

***Dinámica poblacional de dos especies
de Anabaenopsis (Wolosz) V. Mill. 1923
en una laguna eutrofica tropical***

John Jairo RAMÍREZ R. (1)

RESUMEN

Se discuten las características poblacionales de *Anabaenopsis elenkinii* Miller 1923 y *A. hungarica* Hálasz 1939 en la Laguna del Parque Norte (6° 4' N, 75° 33,4' W), Medellín, Colombia. *A. hungarica* fue un estratega *r* mayor que estuvo más agrupado en ambas profundidades; por ello, la amplitud de su nicho realizado fue menor. Esta especie mostró un alto valor de asociación con los ortofosfatos. *A. elenkinii* se presentó más agrupada en superficie, la amplitud de su nicho fue mayor, estuvo asociada con nitratos y ortofosfatos y mostró una mejor adaptación a las características del ecosistema estudiado. La alta turbulencia fue la causa de los altos valores de solapamiento de nicho hallados debido a que aumentó el número de encuentros entre las dos especies. El grado de competencia interespecífica se vió disminuido por la oferta alta de nitrógeno y fósforo presentes. La competencia por el factor limitante (luz) también disminuyó, pues la mezcla impide la presencia de relaciones espaciales fijas entre las especies. Los gráficos de dispersión mostraron la formación de tres grupos para *A. elenkinii* y dos para *A. hungarica*.

PALABRAS CLAVES : Cianofíceas — Nostocofíceas — Ecología poblacional — Características merológicas — Laguna tropical — *Anabaenopsis* — Colombia.

ABSTRACT

POPULATION DYNAMICS OF *ANABAENOPSIS* (WOLOSZ) V. MILL. 1923 IN AN EUTROPHIC TROPICAL LAGOON

Population characteristics of *Anabaenopsis elenkinii* Miller 1923 and *A. hungarica* Hálasz 1939 in the Parque Norte lagoon (6° 4' N, 75° 33.4' W), Medellín, Colombia, are discussed. *A. hungarica* was considered a better type *r* strategist and it was also abundant in both surface and bottom waters. Its niche breadth was reduced and it showed a better association with P-PO₄. *A. elenkinii* was more abundant near the surface and showed higher values of niche breadth. It was more closely associated with N-NO₃ and P-PO₄ and presented a better adaptation to the environmental conditions. The high values of niche overlap were due to the high turbulence that increased the number of interspecific encounters. Interspecific competition was diminished by high offer of nitrogen and phosphorus. Competition for the limiting factor (light) was lessened owing to the mixing that impeded the presence of fixed spatial relations between species.

KEYWORDS : Cyanophyceae — Nostocophyceae — Population dynamics — Tropical — Freshwater — South America — *Anabaenopsis*.

(1) Departamento de Biología, Universidad de Antioquia. Apartado aéreo 1226. Medellín, Colombia.

RÉSUMÉ

DYNAMIQUE DE POPULATIONS DE DEUX ESPÈCES D'*ANABAENOPSIS* (WOLOSZ) V. MILL. 1923
DANS UN LAC TROPICAL

Les populations de *Anabaenopsis elenkinii* Miller 1923 et de *A. hungarica* Hálasz 1939 ont été étudiées dans le lac Parque Norte (6° 4' N; 75° 33,4' W), Medellín en Colombie. *A. hungarica* a présenté une plus forte stratégie de type r, avec de fortes densités en surface et au fond. La largeur de sa niche écologique était réduite, et son association avec P-PO₄ forte. *A. elenkinii* était plus abondante en surface qu'au fond, et a présenté une plus forte valeur de largeur de niche. Cette espèce était corrélée avec N-NO₃ et P-PO₄ et a présenté une meilleure adaptation aux conditions de milieu. Le fort recouvrement des deux niches écologiques est dû à une forte turbulence. La compétition interspécifique est réduite du fait d'un surplus d'azote et de phosphore et du fait de la turbulence qui empêche une ségrégation spatiale.

MOTS CLÉS : Cyanophyceae — Nostocophyceae — Dynamique des populations — Tropical — Eaux douces — Amérique du sud — *Anabaenopsis*.

INTRODUCCIÓN

Se considera que *Anabaenopsis* Miller 1923 (Orden Nostocales, Familia Nostocaceae, Subfamilia Anabenoideae) es un taxón que forma parte de la microfórula normal de los ecosistemas lacustres tropicales y subtropicales, siendo raramente hallado en regiones templadas. La mayoría de sus especies habitan aguas básicas y reductoras en lagos y lagunas con alta concentración de sales y en regiones estuarias (SINGH, 1962; JEEJI-BAI *et al.*, 1980; KOMAREK and ANAGNOSTIDIS, 1989).

Con el presente artículo se busca establecer las características poblacionales, disposición temporal, grado de apiñamiento, amplitud y solapamiento de nicho, estrategia reproductiva y grado de competencia interespecífica de *Anabaenopsis elenkinii* (especie tipo) y *A. hungarica* Hálasz 1939 hallados en una laguna tropical polimíctica. Además se discute la influencia del amonio, los nitratos, los ortofosfatos, los sulfatos y la polimixis del sistema sobre las variaciones poblacionales de estos organismos.

