

Primeros datos sobre la comunidad microbiana en una laguna de várzea en la Amazonía boliviana (Laguna Bufeos, Cochabamba)

First data on the microbial community in an Amazonian várzea lake in Bolivia (Laguna Bufeos, Cochabamba)

Danny Rejas^{1,2*}, Koenraad Muylaert³ & Luc De Meester²

¹ UMSS, Unidad de Limnología y Recursos Acuáticos, casilla 471, Cochabamba – Bolivia.
e-mail: Danny.Rejas@bo.net

² KULeuven, Laboratory of Aquatic Ecology, Debériotstraat 32, 3000 Leuven, Bélgica.
e-mail: aquabio@bio.kuleuven.ac.be

³ University Gent, Department of Biology, Section Protistology & Aquatic Ecology, Krijgslaan 281 – S8,
9000 Gent, Bélgica. e-mail: Koenraad.muylaert@rug.ac.be

*autor de correspondencia

Resumen

Este estudio es el primero en proporcionar datos sobre las abundancias de microorganismos planctónicos de una laguna tropical en Bolivia. Su objetivo es comparar las densidades bacterianas y picofitoplactónicas durante dos épocas hidrológicas extremas, además de proporcionar algunos elementos sobre el papel que puede desempeñar la red trófica microbiana y particularmente el ciclo microbiano (*microbial loop*) en las lagunas de várzea. Las muestras de bacterias y picofitoplancton fueron colectadas en dos campañas, la primera de 8 días durante la estación de aguas bajas (octubre 2000) y la segunda de 6 días durante la estación de aguas altas (abril 2001). Las muestras de flagelados heterotróficos y ciliados fueron colectadas durante el primer período. Las densidades bacterianas mostraron valores más altos durante la estación de aguas altas (9.2×10^6 células ml^{-1}) que durante la estación de aguas bajas (6.2×10^6 células ml^{-1}); mientras que las densidades picofitoplactónicas mostraron un patrón inverso, con densidades más altas durante la estación de aguas bajas (1.2×10^6 células ml^{-1}) que durante la estación de aguas altas (0.27×10^6 células ml^{-1}). Las densidades del protozooplancton fueron estimadas sólo durante la estación de aguas bajas, las densidades de nanoflagelados heterotróficos y ciliados fueron de 1.240 células ml^{-1} y 33 células ml^{-1} , respectivamente. La evidencia sugiere una alta estacionalidad de las densidades microbianas, pese a las condiciones relativamente estables de temperatura y fotoperíodo. Es necesario estudiar otros factores (tasas de predación sobre el picoplancton, reciclaje de nutrientes) que expliquen las variaciones en el corto plazo.

Palabras clave: Laguna de várzea, picoplancton, protozooplancton, bacterias, algas

Abstract

This study is the first one that provides data on densities of planktonic microorganisms in a tropical lake in Bolivia; it aims to compare bacterial and picophytoplanktonic densities during two extreme hydrologic seasons and to give an insight into the possible role of the microbial food web

and particularly the microbial loop in floodplain lakes. Samples of bacteria and picophytoplankton were collected in two periods; the first was an eight-day sample taking campaign during the low-water season (October 2000) and the second was a six-day campaign during the high-water season (April 2001). Samples of heterotrophic nanoflagellates and ciliates were collected during the first period. Bacterial densities showed higher values during the high-water season (9.2×10^6 cells ml^{-1}) than during the low-water season (6.2×10^6 cells ml^{-1}), whereas picophytoplanktonic densities followed the reverse pattern, with higher densities during the low-water season (1.2×10^6 cells ml^{-1}) than during the high-water season (0.27×10^6 cells ml^{-1}). Protozooplanktonic densities were estimated only during the low-water season; heterotrophic nanoflagellates and ciliates densities were on average 1 240 cells ml^{-1} and 33 cells ml^{-1} respectively. The evidence suggests that a high seasonality in microbial densities occurs, despite relatively stable temperature and photo-period conditions. Factors other than hydrologic level (grazing rates on picoplankton, nutrient recycling) need to be studied to explain short-term variations.

Keywords: Várzea lake, picoplankton, protozooplankton, bacteria, algae

Introducción

Los intentos iniciales para construir modelos completos de redes tróficas de la zona pelágica de ambientes lénticos mostraron que en ciertos casos el tradicional diagrama de energía (fitoplancton – zooplancton – peces) no podía explicar la biomasa animal existente en dichos ambientes. Nuevos estudios que encontraron altas densidades de microorganismos planctónicos llevaron a pensar en la existencia de un muy activo ciclo microbiano (*microbial loop*), el cual podría representar una importante parte de las redes tróficas acuáticas (Neill 1994).

En las redes tróficas planctónicas, la mayor parte de la materia orgánica particulada se sedimenta hacia el lecho del lago y no está disponible para las bacterias y pequeños detritívoros. Sin embargo, el detritus soluble compuesto de materia orgánica disuelta y partículas orgánicas muy pequeñas es aportado a la columna de agua por exudación de productos extracelulares de la fotosíntesis, descomposición microbiana, excreción animal y fragmentos perdidos cuando el zooplancton y los peces se alimentan (*sloppy feeding*) (Horne & Goldman 1994), además de la materia orgánica de origen alóctono.

