fitoplancton cuando la tasa de acumulación excede a la pérdidas, esto es, bajo condiciones de escasos aportes fluviales y largos tiempos de residencia como los que se presentan durante la temporada de secas (Gameiro *et al.* 2004), siendo lo contrario durante la época de lluvias (altos aportes fluviales y bajos tiempos de residencia). En la Lagu-

na de Sonso, la productividad fue alta en los meses soleados (abril a julio) y baja en los meses lluviosos (marzo y octubre), debido a que en los primeros hubo una alta irradiancia (mayor cantidad de sol), por tanto hay una eficiencia fotosintética mayor, y una posible mejor utilización de los nutrientes. Por otra parte, la disminución en la disponibilidad de luz, el desarrollo de condiciones más reductoras en la columna de agua, la menor cantidad de oxígeno disponible en el hipolimnion durante el periodo de estratificación, y el incremento en la profundidad durante el periodo de lluvias (Oliver *et al.* 2003), pudieron contribuir a las bajas productividades en los meses de baja irradiancia. Al comparar espacialmente la productividad primaria se observó que ambas estaciones tuvieron mayor productividad en el mes de julio, periodo en el cual hubo una gran sequía en la laguna. Pero en general, la estación centro tuvo mayor productividad, esto pudo deberse a que en la estación norte hubo mayor cantidad de macrófitas (plantas acuáticas) cerca, esto provoca un enturbiamiento del agua, que impide que la luz penetre hasta el fondo del ecosistema, por tanto se hace más difícil la fotosíntesis. En contraste, en esta estación, se generaría mayor cantidad de oxígeno libre, aumentando la productividad primaria y la actividad metabólica consumidora de oxígeno de los descomponedores, que empiezan a recibir los excedentes de materia orgánica producidos cerca de la superficie (Márquez & Guillot 2001).

Al comparar la productividad primaria y biomasa con la emisión de CO₂ hubo una alta correlación entre estas variables. Lo anterior pudo deberse a la actividad fotosintética de estos productores primarios (fitoplancton) que se encargan de reducir la presión parcial de dióxido de carbono sobre todo en aguas superficiales, ya que aunque también se emite CO₂ en la respiración, una parte de la materia orgánica sintetizada sedimenta hacia aguas más profundas. Este proceso secuestra parte del CO₂ hacia capas internas de las masas de agua y lo retira de los intercambios durante un largo periodo de tiempo; así la suma de “fotosíntesis + sedimentación” en los ecosistemas acuáticos favorece la persistencia de un flujo neto, un bombeo continuo de dióxido de carbono desde la atmósfera hacia capas más profundas de las masas de agua generando un importante secuestro de CO₂ (Figueroa & Redondo 2007).

Ha sido estimado que la disolución del 50 % del CO₂ emitido a la atmósfera tardaría, en el más optimista de los escenarios, unos 35A; y el 75 % lo haría en 240A. Pero si las capas de aguas superficiales se calientan debido al incremento del efecto invernadero por causas humanas, la solubilidad del CO₂ atmosférico disminuirá, disminuyendo la eficiencia de secuestro e incrementando el tiempo de residencia del CO₂ en la atmósfera (Figueroa & Dávila 2004).

La mayoría (a excepción de *Ankistrodesmus acicularis*) de las especies halladas en la Laguna de Sonso son comúnmente encontradas en ecosistemas de estados tróficos altos. Lo que sugiere la presencia de una alta carga de nutrientes en la laguna, que si bien en algunos casos puede llevar a ambientes anoxigénicos, durante el presente estudio probablemente contribuyó a la productividad primaria alta encontrada.