MATERIAL Y MÉTODOS

Este trabajo forma parte de una caracterización limnológica realizada entre abril de 1991 y febrero de 1992 en la Laguna del Parque Norte, Medellín, Colombia (6° 4' N., 75° 33,4' W) (fig. 1). En ésta durante un período de 10 meses fueron realizados 19 muestreos de variables físicas, químicas, biológicas y ambientales en la superficie y en el fondo de una única estación de colecta. Para este trabajo se seleccionaron seis variables de las 22 medidas, por ser consideradas por la mayoría de los autores como

las más relacionadas con las variaciones del fitoplancton en general.

La descripción del área de estudio puede ser consultada en RAMÍREZ (1987) y RAMÍREZ and DÍAZ (1994; 1995).

Las muestras para las variables medidas fueron extraídas de las dos profundidades con una garrafa Kemmerer de un litro de capacidad.

Los datos de pluviosidad y temperatura del aire fueron suministrados por la Sección de Hidrometría de las Empresas Públicas de Medellín.

El amonio fue evaluado mediante el método de Nessler. Para los nitratos se siguió el método del ácido fenoldisulfónico y para los ortofosfatos el método del ácido ascórbico. Los sulfatos fueron estimados por turbidimetría (APHA, 1985).

Los valores de las medidas de tendencia central (media aritmética) y dispersión (rango y coeficiente de variación) de las variables físicas y químicas escogidas se presentan en la Tabla I.

Las muestras de fitoplancton fueron fijadas con KI-I₂ acidificado con ácido acético. Para su cuantificación fueron contados 30 campos aleatorios determinados mediante una curva de especies-número de campos. Dicho conteo se efectuó bajo un microscopio invertido en una cámara de sedimentación de Kolkwitz de 1 ml. Los dos taxones de *Anabaenopsis* estudiados fueron identificados con las claves de GEITLER (1930), DESIKACHARY (1959) y JEEJI-BAI *et al.* (1980) y asumidos según la concepción moderna de KOMAREK and ANAGNOSTIDIS (1989).

La matriz básica de datos brutos constó de dos filas (profundidades) y 19 columnas (muestreos).

Con el fin de eliminar las diferencias de magnitud en los gráficos de abundancia y concentración de iones, los datos originales fueron transformados con log₁₀.

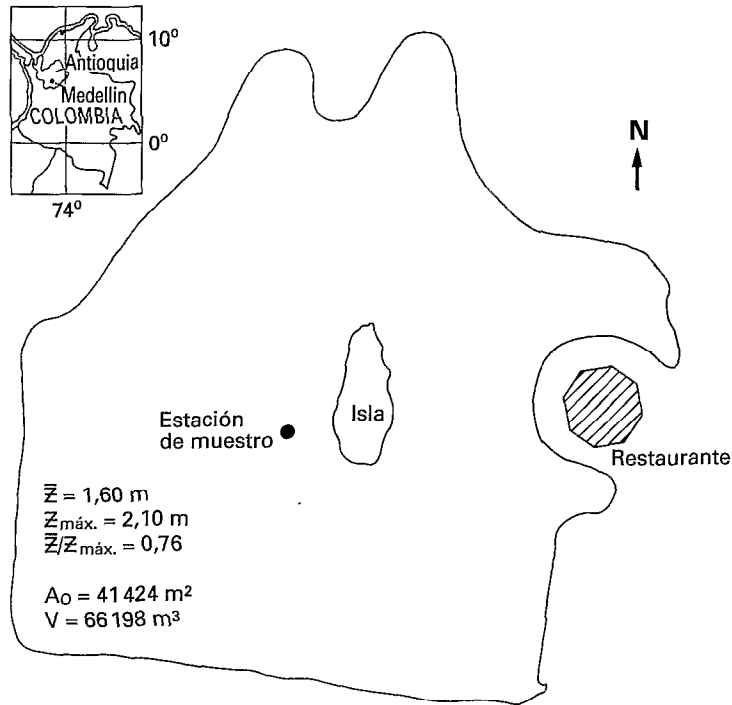


FIG. 1. — Mapa de la Laguna del Parque Norte y localización de la estación de muestreo.
 Morphometry of Parque Norte lagoon and localization of sampling station.
 Morphométrie du Laguna del Parque Norte et posilion de la station d'échantillonnage.