El bacterioplancton y algunos protozoarios son los únicos organismos capaces de utilizar la energía y nutrientes contenidos en el detritus disuelto, los cuales de otra manera quedarían atrapados permanentemente en la materia orgánica. El microzooplancton, compuesto por variados grupos taxonómicos (flagelados, ciliados, rotíferos y estadios juveniles de metazoos) es un nivel intermedio en las redes tróficas acuáticas (Gifford 1988) que juega un papel importante debido al “re-empaque trófico” (Sherr & Sherr 1988) que realizan. En efecto, las bacterias debido a su pequeño tamaño no pueden ser eficientemente consumidas por la mayoría de los cladóceros y copépodos (Sanders & Wickham 1993) pero sí por ciliados y flagelados (Sanders et al. 1992, Stabell 1996) que a su vez son utilizados como alimento por el mesozooplancton e incluso pequeños peces (Horne & Goldman 1994). De esta manera la energía y materia capturadas por el bacterioplancton son transferidas -mediante predación microzooplanctónica- a niveles tróficos superiores (Felip et al. 1996).

La importancia relativa del ciclo microbiano con respecto al fitoplancton es mayor en ambientes oligotróficos (Porter et al. 1988), donde además su papel se magnifica por su capacidad de reciclar nutrientes, lo que implica

la degradación de materia orgánica disuelta y particulada en productos inorgánicos (principalmente fósforo y nitrógeno). Los nutrientes liberados por esta vía podrían ser críticos para el sostenimiento de la continua actividad de la comunidad planctónica en su conjunto (Valiela 1991).

La gran cantidad de información generada sobre este tema durante las últimas dos décadas ha incrementado en gran medida nuestro conocimiento sobre las redes tróficas microbianas. Sin embargo, estamos aún lejos de entenderlas completamente. La mayor parte, si no la totalidad de la información existente proviene de estudios realizados en ambientes marinos y aguas continentales de zonas templadas, esto hace que la incertidumbre sobre el papel que desempeña la comunidad microbiana sea aún mayor en lagunas neotropicales, donde muy pocos trabajos la han tomado en cuenta (Rai & Hill 1984a, Anesio et al. 1997, Erikson et al. 1998, Castillo 2000).

El objetivo del presente trabajo es proporcionar por primera vez datos sobre las densidades de los organismos que componen la comunidad microbiana en medios acuáticos en Bolivia, comparar las mismas durante dos estaciones hidrológicas y discutir, en base a los datos obtenidos, el papel que esta comunidad podría cumplir en lagunas de la várzea de ríos alto-amazónicos.

Lugar de estudio

El estudio se llevó a cabo en la Laguna Bufeos (16.43 °S - 64.70 °W), una laguna de meandro ubicada en la planicie de inundación del río Ichilo, a 174 m en la provincia Carrasco del Departamento de Cochabamba, Bolivia (Fig. 1). El clima es tropical, con temperaturas medias sobre los 25 °C, una precipitación anual entre 2.000 y 2.500 mm y una corta temporada seca de uno a cuatro meses durante los meses de julio a septiembre (Morales 1990). Las

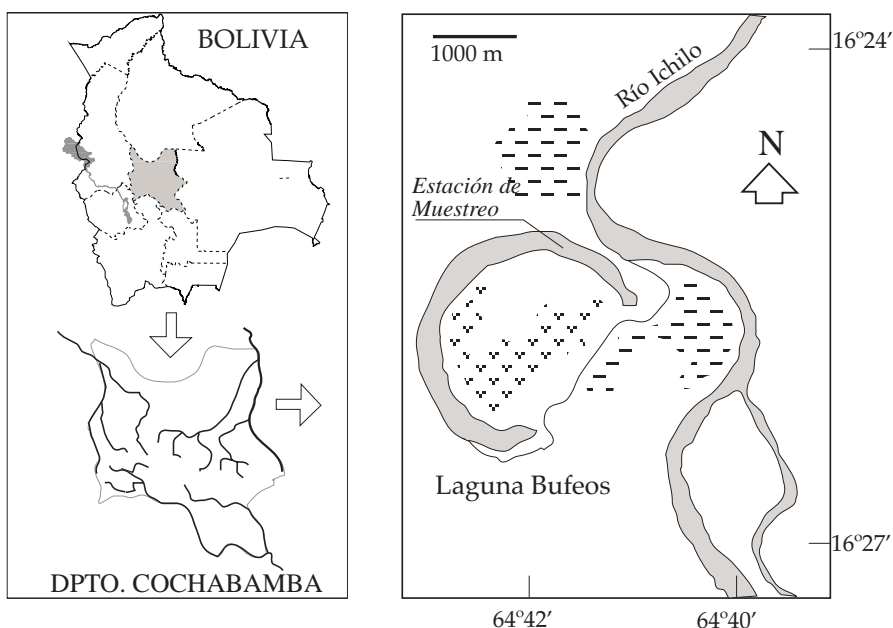


Fig. 1: Mapa de ubicación de la laguna Bufeos.

variaciones de temperatura son muy pequeñas, excepto durante algunos días de la temporada seca cuando vientos subantárticos pueden causar temperaturas mínimas de 14 °C (Ribera 1992). Esta laguna fue elegida para ser estudiada por la Unidad de Limnología y Recursos Acuáticos de la Universidad Mayor de San Simón (ULRA- UMSS) debido a que tanto la laguna como la várzea circundante, se encuentran poco perturbadas por el hombre. Se ha generado mucha información sobre distintos grupos de organismos que la habitan (Maldonado et al. 1996, Segers et al. 1998, Aguilera & Goitia 1999, Rejas & Maldonado 2000) que será un respaldo para futuras investigaciones.

Métodos

La densidad de organismos picoplanctónicos (bacterias y picroalgas) fue estimada durante dos períodos de muestreo que representaron a estaciones hidrológicas extremas: el primero entre el 21 y 28 de octubre de 2000 (8 días consecutivos muestreo), cuando las aguas alcanzan su nivel mínimo y el segundo entre el 19 y 24 de abril de 2001 (6 días consecutivos de muestreo), cuando las aguas están en su nivel máximo. Durante el primer período de muestreo, se estimó además la densidad de organismos flagelados heterotróficos y de ciliados. En cada fecha de colecta se tomaron tres muestras para cada grupo de organismos, las cuales fueron colectadas entre las 10 a.m. y 12 a.m. en todos los casos.