Se registró una alta abundancia de Euglenophyta en la zona de estudio, puede ser una respuesta directa al vertimiento de aguas servidas en el ecosistema acuático, condición registrada en el sector norte de la Laguna de Sonso. Este tipo de algas, utiliza como sustrato base para el crecimiento la materia orgánica disuelta (Moreno *et al.* 2012), y al igual que las *Cryptomonas* sp. (Cryptophyta) dominantes, se encuentran comúnmente en agua dulce, especialmente rica en nutrientes y sustancias húmicas (Starmach 1983), por lo que se han considerado indicadores de sistemas con tendencia a la eutrofización.

Por otro lado, el desarrollo de trachelomonas es favorecido por el aumento de NO₃⁻ y PO₄. En la zona de estudio el mayor número de trachelomonas se registró en los meses de junio y julio, meses en los cuales se registraron las mayores temperaturas. Según Starmach (Op. cit) en la zona templada, el desarrollo de los Euglenidos, como *Trachelomonas volvocina*, es favorecido durante los meses cálidos y solo unas pocas especies pueden crecer en aguas frías. Para los Chlorophyta, se registró una mayor abundancia de *Scenedesmus quadricauda*, que hace parte de un género formado por especies oportunistas y cosmopolita, dominante en lugares hipertróficos (Ollrik 1994). *Chroococcus* sp., constituye la mayor parte del fitoplancton en hábitats de agua dulce, importante como comida para peces y zooplancton (Nogueira 2002). En general las especies de Chlorococcales son consideradas indicadores de eutrofización.

El alga dominante en el phylum Ochrophyta, fue *Tribonema minus* que tiene un crecimiento óptimo dominante en ambientes cálidos a temperaturas desde los 25°C (De Vries & Hillebrand 1986). Entre las divisiones que estuvieron en menor porcentaje (Cyanophyta, Cryptophyta y Dinophyta), un gran número de *Cryptomonas* sp. que son de los eucariontes fototróficos más abundantes y es una especie tiofílica que forma un máximo en el metalimnion durante el período de estratificación, aportó biomasa de forma significativa tanto en temporadas de lluvia como de sequía (Gasol *et al.* 1990).

La mayor abundancia del fitoplancton obtenida en julio, pudo deberse a un gran desarrollo de Trachelomonas, *Cryptomonas* sp. y *Tribonema minus*. Por el contrario, la menor abundancia posiblemente se dio como consecuencia de una menor disponibilidad de luz y nutrientes. Hubo un aumento gradual por parte del

número de individuos promedio/mL de fitoplancton desde el mes de marzo hasta julio, esto se relaciona directamente con la intensidad de luz, ya que a medida que aumentó la irradiancia, aumentaba el número de individuos, de manera que mecanismos interactivos por parte del fitoplancton estarían modificando la estructura físico-química de la columna de agua, o bien, que el fitoplancton estuvo fotoadaptándose a diferentes escalas temporales (a través de los parámetros fotosintéticos, crecimiento) a los gradientes de luz generados por cambios en las tasas de mezcla turbulenta del estrato de agua superficial (Cullen & Lewis 1988). Según el análisis canónico, las clorofitas, euglenofitas y ochrofitas tuvieron mayor éxito en presencia de altos valores de oxígeno y pH y temperaturas medias, la presencia de estas algas en las capas superiores de los cuerpos está relacionada con las altas concentraciones de oxígeno (Scagel *et al.* 1987), concordando con las concentraciones promedio de oxígeno en la laguna (5,22mg/L). Medrano (2007) menciona que las aguas superficiales que presentan pH desde 7 hasta 9, crean condiciones idóneas para el desarrollo de la mayoría de algas, a su vez si disminuye la concentración de CO₂, la de iones de hidrógeno caen y el pH aumenta. Durante el día el fitoplancton consume CO₂ y el pH del agua aumenta (Boyd 2012). Se ha observado que el metabolismo fitoplanctónico generalmente se incrementa con el aumento de la temperatura, dentro de cierto rango; además, la fijación de carbono fotosintético depende no sólo de la población fotoautotrófica, sino que también de las condiciones ambientales, tales como disponibilidad de nutrientes, intensidad de luz y temperatura (Lynch & Poole 1979). En resumen, los ambientes de aguas tropicales responden a cambios ambientales en corto plazo, ya que las fuerzas climáticas y meteorológicas, tales como los episodios anómalos de intensa precipitación, sequías y vientos fuertes, pueden afectar rápidamente los procesos bioquímicos (Souza & Couto 1999).