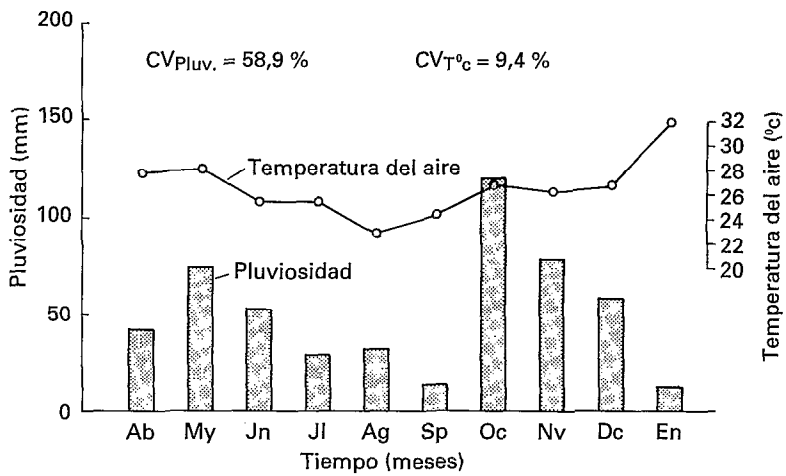


FIG. 2. — Variación temporal de la pluviosidad y la temperatura del aire.
 Temporal variation of rainfall and air temperature.
 Variation de la température de l'air et des pluies mensuelles.

TABLA I

Valores medios y de dispersión para las variables químicas escogidas en superficie y fondo
Mean and dispersion values for selected chemical variables in surface and bottom
Moyenne et dispersion des variables chimiques pour l'eau de surface et de fond

Variable	Profundidad	Rango	X	CV
N-NH ₄ (µg.l ⁻¹)	Superficie	560,0	520,0	35,7
	Fondo	560,0	528,0	36,2
N-NO ₃ (µg.l ⁻¹)	Superficie	80,0	81,3	34,9
	Fondo	120,0	86,8	43,2
P-PO ₄ (µg.l ⁻¹)	Superficie	72,0	29,2	77,2
	Fondo	92,0	29,4	82,4
SO ₄ (mg.l ⁻¹)	Superficie	220,0	103,4	69,3
	Fondo	221,0	94,2	77,5

Para establecer la disposición temporal de las dos especies fue usado el índice de MORISITA (1959) (I_s), cuya fórmula es la siguiente :

$$I_s = Q \sum n_i(n_i - 1) / (n(n - 1))$$

Q = número de meses de muestreo (19)
 n_i = número de individuos del taxón iésimo
 n = número total de individuos en la muestra

La significancia del resultado con respecto al desvío de un arreglo aleatorio ($I_s = 1$) fue probada con el test t, mediante la expresión :

$$t_c = [(I_s - 1)(n - 1)] / 2$$

t_c = valor calculado del estadístico t

Las hipótesis planteadas en este último caso fueron :

$$H_0 : I_s = 1 \text{ y } H_1 : I_s \neq 1$$

La regla de decisión fue no aceptar H₀ si el valor calculado de t era mayor que el valor tabulado.

El grado de apiñamiento fue estimado a través del inverso del coeficiente de agregación (k₁) obtenido a través de la modificación propuesta en PIELOU (1977) :

$$k_1 = [x / (s^2/x) - 1]$$

x = media muestral del número de individuos
 s² = varianza muestral

Con el índice de SHANNON-WEAVER (1949) (H') se estimó la amplitud de nicho de cada especie. Su expresión matemática es :

$$H' = - \sum p_i \log_e p_i$$

p_i = abundancia relativa del taxón iésimo en cada mes de muestreo = n_i/n

log_e = logaritmo natural o neperiano

Las comparaciones entre los valores de amplitud fueron efectuadas siguiendo el test de HUTCHESON (1970), el cual es una variación del test t de Student, específica para comparar valores de H'. La fórmula del mismo es la siguiente :

$$t_c = H'_1 - H'_2 / [VARH'_1 + VARH'_2]^{1/2}$$

$$df = [VARH'_1 + VARH'_2]^2 / [VAR(H'_1)^2/n_1 + VAR(H'_2)^2/n_2]$$

$$VARH'_1 = \{[\sum p_i(\log_e p_i)^2 - (\sum p_i \log_e p_i)^2/n] + [(S - 1)/(2n)^2]$$

Para probar la distancia entre el valor de amplitud de nicho observada y la amplitud esperada se usó la razón amplitud observada-amplitud esperada. Esta última se calculó mediante Log_e Q, siendo Q, el número de muestreos efectuado (19 en este trabajo).

El grado de solapamiento de nicho, usado en este caso como una medida del nivel de competición entre las especies estudiadas, se estableció mediante el índice de MCINTIRE and MOORE (1977) (SIMI) :

$$SIMI = \sum p_{11} p_{22} / [\sqrt{\sum p_{11}^2} \sqrt{\sum p_{22}^2}]$$

p₁₁ = n₁₁/n₁ = abundancia relativa de *A. elenkinii*
 p₂₂ = n₂₂/n₂ = abundancia relativa de *A. hungarica*

Usando un Análisis de Varianza de dos factores sin repetición, modelo I se estableció la existencia de diferencias significativas entre profundidades y muestreos para cada especie.

El Coeficiente de Variación (CV) de cada taxón sirvió para establecer el tipo de estrategia ecológica utilizada, según lo propuesto en LEWIS (1977).

Con el fin de establecer un patrón claro de agrupamiento para los meses de muestreo fueron usados gráficos de dispersión entre las abundancias presentadas por cada especie en superficie y fondo. Dichos gráficos se construyeron sin realizar ningún tipo de normalización en las variables involucradas.