Para el conteo de bacterias y picoplancton autotrófico se colectaron muestras integradas (15 ml) de sub-superficie y 30 cm de profundidad en un punto marcado en la zona pelágica de la laguna. Se fijaron con formalina (3% de concentración final) y se almacenaron refrigeradas (5 °C) en la oscuridad para evitar la pérdida de la fluorescencia de la clorofila. Para establecer las condiciones ambientales de la laguna durante los muestreos, se midieron la temperatura del agua, transparencia,

concentración de oxígeno disuelto, conductividad y pH.

Las muestras fueron trasladadas al Laboratorio de Ecología Acuática de la Universidad Católica de Lovaina (K.U.Leuven - Bélgica) para ser analizadas. Para cada muestra, 2-5 ml fueron teñidos con 4'-diamidino-2-fenolindol (DAPI) (10 µg ml⁻¹ concentración final) durante cinco minutos, filtrados sobre membranas Millipore negras de 0.22 µm de porosidad y 25 mm de diámetro (Sherr et al. 1993). Esta filtración se realizó con la ayuda de un equipo de filtración (Millipore, 25 mm diámetro) conectado a una bomba de vacío. Las membranas fueron inmediatamente montadas en un portaobjetos con una gota de aceite de inmersión (Cargille tipo A) y depositadas en un congelador (-80 °C) hasta el momento de su análisis.

El conteo de células se realizó con la ayuda de un microscopio de epifluorescencia Zeiss Axioscop (1000 X). Se utilizó luz UV para el conteo de bacterias y luz azul para el conteo de picofitoplancton; mediante este método es fácil distinguir entre células heterotróficas y autotróficas, puesto que las primeras presentan fluorescencia azul al ser excitadas con luz UV (Fig. 2a) y las últimas presentan fluorescencia roja al ser excitadas con luz azul (Fig. 2b) (MacIsaac & Stockner 1993). La tinción con DAPI permite también distinguir fácilmente las bacterias del detritus, ya que este último presenta fluorescencia de color amarillo pálido (Porter & Feig 1980). Al menos 200 células por muestra fueron contadas en campos elegidos al azar, las densidades fueron calculadas tomando en cuenta el número promedio de bacterias por campo, el área de filtración, la dilución de la muestra (por adición de fijadores) y el volumen filtrado.

Para el conteo de nanoflagelados heterotróficos (Fig. 2c) y ciliados se colectaron muestras de 50 ml y se fijaron con solución de lugol, formalina con bórax (pH = 7; 3% concentración final) y tiosulfato de sodio (Sherr y Sherr 1993). Estas muestras fueron también

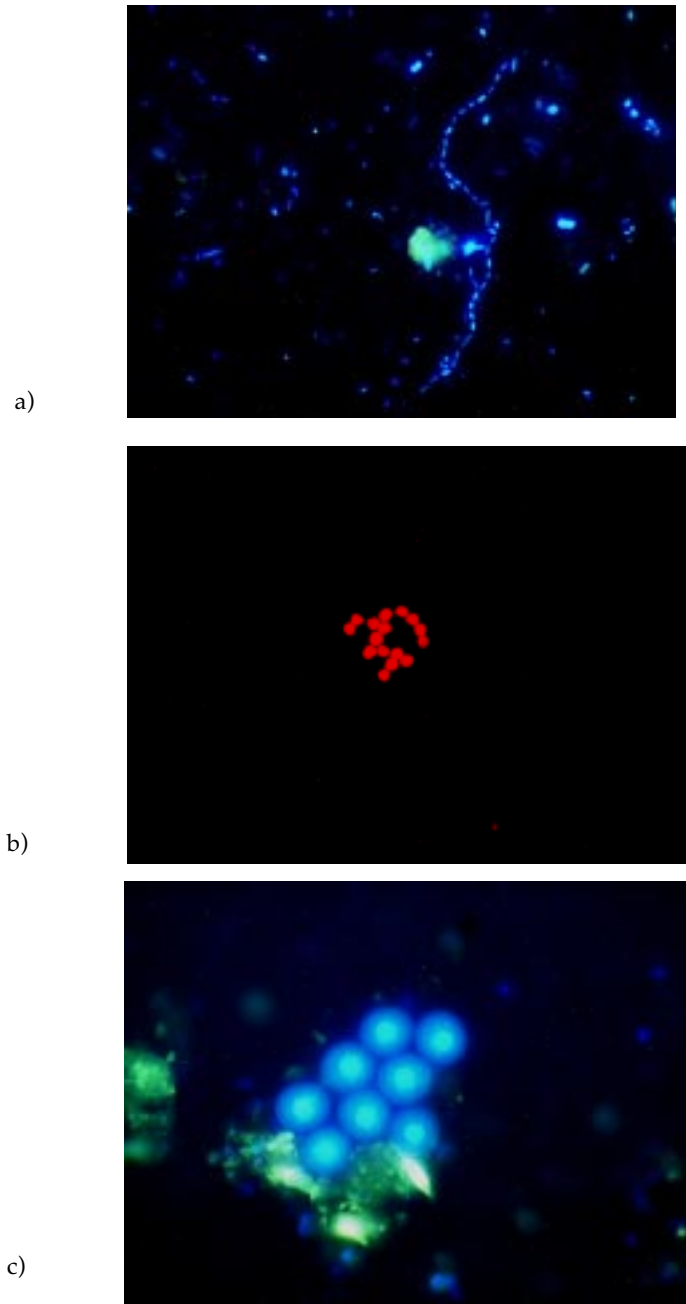


Fig. 2: Microfotografías de fluorescencia de muestras de agua teñidas con DAPI. a) bacterias observadas con luz U.V., b) picoalgas observadas con filtro de luz azul, c) nanoflagelados heterotróficos (luz U.V.). En a y c el detritus presenta fluorescencia de color amarillo pálido. En todos los casos el aumento inicial es 1000 X.