Aunque el efecto de la luz es independiente de la cantidad de nutrientes, es un factor determinante en la producción primaria y distribución de los organismos en una masa de agua, y a su vez está limitado por la profundidad de la capa fótica (Kirk 1983). La laguna fue muy productiva debido fundamentalmente al mayor contacto de los sedimentos con la superficie del agua como consecuencia de su escasa profundidad, lo anterior sugiere que a dichas profundidades las algas encuentran un ambiente lumínico y químico apropiado para desarrollar el proceso fotosintético.

Además de energía luminosa, la actividad biológica del fitoplancton requiere, como cualquier planta verde, el aporte de nutrientes inorgánicos, por esto se comparó la productividad con la cantidad de N, P, PO₄, NO₃⁻, NO₂ y NH₃-N, que son generados en las aguas profundas como resultado de la actividad de las bacte-

rias que descomponen la materia orgánica sedimentada (Takahashi *et al.* 2002). Así también, cabe destacar que los frecuentes y significativos suministros de materia orgánica proveniente de la vegetación circundante por la vía de los detritos y la regeneración de nutrientes (Tovilla 1994), incrementan la productividad total del sistema haciendo que el fitoplancton se incremente. En este caso el nutriente limitante fue el P, esto se corrobora en que a medida que la productividad aumentaba el P también, en algunos casos características físico-químicas y biológicas pueden condicionar los flujos de nutrientes en la interfase agua-sedimento (Boynton *et al.* 1982). Además el P y PO₄ fueron los únicos que tuvieron diferencias significativas temporalmente, el contenido de este nutriente en un lago o laguna generalmente establece el límite superior que puede alcanzar la biomasa del fitoplancton (Schindler 1977). En general, la tendencia a eutrofización que se presenta en la laguna es indirectamente de origen antrópico es causada por usar la laguna como depositario de los desechos urbanos, agrícolas e industriales.

En época de lluvia hubo bastante turbulencia en la laguna, en algunos casos esto implica mayor disponibilidad de nutrientes en la zona eufótica, producto de la surgencia, pero se altera la penetración de la luz por el crecimiento del fitoplancton. Este fenómeno causa cambios en la transparencia del agua (que fue menor en esta época) y también se afecta la distribución vertical del fitoplancton que está determinada por la cantidad de energía solar (Margalef Op. cit). A partir de las correlaciones y relaciones hechas entre la productividad, biomasa y CO₂, se tiene que los valores de productividad, biomasa y emisión de CO₂ obtenidos, dependieron de un efecto combinado de variables que afectan directamente estas variables como la irradiancia, profundidad (transparencia) y cantidad de nutrientes, mientras que otras variables físico-químicas afectan en menor cantidad el metabolismo de estos organismos (fitoplancton).

AGRADECIMIENTOS

A todos aquellos que colaboraron durante este trabajo, elaborado en el marco del proyecto "Dinámica de la emisión de gases de efecto invernadero en un ecosistema léntico eutrofizado (Laguna de Sonso)" financiado por la convocatoria interna de la Universidad del Valle y liderado por los grupos Biología Vegetal Aplicada (BVA), Estudio y Control de la Contaminación Ambiental (ECCA) y Grupo de Investigación en Procesos Avanzados para Tratamientos Biológicos y Químicos (GAOX); a Juan Pablo Silva, Ana Lasso, Teresita Canchala, Mayuli Gallardo, Ronny Nuñez, Tatiana Cruz y Julián Perdomo por su apoyo logístico.