El nivel de asociación entre la abundancia de las especies y las variables físicas y químicas escogidas fue establecido con el índice de correlación de Pearson y su significancia con la prueba t de Student.

RESULTADOS

Los valores del índice de dispersión de Morisita mostrados en la Tabla II fueron hallados altamente desviados de la aleatoriedad, lo cual significa que las dos especies se mostraron agrupadas tanto en superficie como en fondo. Dicho agrupamiento se presentó durante la época correspondiente a los muestreos 3, 4 y 5 (abril y mayo) (fig. 3 y 4). Sin embargo, el nivel de agrupamiento fue mayor para *A. hungarica* (1/k₁ = 2,22 en superficie y 2,63 en fondo).

TABLA II

Valores de los estimadores de abundancia, dispersión y posición calculados para *A. elenkinii* y *A. hungarica* en superficie y fondo
Abundance, dispersion and position calculated for A. elenkinii and A. hungarica in surface and bottom
Valeurs calculées des caractéristiques des deux populations de A. elenkinii et A. hungarica

	<i>Anabaenopsis elenkinii</i>		<i>Anabaenopsis hungarica</i>	
	Superficie	Fondo	Superficie	Fondo
Σ	143,00	106,00	543,00	391,00
X	7,53	5,58	28,58	20,58
CV	113,90	103,60	150,80	164,70
l_{δ}	2,26	1,96	3,52	4,05
t_C	11,34	8,64	22,68	27,45
t_t	$t_{0,05} ; 18 = 2,101$		$t_{0,001} ; 18 = 3,922$	
$1/K_1$	1,16	0,89	2,22	2,63
H'	2,37	2,44	2,03	1,94
H'/H'MÁX	81 %	83 %	69 %	66 %
SIMI		1,06		
SIMJ		0,69		

X = media aritmetica muestral
 CV = coeficiente de variacion (%)
 l_{δ} = indice de morisita
 t_C = valor calculado de t
 t_t = valor tabulado de t
 K_1 = indice de apilamiento
 H' = indice de amplitud de nicho
 SIMI = indice de similitud

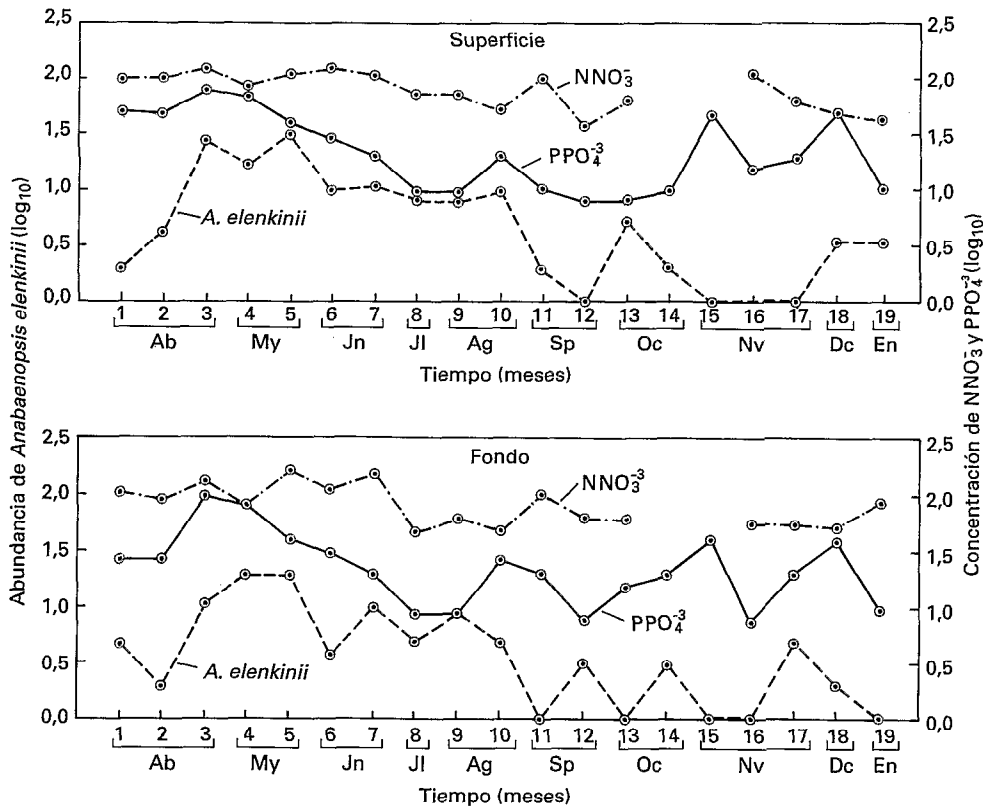


FIG. 3. — Curva poblacional total de *A. elenkinii* y de variación de N.NO₃ y P.PO₄ en superficie y fondo.

Total population and variation curves for A. elenkinii, N.NO₃ and P.PO₄ in surface and bottom.

Évolution des effectifs de A. elenkinii en surface et au fond des nitrates et des phosphates en fonction du numéro de l'échantillon (échelles logarithmiques).

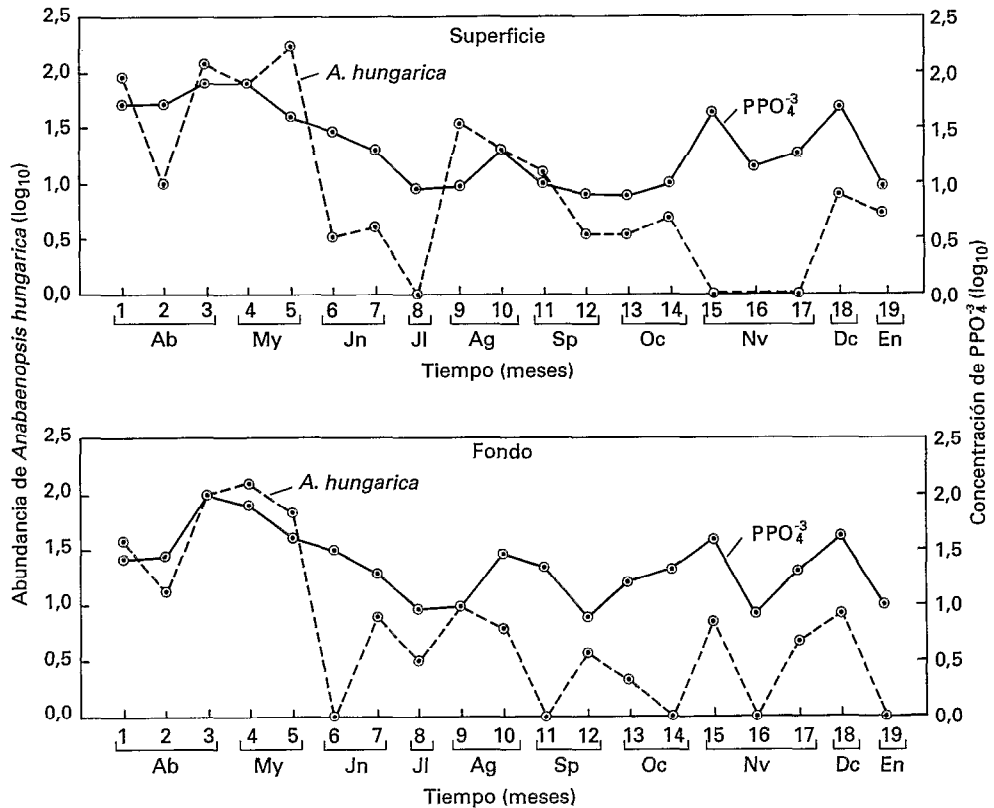


Fig. 4. — Curva poblacional total de *A. hungarica* y de variación de $P.PO_4$ en superficie y fondo.
Total population and variation curve for *A. hungarica* and $P.PO_4$ in surface and bottom.

Évolution des effectifs de *A. hungarica* en surface et au fond des nitrates et des phosphates en fonction du numéro de l'échantillon (échelles logarithmiques).

En la misma Tabla II puede observarse que el solapamiento de nicho, fue mayor en la superficie (1,06) y menor en el fondo (0,69). La prueba de Hutcheson mostró que las diferencias halladas para este estadístico tanto en superficie ($t_c = 4,26$; $p < 0,001$; $n = 19$) como en fondo ($t_c = 5,89$; $p < 0,001$; $n = 19$) fueron altamente significativas para las dos especies.

A. elenkinii presentó variaciones altas (CV = 113,9 % en superficie y 103,6 % en fondo),

Los resultados del Análisis de Varianza (ANOVA), mostraron que para *A. elenkinii* se presentaron diferencias significativas entre muestreos ($F = 7,82$; $p < 0,01$), pero no entre profundidades ($F = 2,81$; $p > 0,05$). Igual sucedió con *A. hungarica* (muestreos 10,01; $p < 0,01$; profundidades: $F = 2,11$; $p > 0,05$). El valor del Cuadrado Medio entre muestreos (*A. hungarica* = 2884,62; *A. elenkinii* = 100,16) corrobora que las diferencias de abundancia halladas entre colectas fueron más acentuadas para

valores de amplitud de nicho (tabl. II).

Las variaciones de *A. elenkinii* mostraron asociación débil con aquellas de los iones nitrato y ortofosfato (tabl. III, fig. 3). Por su parte, las variaciones de *A. hungarica* presentaron un nivel de asociación mayor con los ortofosfatos (tabl. III, fig. 4).

figura 5. Para *A. elenkinii* se formaron tres grupos, los cuales, se organizaron desde los más a los menos abundantes, estando los más abundantes (muestreos 3, 4 y 5) en la parte superior (fig. 5A).

Para *A. hungarica* se formaron dos grupos bien separados, lo que muestra nuevamente su mayor

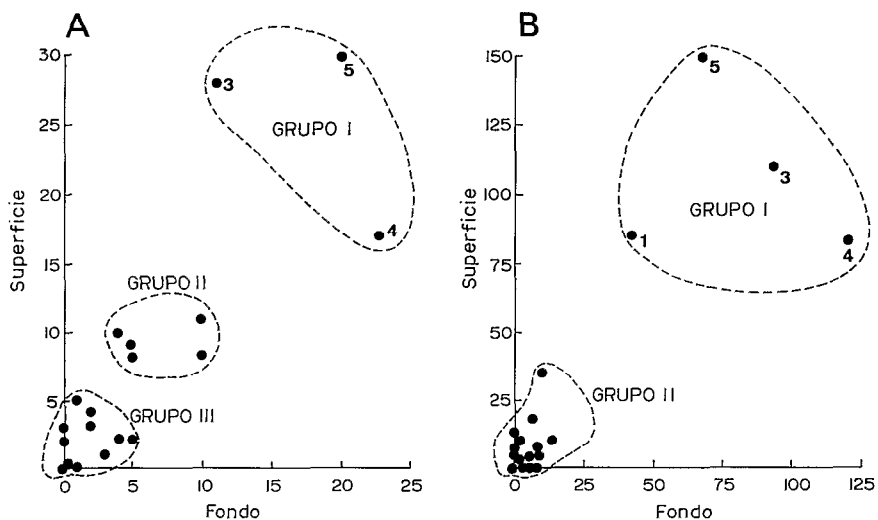
TABLA III

Valores de asociación entre *A. elenkinii*, *A. hungarica* y las variables químicas
Association between A. elenkinii, A. hungarica and the chemical variables
Coefficients de corrélation de Spearman entre les effectifs des populations d'algues et les variables chimiques

Variable	<i>Anabaenopsis elenkinii</i>			<i>Anabaenopsis hungarica</i>		
	Profundidad	r	p	Profundidad	r	p
N-NH ₄	Superficie	0,22	n.s	Superficie	0,29	n.s
	Fondo	0,15	n.s	Fondo	0,03	n.s
N-NO ₃	Superficie	0,49	n.s	Superficie	0,44	n.s
	Fondo	0,55	*	Fondo	0,46	n.s
P-PO ₄	Superficie	0,52	*	Superficie	0,62	***
	Fondo	0,55	*	Fondo	0,86	***
SO ₄	Superficie	-0,09	n.s	Superficie	0,013	n.s
	Fondo	0,11	n.s	Fondo	0,50	n.s

n.s = no significativo con $p > 0,05$ *** = significativo con $p < 0,001$ * = significativo con $p < 0,05$ ** = significativo con $p < 0,01$

p = nivel de significancia

FIG. 5. — Gráficos de dispersión para los periodos de colecta de (A) *A. elenkinii* y (B) *A. hungarica*.*Scatter graphs for sample periods of (A) A. elenkinii and (B) A. hungarica.**Graphique de dispersion des deux populations (A = A. elenkinii et B = A. hungarica).*

nivel de variación : el grupo I con las mayores abundancias y el II con las menores. En el grupo I se localizaron los meses donde la especie mostró mayor número de individuos (fig. 5B).

DISCUSIÓN

Anabaenopsis se caracteriza por ser un taxón eu-planctónico subdominante, que raras veces forma blooms y que al contrario de muchas otras cianofíceas que prefieren condiciones ambientales estables con aguas térmica y químicamente estratificadas, se presenta en aguas altamente mezcladas como las estudiadas aquí (GANF and HORNE, 1975; REYNOLDS and WALSBY, 1975; REYNOLDS, 1980). Esta característica permite suponer una adaptación a condiciones de poca luz y alta disponibilidad de nutrientes (MARGALEF, 1983).

La tendencia de las dos especies estudiadas a formar picos en determinadas épocas (fig. 3 y 4) y los altos valores de sus coeficientes de variación, permiten suponer que son estrategias de tipo r, siendo consideradas por ello como organismos generalistas, poco eficientes y que aprovechan condiciones en que uno o varios factores del ambiente les son favorables momentáneamente. De ahí su distribución agrupada, la cual según MARGALEF (1983) es más evidente en las especies con multiplicación rápida, dispersión lenta y pasiva y poca capacidad de movimiento. De las dos especies estudiadas, *A. hungarica* mostró ser un mejor estrategia r que *A. elenkinii*, debido a su mayor abundancia, su mayor coeficiente de variación, su mayor agrupamiento y su menor amplitud de nicho (tabl. II).

Las épocas de mayor abundancia para ambas especies correspondieron al primer grupo formado en la figura 5, donde se sitúan los muestreos 3, 4 y 5 (abril y comienzos de mayo), cuando la pluviosidad tendió a aumentar y la temperatura a disminuir (fig. 2) conjuntamente con la intensidad del viento. Como consecuencia, la turbulencia disminuyó dentro del lago, permitiendo con ello el aumento de la flotabilidad y la formación de un «bloom» de superficie en esta época.