almacenadas y refrigeradas en la oscuridad. Cinco mililitros de estas muestras fueron empleados para el conteo de flagelados, para lo cual se procedió de manera similar a las bacterias, excepto que se usaron membranas de 0.8 μm de porosidad y se contó un mayor número de campos. Los restantes 45 ml se emplearon para el conteo de ciliados, se tiñeron con Bengal Rose, se permitió la sedimentación por 24 h y se observó con ayuda de un microscopio invertido (Wild M-40, 400X). Se eligieron transectas al azar en las cuales al menos 50 individuos por muestra fueron contados.

Las densidades bacterianas y picroalgales durante la estación de aguas bajas fueron comparadas con las de la estación de aguas altas por medio de un análisis de varianza (ANOVA). Las densidades de estos mismos organismos durante la estación de aguas altas fueron comparadas para los períodos anterior y posterior a un evento de perturbación climática (surazo).

Resultados

Las condiciones físicas y químicas del agua durante las dos campañas de muestreo no presentaron cambios apreciables en cuanto a concentración de oxígeno disuelto y pH. La profundidad se incrementó en algo más de un metro en época de aguas altas, la conductividad y transparencia fueron mayores y la

temperatura ligeramente inferior durante esta época (Tabla 1).

Las densidades bacterianas variaron entre 2.37×10^6 y 1.01×10^7 células ml^{-1} durante la estación de aguas bajas ($\bar{X} = 6.19 \times 10^6$ células ml^{-1}) y entre 6.67×10^6 y 1.27×10^7 células ml^{-1} durante la estación de aguas altas ($\bar{X} = 9.17 \times 10^6$ células ml^{-1}) (Fig. 3a), observándose diferencias diarias de hasta un orden de magnitud especialmente durante la época de aguas bajas. Por otro lado, las densidades picofitoplanctónicas estuvieron entre 3.25×10^5 y 3.17×10^6 células ml^{-1} ($\bar{X} = 1.22 \times 10^6$ células ml^{-1}) durante la estación de aguas bajas; y entre 5.78×10^4 y 6.31×10^5 células ml^{-1} durante la estación de aguas altas ($\bar{X} = 2.68 \times 10^5$ células ml^{-1}) (Fig. 3b).

Los flagelados heterotróficos y ciliados solo fueron muestreados durante la estación de aguas bajas por motivos logísticos, los primeros presentaron una densidad promedio de 1.240 células ml^{-1} mientras que los últimos se encontraron en una densidad promedio de 33 células ml^{-1} (Fig. 4).

Las densidades bacterianas no presentaron diferencias significativas entre épocas ($p = 0.26$), aunque mostraron una tendencia a valores más altos durante la época de aguas altas (Fig. 5). Mientras que el picoplancton autotrófico mostró densidades significativamente superiores durante la estación de aguas bajas ($p < 0.01$) (Fig. 5). Durante el tercer día de muestreo en época de aguas altas se produjo la llegada de

Tabla 1: Condiciones físicas y químicas de la laguna durante las dos épocas de muestreo.

Variable	Aguas bajas	Aguas altas
Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	31.8 – 33.0	27.9 – 30.5
Oxígeno (mg l^{-1}) (% de saturación)	5.7 – 6.8 (80 - 97)	5.9 – 6.8 (78 – 91)
pH	6.2 – 6.5	6.1 – 6.3
Conductividad ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	59 – 62	90 - 91
Transparencia (cm)	22 - 48	73 - 87
Profundidad (m)	2.00	3.15