LITERATURA CITADA

- Andersson, K & Azcárate, J 2005, 'Strategic Environmental Assessment Pre-study of Sonso Lagoon, Colombia', Master's thesis for LWR, Sweden.
- Asprilla, S Ramírez, JJ & Roldán, G 1998, 'Caracterización limnológica preliminar de la ciénaga Jotaudó (Chocó, Colombia)', *Actualidades Biológicas*, 20, 1, 87-107.
- Arana, VA & Páez, MI 2005, 'Determinación de residuos de insecticidas organofosforados en aguas de la Laguna de Sonso mediante cromatografía de gases acoplado a espectrometría de masas', *Revista Universidad de Caldas*, 25, 2, 107-119.
- Baena, LM 2006, '*Red de Monitoreo de la calidad del agua de la CVC, Calidad de los Recursos Hídricos Superficiales en el Valle del Cauca*', Ed. Corporación Autónoma Regional del Valle del Cauca, Santiago de Cali.
- Behrenfeld, M, Esaias, W & Turpie, K 2002, *Assessment of primary production at the global scale, phytoplankton productivity: carbon assimilation in marine and freshwater ecosystems*, Blackwell Science, Oxford.
- Beyers, RJ & Odum, HT 1959, 'The use of carbon dioxide to construct pH curves for the measurement of productivity', *Limnology and Oceanography*, 19, 1, 31-53.
- Bourrelly, P 1972, *Les algues d' eau douce*, Ed. Boubee, Paris.
- Boyd, CE 2012, *Consideraciones sobre la calidad del agua y del suelo en cultivos de camarón*, Auburn University, USA.
- Boynton, WR, Kemp, WM & Keeke, CW 1982, *A comparative analysis of nutrient and other factors influencing estuarine phytoplankton production*, Ed. Academic Press, Nueva York.
- Brower, JE & Zar, JH 1981, *Field and Laboratory methods for general ecology*, 4th ed., WM.C Brown Publishers, Dubuque.
- Cullen, J & Lewis M 1988, 'The kinetics of algal photoadaptation in the context of vertical mixing', *J. Plankton Res*, 10, 5, 1039-1063.
- De Vries, PJR, Hillebrand H 1986, 'Growth control of *Tribonema minus* and *Spirogyra singularis* by light and temperature', *Acta Bot. Neerland*, 35, 1, 65-70.
- Figueruelo, JE & Dávila, M 2004, *Química física del ambiente y de los procesos ambientales*, Ed. Reverté, España.
- Figuerola, ME & Redondo, S 2007, *Los sumideros naturales de CO₂: Una estrategia sostenible entre el Cambio Climático y el Protocolo de Kyoto desde las perspectivas urbana y territorial*, Universidad de Sevilla, España.
- Gaarder, T & Gran, HH 1927, 'Investigations of the production of plankton in the Oslo Fjord Rapport', *Conseil International sur le Exploration de la Mer*, 42, 1, 3-31.
- Gameiro, CP, Cartaxana, MT, Cabrita M & Brotas, V 2004, 'Variability in chlorophyll and phytoplankton composition in an estuarine system', *Hydrobiologia*, 52, 5, 113-124.
- Gasol, JM, Mas, J, Alió, P & Guerrero, R 1990, 'Ecología microbiana y limnología en la laguna Cisó: 1976-1989', *Scientia gerundensis*, 16, 2, 155-178.
- Germain, H 1981, *Flore des Diatomées*, Ed. Boubée. Paris.
- Gischler, C & Cvetkovic, V 2007, 'Pathways of heavy metals towards Sonso Lagoon and implications for stakeholders of Cauca Valley', Maestría en Ciencias, Royal Institute of Technology, Stockholm, Sweden.
- Hein, M & Sand-Jensen, K 1997, 'CO₂ increases oceanic primary production', *Nature*, 38, 988-990.
- Holm-Hansen, O, Lorenzen, CJ, Holmes, R W & Strickland, JD 1965, 'Fluorometric determination of chlorophyll', *Journal du Conseil International pour Le Exploration de la Mer*, 30, 3-15
- Horne, AJ & Goldman, CR 1994, *Limnology*, 2th ed. McGraw-Hill, New York, EEUU.
- Hubber-Pestalozzi, G 1941, 'Das Phytoplankton des Süßwassers', *Die Binnengewässer*, 16, 5, 365-370.
- Hurtado, A, Torres, C & Peña, EJ 2010, 'Identificación de procesos de bioacumulación del cromo en la Laguna de Sonso', *Eidenar*, 9, 69-75.
- Ibelings, BW & Maberly, SC 1998, 'Photoinhibition and the availability of inorganic carbon restrict photosynthesis by surface blooms of cyanobacteria', *Limnology and oceanography*, 43, 3, 408-419.
- Kirk, JTO 1983, *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*, Cambridge University, Cambridge.