Sin embargo, estas concentraciones superficiales no son permanentes, pues están altamente influenciadas por la hora en que son efectuados los muestreos. Según GANF (1974) en el Lago George, *Anabaenopsis* forma capas temporales que se concentran en la superficie durante la mañana, cuando la velocidad del viento y la temperatura son menores. Este comportamiento concuerda con lo expuesto por PAYNE (1986) para las cianofíceas vacuoladas del tipo de *Anabaenopsis*, las cuales se ven sometidas a pérdidas de flotabilidad diaria debidas al aumento de

la temperatura que incrementa las tasas de hundimiento del alga por la disminución de la densidad del agua en el epilimnion. Dado que los muestreos en el ecosistema en estudio se efectuaron entre las 10:00 y las 12:00 horas, puede concluirse que los valores de agrupamiento hallados para las dos especies analizadas estuvieron influenciados por este hecho.

En ecosistemas eutroficados como la laguna del Parque Norte, donde las concentraciones halladas de CO₂ fueron bajas (valores medios de 0,96 mg.l⁻¹ en superficie y 1,15 en fondo) y se presentaron supersaturaciones de oxígeno (115,4 % en promedio en superficie y 88,4 % en fondo), ocurren disminuciones en la flotabilidad que también incidieron en la variación temporal de las especies estudiadas.

A. elenkinii utilizó una mayor gama del recurso nutrientes, pues mostró asociación tanto con los nitratos como con los ortofosfatos (tabl. III, fig. 3), por lo que posiblemente su amplitud de nicho fue mayor. Además, como sus valores de agrupamiento y variación fueron menores esto implica también una mejor adaptación a las condiciones reinantes, corroboradas por las menores oscilaciones presentadas por esta especie durante el periodo de muestreo.

De otro lado, *A. hungarica* se presentó más agrupada, mostrando con ello su «preferencia» por unas determinadas condiciones. Por ello, su amplitud de nicho disminuyó, especialmente en el fondo, lo cual incidió en los menores valores de solapamiento de nicho presentados a esta profundidad (tabl. II, 0,69). El periodo de mayor agrupamiento para esta especie coincidió con aquella época en que el ión ortofosfato aumentó (fig. 4).

Dado que las proliferaciones de cianofíceas requieren altas concentraciones iniciales de fósforo (MARGALEF, 1983), los valores de correlación de ambas especies con este ión son comprensibles. Sin embargo, las especies heterocistadas del tipo de *Anabaenopsis* no acumulan fósforo, por lo que pueden considerarse competidoras inferiores frente a aquellas que sí lo acumulan como *Microcystis*. Esta aparente desventaja es compensada por la superioridad de las heterocistadas en la fijación de nitrógeno (MARGALEF, 1983).

En general, cuando el ambiente es más fluctuante, las especies tienden a ser más solapadas en su distribución (MARGALEF, 1977; COLE, 1983). El nivel de solapamiento hallado fue relativamente alto, especialmente en la superficie, debido al mayor número de encuentros entre los dos taxones, ocasionado por la alta turbulencia y no, como podría pensarse, por una alta competencia interespecífica, pues los valores elevados de solapamiento de nicho no implican necesariamente grados de competencia altos, ya que si el ecosistema presenta condiciones favorables, el nicho de un organismo puede estar incluso incluido dentro

del de otro sin que llegue a ocurrir una exclusión competitiva (PIANKA, 1974; KREBS, 1985) como efectivamente ocurrió en este ecosistema. Lo anterior se debe a que el fitoplancton presenta coexistencia simultánea que genera un equilibrio multiespecífico y nichos amplios y altamente sobrepuestos (HUTCHINSON, 1961; RICHESON *et al.*, 1970; WETZEL, 1981; GHILAROV, 1984). Además, como en este ecosistema las especies fitoplanctónicas no guardan relaciones espaciales fijas por la polimixis reinante y como los nutrientes convencionales no son limitantes (N y P) dada su concentración (tabl. I), la competencia por el factor considerado limitante (luz, RAMÍREZ and DÍAZ, 1995) se verá disminuida por las posiciones cambiantes en el espacio a que están sometidas las dos especies. Podría incluso decirse que la coexistencia de las mismas es debida posiblemente a que ocupan nichos diferentes en lo referente al uso de la luz y a que ocurre una disminución de sus nichos realizados. Por ello, puede afirmarse, concordando con MARGALEF (1977), que entre estas especies ocurre sólo competencia imperfecta, la cual se presenta usualmente en los ambientes cambiantes

Las dos especies estudiadas presentaron amplitudes de nicho bastante grandes y casi correspondientes a las máximas que podrían ser alcanzadas (tabl. II) mostrando con ello su grado de adaptación a las condiciones reinantes. Según REYNOLDS (1984), en los ambientes mezclados la diversificación de los nichos envuelve criterios que son esencialmente fisiológicos o conductuales, al contrario de los ambientes estratificados donde los nichos, son más tangibles en espacio y tiempo.

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo forma parte de la investigación «Estudio limnológico de la Laguna del Parque Norte», financiado por el Centro de Investigaciones de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Antioquia (Proyecto n° IN 36CE). Fue terminado durante una beca concedida al autor por la Red Latinoamericana de Botánica (RLB) para realizar estudios de doctorado en la Universidad de São Paulo, Brasil.

REFERENCIAS

- American Public Health Association, 1985. — Standard methods for water and wastewater. APHA. Washington, 1267 p.
- COLE (G. A.), 1983. — Textbook of Limnology. 3ª ed. The C.V. Mosby Co. Toronto, 426 p.
- DESIKACHARY (T. V.), 1959. — Cyanophyta. Indian Council of Agricultural research. New Delhi, 686 p.
- GANF (G. G.), 1974. — Diurnal mixing and the vertical distribution of phytoplankton in a shallow equatorial lake (Lake George, Uganda). *J. Ecol.*, 62 : 611-629.
- GANF (G. G.) and HORNE (A. J.), 1975. — Diurnal stratification, photosynthesis and nitrogen fixation in a shallow equatorial lake (Lake George, Uganda). *Fresh. Biol.*, 5 : 13-39.
- GEITLER (L.), 1930. — «Cyanophyceae». In : RABENHORST (L.) (ed) : *Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich and der Schweiz*. Akademische Verlagsgesellschaft. Leipzig, 1196 p.
- GHILAROV (A. M.), 1984. — The paradox of the plankton or why do species coexist? *Oikos*, 43 : 46-52.
- HUTCHESON (K.), 1970. — A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Jour. Theor. Biol.*, 29 : 151-174.
- HUTCHINSON (G. E.), 1961. — The paradox of the plankton. *Amer. Nat.*, 95 : 137-146.
- JEEJI-BAI (N.), HEGEWALD (E.) and SOEDER (C. J.), 1980. — Taxonomic studies on the genus *Anabaenopsis*. *Taxonomy of algae*, 115-142.
- KOMAREK (J.) and ANAGNOSTIDIS (J.), 1989. — Modern approach to the classification system of cyanophytes. 4. Nostocales. *Arch. Hydrobiol. Suppl.*, 82,3 (*Algological Studies*) 56 : 237-245.
- KREBS (Ch.), 1985. — *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance*. 3ª edition. Harper and Row. New York, 800 p.

- LEWIS (W. M. Jr), 1977. — Ecological significance of the shapes of abundance - frequency distributions for coexisting phytoplankton species. *Ecology*, 58 : 850-859.
- MARGALEF (R.), 1977. — *Ecología*. Edic. Omega, S A. Barcelona, 951 p.
- MARGALEF (R.), 1983. — *Limnología*. Edic. Omega, S A. Barcelona, 1 010 p.
- McINTIRE (C. D.) and MOORE (W. W.), 1977. — «Marine littoral diatoms: ecological considerations.» In: WERNER (D.) (ed.): *The biology of diatoms*, Univ. of California Press. California: 333-371.
- MORISITA (M.), 1959. — Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Mem. Fac. Sc. Kyushu Univ.*, 2 : 215-235.
- PAYNE (A. I), 1936. — *The ecology of tropical lakes and rivers*. Wiley. New York, 301 p.
- PIANKA (E. R.), 1974. — *Evolutionary Ecology*. Harper and Row. New York, 320 p.
- PIELOU (E. C.) 1977. — *Mathematical Ecology*. Wiley. New York, 385 p.
- RAMÍREZ (J. J.), 1987. — Contribución al conocimiento de las condiciones limnológicas de la Laguna del Parque Norte. *Actual. Biol.*, 16 (59) : 12-30.
- RAMÍREZ (J. J.) and DÍAZ (A.), 1994. — Caracterización limnológica y estructura de la comunidad fitoplanctónica en la Laguna del Parque Norte, Medellín, Colombia. *Hoehnea*, 21 (1/2) : 7-28.
- RAMÍREZ (J. J.) and DÍAZ (A.), 1995. — Cambios diurnos de temperatura y variables físicas y químicas en dos épocas del año en la Laguna del Parque Norte, Colombia. *Acta Limnol. Brasil*. 7 : 87-104.
- REYNOLDS (C. A.), 1980. — Phytoplankton assemblages and their periodicity in stratifying lake systems. *Holarct. Ecol.*, 3 : 141-159.
- REYNOLDS (C. A.), 1984. — *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge Univ. Press. Cambridge, 384 p.
- REYNOLDS (C. A.) and WALSBY (A. E.), 1975. — Water blooms. *Biol. Rev.*, 50 : 437-481.
- RICHERTSON (P.), ARMSTRONG (R.) and GOLDMAN (C. R.), 1970. — Contemporaneous disequilibrium, a new hypothesis to explain the «Paradox of the plankton». *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 67 : 1710-1714.
- ROUND (F. E.), 1981. — *The ecology of algae*. Cambridge University Press. London, 653 p.
- SHANNON (C. E.) and WEAVER (W.), 1949. — *The mathematical theory of information*. The University of Illinois Press. Urbana, 125 p.
- SINGH (R. N.), 1962. — Seasonal variants of *Anabaenopsis raciborskii* Wolosz. *Hydrobiologia*, 20 (1) : 87-91.
- WETZEL (R. G.), 1981. — *Limnología*. Edic. Omega, S.A. Barcelona, 679 p.