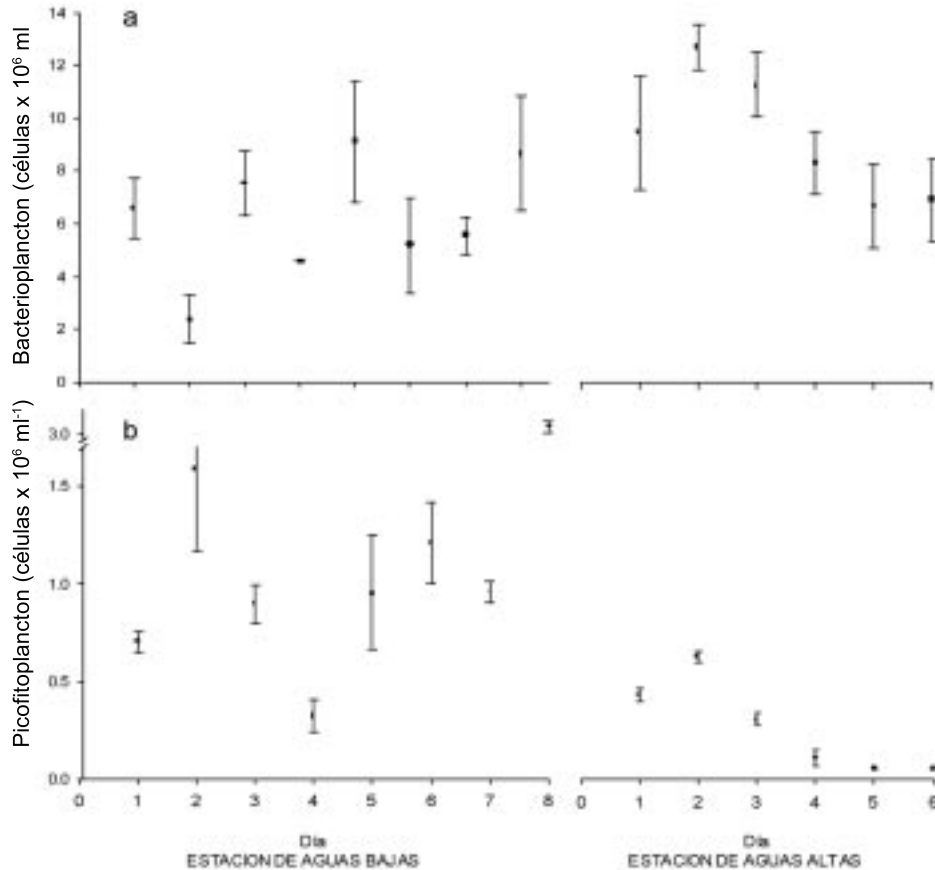


Fig. 3: Variaciones diarias de las densidades picoplanctónicas en las dos épocas de muestreo. a) bacterias, b) algas. Las líneas indican la desviación estándar, n=3 en todos los casos.

Discusión

un frente frío (surazo), que ocasionó una disminución de las temperaturas atmosférica y del agua en los siguientes días. Las densidades bacterianas disminuyeron claramente después de la llegada del frente frío, pero las diferencias no fueron significativas ($p = 0.09$), mientras que las densidades picofitoplanctónicas fueron significativamente menores ($p < 0.01$) después del evento mencionado (Fig. 6).

Hasta el momento existen pocos datos publicados sobre densidades de bacterias planctónicas en lagunas tropicales, el primer trabajo del cual tenemos referencia es el publicado por Schmidt (1969), quien encontró densidades muy bajas (6×10^4 células ml⁻¹) en una laguna de várzea del Amazonas central. Sin embargo, estas densidades fueron

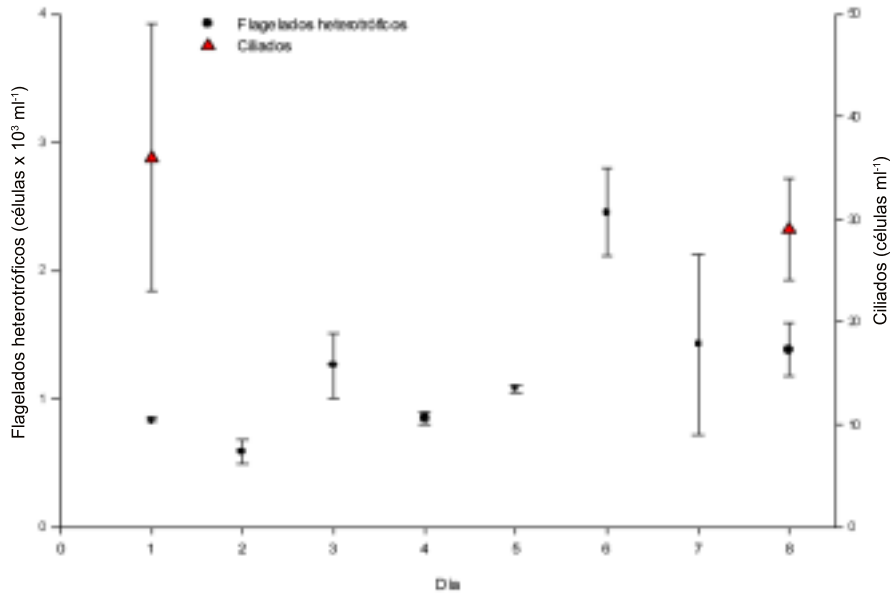


Fig. 4: Variaciones diarias de las densidades protozooplactónicas durante la época de aguas bajas. Las líneas indican la desviación estándar, n=2 en todos los casos.

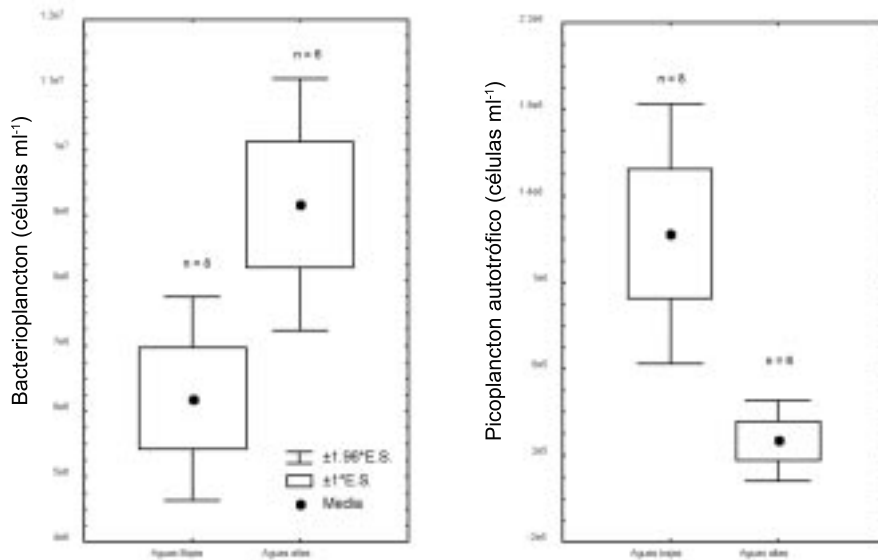


Fig. 5: Comparación de las densidades a) bacterianas y b) picofitoplanctónicas entre ambas épocas de muestreo.

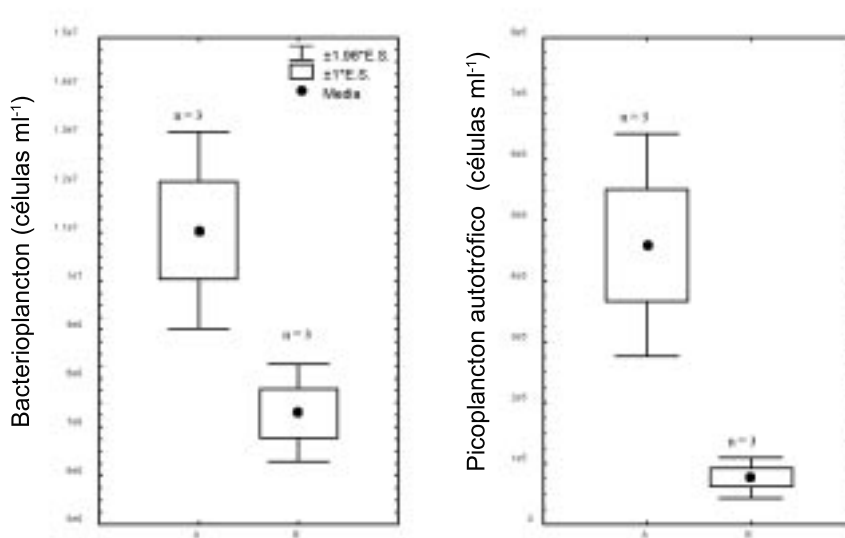


Fig. 6: Comparación de las densidades a) bacterianas y b) picofitoplanctónicas antes (A) y después (B) de un evento climático de perturbación (surazo).

probablemente subestimadas puesto que se emplearon métodos como el conteo de colonias en placa (entre otros) que quedaron obsoletos con los avances metodológicos realizados en este campo en los últimos treinta años.

Las densidades encontradas en Laguna Bufeos ($2.37-12.7 \times 10^6$ células ml⁻¹) son similares a las publicadas en trabajos más recientes realizados tanto en lagunas de várzea de la cuenca amazónica como en otras cuencas neotropicales y de Africa, donde se han encontrado densidades bacterianas que varían en un amplio rango (Tabla 2). Estas variaciones entre lagunas y dentro de las mismas lagunas estacionalmente abarcan desde valores típicos de lagos oligotróficos ($1.3-6.7 \times 10^5$ células ml⁻¹) hasta valores de lagos eutróficos ($1.8-12.3 \times 10^6$ células ml⁻¹) de regiones templadas (Wetzel 1983), lo que apoya los postulados de Rai & Hill (1981), quienes sostienen que los conceptos de

trófia desarrollados en sistemas templados no son aplicables a lagunas de várzea y proponen el término de lagos multitróficos. Los mismos autores sostienen que los cambios del nivel trófico están generalmente ligados al nivel de las aguas. La abundancia bacterioplanctónica en la Laguna Bufeos fue significativamente superior durante la estación de aguas altas, lo que contrasta con varios estudios donde se menciona que la densidad bacterioplanctónica fue superior durante la época de aguas bajas (Schmidt 1969, Anesio et al. 1997, Castillo 2000). Sin embargo, otros autores coinciden con nuestros resultados (Rai & Hill 1984b) y se han postulado dos causas no excluyentes entre sí para explicar este patrón: a) el ingreso de aguas ricas en nutrientes desde el canal principal del río estimularía el crecimiento bacteriano y b) existe una interacción orilla – laguna, es decir que al elevarse el nivel del agua en la laguna se

Tabla 2: Datos de densidades bacterianas en algunos lagos tropicales.

Fuente	Lugar	Densidad bacteriana (células $\times 10^6$ ml ⁻¹)
Rai & Hill (1984a)	24 lagos (Brasil)	0.008 - 15.9
Lindell y Edling (1996)	Lago Kariba (Zimbabwe)	1.85 - 2.5
Anesio et al. (1997)	Lago Batata (Brasil)	0.33 - 1.1
Erikson et al. (1998)	Lago Xocotlan (Nicaragua)	7 - 30
Castillo (2000)	2 lagos (Venezuela)	1.41 - 2.40
Este trabajo	laguna Bufeos (Bolivia)	2.37-11.27

incorpora un material microbiológicamente muy activo que se fue formando en la zona litoral durante el período de aguas bajas. Es de hacer notar sin embargo, que nuestras observaciones comparan dos períodos breves durante dos épocas diferentes, y tenemos pocos datos sobre las variaciones dentro de las mismas épocas.

La falta de información es mucho más evidente en cuanto a la densidad de picoplancton autotrófico; no conocemos a la fecha ningún trabajo sobre este tema en lagunas neotropicales. El picofitoplancton mostró un patrón estacional inverso a aquel del bacterioplancton, es decir, sus densidades fueron superiores durante la estación de aguas bajas. Esto es aparentemente contradictorio ya que la transparencia fue mayor durante la estación de aguas altas (Tabla 1) y la entrada de agua del río determinaría una mayor disponibilidad de nutrientes durante esta época. Es probable que este fenómeno se deba a un efecto de dilución (Anesio et al. 1997) y que el muestreo se haya realizado antes de que la laguna se estabilice y el fitoplancton responda al aporte de nutrientes por la inundación. Otra posible explicación es que se haya producido una inhibición de la fotosíntesis en la parte superior de la columna de agua (donde se colectaron las muestras), debido a las altas

intensidades luminosas que se registran en zonas tropicales (Lindell & Edling 1996).

La evidencia disponible hasta el momento muestra que pese a las condiciones relativamente estables de temperatura y fotoperíodo en los trópicos, existe una alta estacionalidad en las comunidades microbianas, que son fuertemente influenciadas por el ciclo hidrológico. Sin embargo el nivel de las aguas difícilmente puede explicar las variaciones de las densidades microbianas en el corto plazo, puesto que encontramos variaciones diarias de hasta un orden de magnitud durante la época de aguas bajas, cuando las condiciones climáticas fueron estables. Estas variaciones fueron menos marcadas durante el período de aguas altas pese a que se presentó un evento de fuerte perturbación (surazo, acompañado de un marcado descenso de temperatura), que causó una clara disminución de las densidades de bacterias y picoalgas. Las grandes fluctuaciones diarias en las densidades picoplanctónicas nos llevan a la conclusión de que si bien el ciclo hidrológico es el principal factor regulador de la comunidad microbiana en una escala anual, factores tales como la temperatura, densidad de predadores y tasas de reciclaje de nutrientes juegan un papel muy importante en la regulación de esta comunidad en una escala de tiempo de días.

Respecto a los flagelados heterotróficos, las densidades encontradas se encuentran en la parte inferior de los rangos encontrados en otros cuerpos de agua: entre 700 y 4.552 células ml⁻¹ en ambientes marinos (Landry et al. 1984, Jiménez-Gomez et al. 1994), 2.490 células ml⁻¹ (promedio anual) en estuarios (Muyllaert et al. 2000) y entre 190 y 30.000 células ml⁻¹ en aguas continentales (Jürgens & Stolpe 1995, Pace et al. 1998). La abundancia de ciliados fue también relativamente baja comparada con las densidades publicadas, que varían entre 3 y 250 células ml⁻¹ (Sherr et al. 1992, Gilbert & Jack 1993, Wickham 1995).

Las densidades bacterianas y picofitoplanctónicas encontradas tanto en la Laguna Bufeos como en otras lagunas tropicales, son relativamente altas si las comparamos con lagunas y lagos de clima templado. Los datos obtenidos se hallan dentro del rango de los lagos eutróficos, por lo que suponemos que los organismos picoplanctónicos representan la mayor parte de la biomasa planctónica, en un sistema donde el fitoplancton es muy poco abundante (concentración de clorofila *a* = 6.7 µg l⁻¹; Rejas datos no publ.).

Las bajas densidades de organismos flagelados y ciliados encontradas en la Laguna Bufeos podrían llevarnos a la conclusión de que las tasas de predación de los protozoarios sobre las bacterias son bajas y por lo tanto el bacterioplancton sería un compartimiento donde la materia orgánica y los nutrientes quedan inmovilizados (Erikson et al. 1998). Sin embargo esto no es necesariamente cierto, las bajas densidades no implican que este grupo sea poco importante para el metabolismo de la laguna, son necesarios estudios que permitan estimar las tasas de crecimiento y pérdidas por predación. En caso de que estas tasas sean altas (lo cual es probable debido a las altas temperaturas), una porción importante del carbono podría pasar a través del protozooplancton hacia niveles tróficos superiores.

Agradecimientos

Este estudio fue posible gracias al apoyo del programa de Cooperación Interuniversitaria (I.U.C) entre el Consejo Interuniversitario Flamenco (VL.I.R) y la Universidad Mayor de San Simón (U.M.S.S.), de quienes el primer autor recibe una beca de estudios. Agradecemos a Mabel Maldonado y a los revisores anónimos por sus sugerencias sobre el manuscrito.

Referencias

- Aguilera, X. & E. Goitia. 1999. Estructura de la comunidad zoobentónica de la laguna Bufeos (Cochabamba, Bolivia). *Rev. Bol. Ecol.*, 6: 55-64.
- Anesio, A.M., P.C. Abreu & F.D. Esteves. 1997. Influence of the hydrological cycle on the bacterioplankton of an impacted clear water Amazonian lake. *Microb. Ecol.* 34: 66-73.
- Castillo, M.M. 2000. Influence of hydrological seasonality on bacterioplankton in two neotropical floodplain lakes. *Hydrobiologia* 437: 57-69.
- Erikson, R., K. Vammen, A. Zelaya & R.T. Bell. 1998. Distribution and dynamics of bacterioplankton production in a polymictic tropical lake (Lago Xolotlan, Nicaragua). *Hydrobiologia* 382: 27-39.
- Felip, M., M.L. Pace & J.J. Cole. 1996. Regulation of planktonic bacterial growth rates: the effects of temperature and resources. *Microb. Ecol.* 31: 15-28.
- Gilbert, J. & J. Jack. 1993. Rotifers as predators on small ciliates. *Hydrobiologia* 255/256: 247-253.
- Gifford, D.J. 1988. Impact of grazing by microzooplankton in the northwest arm of Halifax Harbour, Nova Scotia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 47: 249-258.
- Horne, A.J. & C.R. Goldman. 1994. *Limnology*. Mc Graw – Hill International Editions. 2^{da} Edición. New York. 575 p.

- Jiménez-Gómez, F. V. Rodríguez & B. Bautista. 1994. Trophic interactions in the microbial food web at a coastal station in the alboran sea (Western Mediterranean) in winter. (II). Size selective flagellate feeding on bacteria and its implication on the microbial loop size-structure. *Scientia Marina* 8: 153-159.
- Jürgens, K. & G. Stolpe. 1995. Seasonal dynamics of crustacean zooplankton, heterotrophic nanoflagellates and bacteria in a shallow, eutrophic lake. *Freshwater Biology* 33: 27-38.
- Landry, M., L. Haas & V. Fagerness. 1984. Dynamics of microbial plankton communities: experiments in Kaneohe Bay, Hawaii. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 16: 127-133.
- Lindell, M. & H. Edling. 1996. Influence of light on bacterioplankton in a tropical lake. *Hydrobiologia* 323: 67-73.
- MacIsaac, E.A. & J.G. Stockner. 1993. Enumeration of phototrophic picoplankton by autofluorescence microscopy. pp. 187-197. In: P.F. Kemp, B.F. Sherr, E.B. Sherr & J. J. Cole (Eds.) *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology*. Lewis Publishers Boca Raton.
- Maldonado, M., E. Goitia, F. Acosta, M. Cadima & D. Castellón. 1996. Caracterización limnológica de lagunas en la llanura aluvial del Río Ichilo, Cochabamba (Bolivia). *Rev. Bol. Ecol.* 1: 29-37.
- Morales, C. 1990. Bolivia: medio ambiente y ecología aplicada. Instituto de ecología – Universidad Mayor de San Andrés. La Paz. 318 p.
- Muylaert, K., R. Van Mieghem, K. Sabbe, M. Tackx & W. Vyverman. 2000. Dynamics and trophic roles of heterotrophic protists in the plankton of a freshwater tidal estuary. *Hidrobiologia* 432: 25-36.
- Neill, W.E. 1994. Spatial and temporal scaling and organization of limnetic communities. pp. 189-231 En: Guiller, P.S., A.G. Hildrew & D.G. Raffaelli (eds.) *Aquatic Ecology: scale, patterns and process*. Blackwell Scientific. Oxford.
- Pace, M.L., J.J. Cole & S.R. Carpenter. 1998. Trophic cascades and compensation: differential responses of microzooplankton in whole-lake experiments. *Ecology* 79: 138-152.
- Porter, K.G. & Y.S. Feig. 1980. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnol. Oceanogr.* 25: 943-948.
- Porter, K.G., H. Paerl, R. Hodson, M. Pace, J. Prisco, B. Rienman, D. Scavia & J. Stocker. 1988. Microbial interactions in lake food webs. pp. 209-218. En: Carpenter S.R. (ed.) *Complex Interactions in Lake Food Webs*. Springer-Verlag, Nueva York.
- Rai, H. & G. Hill. 1981. Observations on heterotrophic activity in Lago Januarí, a ría / várzea of the central Amazon. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 21: 683-688.
- Rai, H. & G. Hill. 1984a. Microbiology of Amazonian waters. pp. 413-442. En: Sioli, H. (ed.) *Amazon, limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*. Dr. W. Junk Publications. The Hague.
- Rai, H. & G. Hill. 1984b. Primary production in the Amazonian aquatic ecosystem. pp. 311-336. En: Sioli, H. (Ed.) *Amazon, limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*. Dr. W. Junk Publications. The Hague.
- Rejas, D. & M. Maldonado. 2000. Variaciones espacio-temporales de la composición de la comunidad de peces de una laguna de la várzea del río Ichilo (Cochabamba, Bolivia). *Rev. Bol. Ecol.* 7: 37-46.
- Ribera, M. 1992. Regiones ecológicas. pp. 9-72. En: M. Marconi (ed.) *Conservación de la diversidad biológica en Bolivia*. CDC-USAID. La Paz.
- Sanders, R.W., D.A. Caron & Berninger, U. G. 1992. Relationships between bacteria and heterotrophic nanoplankton in marine

- and heterotrophic nanoplankton in marine and freshwaters: an interecosystem comparison. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 86: 1-14.
- Sanders R.W. & S.A. Wickham. 1993. Planktonic protozoa and metazoa: predation, food quality and population control. *Marine Microbial Food Webs* 7: 197-223.
- Schmidt, G.W. 1969. Vertical distribution of bacteria and algae in a tropical lake. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 54: 791-797.
- Segers, H., N. Ferrufino & L. De Meester. 1998. Diversity and zoogeography of Rotifera (Monogononta) in a flood plain lake of the Ichilo River, Bolivia, with notes on little-known species. *Internat. Rev. Hydrobiol.* 83: 439-448.
- Sherr, E.B. & B.F. Sherr. 1988. Role of microbes in pelagic food webs: a revised concept. *Limnol. Oceanogr.* 33: 1225-1227.
- Sherr, E.B. & B.F. Sherr. 1993. Preservation and storage of samples for enumeration of heterotrophic protists. pp. 207-211. En: P.F. Kemp, B.F. Sherr, E.B. Sherr & J.J. Cole (Eds.) *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology*. Lewis publishers. Boca Raton.
- Sherr, B. F., E. B. Sherr & J. McDaniel. 1992. Effect of protistan grazing on the frequency of dividing cells in bacterioplankton assemblages. *Applied and Environmental Microbiology* 58: 2381-2385.
- Sherr, E.B., Caron, D.A. & B.F. Sherr. 1993. Staining of heterotrophic protists for visualization via epifluorescence microscopy. pp. 213-227. En: P.F. Kemp, B.F. Sherr, E.B. Sherr & J.J. Cole (Eds.) *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology*. Lewis Publishers. Boca Raton.
- Stabell, T. 1996. Ciliates bacterivory in epilimnetic waters. *Aquat. Microb. Ecol.* 10: 265-272.
- Valiela, I. 1991. Ecology of water columns. pp. 29-56. En: Barnes, S.R. & K.H. Mann (Eds.) *Fundamentals of Aquatic Ecology*. Blackwell Science. Oxford.
- Wickham, S.A. 1995. Trophic relations between cyclopoid copepods and ciliated protists: complex interactions link the microbial and classic food webs. *Limnol. Oceanogr.*, 40: 1173-1181.
- Wetzel, R.G. 1983. *Limnology*. Saunders College Publishing. 2^{da} Edición. 760 p.

Artículo manejado por: Stephan Halloy
Recibido en: Marzo de 2002.
Aceptado en: Agosto de 2002.