- Kjerfve, B 1994, 'Coastal Lagoon Processes', *Elsevier Oceanography*, 60, 1, 568-577.
- Lambert, M & Frechette, J 2005, 'Two analytical techniques for measuring fluxes of CO₂ and CH₄ from hydroelectric reservoirs and natural water bodies', in A. Tremblay, L. Varfalvy, C. Roehm & M. Garneau (eds.), *Greenhouse gas emissions fluxes and processes: Hydroelectric reservoirs and natural environments*, Springer, Berlin.
- Lasso, AP 2006, 'Cámaras estáticas para la estimación de emisiones de gases de efecto invernadero en lagunas de estabilización para el tratamiento de aguas residuales domésticas', Maestría en Ingeniería Ambiental, Universidad del Valle.
- Lynch, JM & Poole, NJ 1979, 'Microbial ecology: a conceptual approach', *Journal of Basic Microbiology*, 20, 9, 601.
- Margalef, R 1983, *Limnología*, Ed. Omega, S A. Barcelona.
- Márquez, CG & Guillot, G 2001, *Ecología y efecto ambiental de embalses: aproximación con casos colombiano*, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Medrano, ZF 2007, 'Estado Trófico del Lago Cráter la Alberca de Tacámbaro, Michoacán, México', Tesis Profesional de Biólogo, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán.
- Moreno, JR, Medina, CD & Albarracín, VH 2012, 'Aspectos ecológicos y metodológicos del muestreo, identificación y cuantificación de cianobacterias y microalgas eucariotas', *Microbiología*, 5, 1, 110-125.
- Nixon, SW 1982, 'Nutrients, primary production and fisheries yields in coastal lagoons', *Oceanológica*, 5, 357-371.
- Nogueira, MG 2002, '*Uma avaliação dos processos de eutrofização nos reservatórios em cascata do rio Paranapanema (SP/PR), Brasil, El Agua en Iberoamérica: de la Limnología a la Gestión en Sudamérica*', CIRELLI, A.F, Santiago de Chile.
- 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.
- Olrik, K 1994, *Limnología* Phytoplankton ecology: Determining factors for the distribution of phytoplankton in freshwater and the sea, Danish Environmental Protection Agency, Copenhagen, Miljøprojekt.
- Peña, EJ, Cantera, JR & Muñoz, E 2012, *Evaluación de la contaminación en ecosistemas acuáticos*, Universidad del Valle, Cali.
- Pinilla, G 2006, 'Evaluación de la eficiencia fotosintética del fitoplancton en un lago amazónico (Lago Boa) y en un lago andino (Lago Guatavita)', *Acta Amazónica*, 36, 1, 221-228.
- Ramírez, JJ & Alcaráz, H 2002, 'Dinámica de la producción primaria fitoplanctónica en un sistema eutrófico tropical: Laguna del Parque Norte, Medellín, Colombia', *Caldasia*, 24, 6, 411-423.
- Ramírez, A 2006, *Ecología, Métodos de muestreo y análisis de poblaciones y comunidades*, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá.
- Richardson, K, Beardall, J & Raven, JA 1983, 'Adaptation of unicellular algae to irradiance: an analysis of strategies', *New Phytol.*, 93, 3, 157-191.
- Roldán, GE & Ramírez JJ, 2008, *Fundamentos de limnología neotropical*, Universidad de Antioquia, Medellín.
- Ryther, JH 1956, 'Photosynthesis in the ocean as a function of light intensity', *Limnology and Oceanography*, 41, 2, 284-296.
- Salas, HJ & Martino, P 1987, 'Desarrollo de Metodologías Simplificadas para la Evaluación de Eutrofización en Lagos Cálidos Tropicales', Centro Panamericano de Ingeniería Sanitaria y Ciencias del Ambiente, Lima.
- Santamaría del Ángel, E & Millán-Núñez, R 1997, 'Productividad primaria del fitoplancton estimada con los métodos de oxígeno y ¹⁴carbono, en una estación del Estero de Punta Banda', *Ciencias Marinas*, 23, 3, 361-375.
- Scagel, RF, Bandoni, RJ, Maze, JR, Rouse, GE, Schofield, WB & Stein, JR 1987, *El Reino Vegetal*, 1ra Edición, Ed. Omega, Barcelona, España.
- Schindler, DW 1977, 'Evolution of phosphorus limitation in lakes', *Science*, 195, 260-262.
- Schippers, P, Lurling, M & Scheffer, M 2004, Increase of atmospheric CO₂ promotes phytoplankton productivity, *Ecology Letters*, 7, 1, 446-451.
- Souza, MF & Couto, EC 1999, 'Short-term changes and longitudinal distribution of carbon metabolism in the Piauí River Estuary (Sergipe, Brasil)', *Revista Brasileira de Biologia*, 59, 19, 195-202.

- Starmach, K 1983, *Flora Slodkowodna Polski: Euglenophyta-Eugleniny*, Tom 3. PWN, Varsovia, Cracovia.
- Strickland, J & Parsons, TR 1972, *A practical handbook of seawater analysis*, Fisheries Research Board of Canada, Canada.
- Takahashi, T, Sutherland, SC, Sweeney, C, Poisson, A, Metzl, N, Tillbrook, B, Bates, N, Wanninkhof, R, Feely, RA, Sabine, C, Olafsson, J & Nojiri, Y 2002, 'Global sea-air CO₂ flux based on climatological surface ocean CO₂, and seasonal biological and temperature effects', *Deep-Sea Res*, 2, 49, 1601-1622.
- Tatis, R & Gutiérrez, L 2006, 'Phytoplankton primary production in a tropical shallow pulsing system: Malambo complex (Atlántico, Colombia)', VII Seminario Colombiano de Limnología, Tolima, 64-65.
- Tovilla-Hernández, C 1994, Manglares, en: De la Lanza, EG & Cáceres, C, *Lagunas costeras y el litoral mexicano*, Universidad Autónoma de Baja California Sur, California.
- Varona, F & Gutiérrez, F 2003, 'Estudio multivariado de la fluctuación espacio-temporal de la comunidad fitoplanctónica en dos lagunas costeras del estado de Chiapas', *Hidrobiológica*, 13, 3, 177-194.
- Vélez, CA & Mynett, AE 2006, 'Water Quality and Ecosystem Modelling: A Case for Sonso Lagoon, Colombia', *Hydroinformatics: Innovate & Share*, Francia.
- Welch, PS 1948, *Limnological Methods*, Blakiston Co., Philadelphia.
- Zapata, AM 2001, Variaciones diarias y mensuales de la producción primaria en un lago andino (Lago de Guatavita-Cundinamarca), Tesis de maestría, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá.