

Factores que controlan el crecimiento de la comunidad perifítica en distintos ambientes acuáticos en Patagonia

Gustavo D. Baffico

TRABAJO PROPUESTO PARA OPTAR AL TÍTULO DE DOCTOR EN BIOLOGÍA

Director: Dr. Fernando L. Pedrozo

Centro Regional Universitario Bariloche
Universidad Nacional del Comahue
Abril 2007

si un año más pasó
la vida es más corta
si no sacudes al tiempo
ni un intento queda en vos

L. Gieco

INDICE

INDICE.....	III
RESUMEN.....	6
ABSTRACT	8
INTRODUCCIÓN GENERAL	10
FACTORES FÍSICOS REGULADORES DEL CRECIMIENTO	11
Disponibilidad y utilización de la luz	11
Sustrato.....	11
Movimiento del agua.....	12
FACTORES QUÍMICOS REGULADORES DEL CRECIMIENTO	12
pH.....	12
Disponibilidad de nutrientes.....	13
FACTORES BIOLÓGICOS REGULADORES DEL CRECIMIENTO.....	15
Pastoreo	15
Reciclado dentro de la comunidad.....	16
Parasitismo y enfermedades	16
DINÁMICA DE LA COMUNIDAD (SUCESIÓN)	16
IMPORTANCIA DEL PERIFITON.....	17
Bioindicadores.....	17
Ecosistema.....	18
MARCO DEL PRESENTE ESTUDIO	18
CAPÍTULO 1.....	22
RESPUESTA DEL PERIFITON AL APORTE DE NUTRIENTES PROVENIENTES DE UNA PISCICULTURA EN UN EMBALSE (EMBALSE ALICURA)	22
Introducción	22
Objetivo.....	23
Area de estudio.....	23
<i>Efectos de la piscicultura sobre el perifiton.....</i>	<i>23</i>
Metodología	23
Resultados	25
<i>Efecto de los sedimentos contaminados</i>	<i>26</i>
Metodología	26
Resultados	27
<i>Efecto de las relaciones nitrógeno-fósforo</i>	<i>28</i>
Metodología	28
Resultados	29

<i>Efecto de los alimentos de peces</i>	30
Metodología.....	30
Resultados.....	30
<i>Discusión</i>	32
CAPÍTULO 2	36
DESARROLLOS DE PERIFITON EN UN LAGO EN RELACIÓN CON LOS FACTORES QUE OPERAN A NIVEL DE LA CUENCA (LAGO NAHUEL HUAPI).....	36
Introducción.....	36
Objetivo.....	37
Área de estudio.....	37
<i>El aporte de nutrientes desde la cuenca</i>	38
Metodología.....	38
Resultados.....	40
<i>Desarrollos de perifiton en distintos sectores del lago</i>	42
Metodología.....	42
Resultados.....	44
<i>Estudio de la dinámica epilítica</i>	50
Metodología.....	50
Resultados.....	50
<i>El oleaje como modelador de los desarrollos de perifiton</i>	54
Metodología.....	54
Resultados.....	55
<i>Discusión</i>	58
CAPÍTULO 3	64
DISTRIBUCIÓN DEL PERIFITON EN UN RÍO CON ALTO APORTE DE NUTRIENTES DE LA CUENCA POR EFECTO DE LA ACIDEZ (RÍO AGRIO).....	64
Introducción.....	64
Objetivo.....	65
Área de estudio.....	66
<i>Distribución del perifiton del Río Agrio Superior</i>	66
<i>Primera parte</i>	66
Metodología.....	66
Resultados.....	67
<i>Segunda parte</i>	68
Metodología.....	68
Resultados.....	70
<i>Distribución del perifiton a lo largo de un gradiente de pH (2-7)</i>	72
Metodología.....	72
Resultados.....	72
<i>Tasa de fotosíntesis en el perifiton del Río Agrio Inferior a pH < 3</i>	76

Metodología	76
Resultados	77
<i>Discusión</i>	79
CONCLUSIONES	83
AGRADECIMIENTOS	85
BIBLIOGRAFÍA	86
ANEXOS	97
Tabla I	97
Tabla II	98
Tabla III.....	99
Tabla IV	100
Tabla V.....	101
Tabla VI	102
PUBLICACIONES.....	104

Resumen

El perifiton es la comunidad acuática que crece adherida a diferentes tipos de sustrato y está compuesta por algas, bacterias, hongos, animales (uni y pluricelulares) y los productos extracelulares de los mismos. El presente trabajo plantea el estudio de distintos factores que controlan el crecimiento de la componente algal de la comunidad. En general, las algas están controladas por factores abióticos y bióticos. Entre los primeros se destacan la disponibilidad de luz, las concentraciones de nutrientes, etc., mientras que entre los bióticos la competencia y el pastoreo.

De manera de determinar la relación entre los factores abióticos y los desarrollos algales, se planteó el estudio del perifiton en tres cuerpos de agua que ofrecían condiciones ambientales que permitían diferenciar los factores operantes: el embalse de Alicura, el Lago Nahuel Huapi y el Río Agrio. En el primero de los ambientes, el trabajo se centró en los nutrientes y cómo la liberación de los mismos por la actividad de la cría de salmónidos en balsas-jaulas (piscicultura) influencia los desarrollos de perifiton. En tal sentido, se realizaron incubaciones de sustratos artificiales en el ambiente (durante 20 días) en sitios con influencia de pisciculturas y en sitios sin afectar. Asimismo, se realizaron experiencias de laboratorio en las que se determinó el efecto de los sedimentos contaminados sobre el perifiton, la respuesta de la comunidad a diferentes relaciones N/P y a los alimentos de peces como fuente de nutrientes para el perifiton. Los resultados mostraron que la comunidad reaccionó al aporte de nutrientes de la piscicultura aumentando su biomasa, aunque las concentraciones de nutrientes no mostraron diferencias marcadas entre sitios. En las experiencias de laboratorio se comprobó que los sedimentos afectados por la piscicultura son una importante fuente de nutrientes y que el perifiton es capaz de emplearlos para su crecimiento. Dependiendo del valor que tome la relación N/P, la comunidad perifítica estará dominada por cianofitas para relaciones menores a 4 o por diatomeas para relaciones mayores (debido a la alta disponibilidad de Si en el cuerpo de agua). Los alimentos para peces también representan una fuente de nutrientes altamente disponibles para el crecimiento perifítico.

En el lago Nahuel Huapi, se estudió el crecimiento de la comunidad perifítica en relación a variables que operan a nivel cuenca del lago: diferencia de crecimiento entre distintos sectores del lago, efecto del aporte de contaminantes provenientes de la ciudad de San Carlos de Bariloche y efecto del oleaje como modelador de la comunidad. Los relevamientos *in situ* se realizaron a lo largo de dos años con diferentes frecuencias de muestreo (semanal, mensual y/o estacional) de acuerdo a los diferentes objetivos. Los resultados mostraron que existen diferencias en la biomasa del perifiton entre distintos sectores del lago y que las mismas se deben principalmente a los efectos que produce el ingreso de nutrientes desde la cuenca como consecuencia de las actividades antrópicas. Las diferencias encontradas en la biomasa guardaron relación directa con la magnitud del ingreso de nutrientes, encontrándose además variación en la estructura comunitaria en los sitios más afectados. El viento (como generador de olas) resultó un factor modelador de los desarrollos de perifiton, enmascarándose su importancia en sitios contaminados. Además se estudió semanalmente en este ambiente la dinámica de la comunidad durante el verano en distintos sectores del lago. Los resultados mostraron que ocurre

un recambio de especies a medida que transcurre la estación y éstas están controladas fundamentalmente por los factores químicos (nutrientes), la temperatura, la radiación y el viento (como generador de olas).

En el Río Agrio ($\text{pH} < 2$ y altas concentraciones de nutrientes naturales), el enfoque estuvo puesto en la influencia de la composición química del agua sobre la comunidad perifítica. En tal sentido, se realizó un estudio de la comunidad para registrar las especies algales presentes y relacionar su desarrollo con la composición química del agua así como también, se estudió la distribución del perifiton a lo largo de un gradiente de pH (2-7). Además, se realizaron experiencias de incubación *in situ* para determinar la posible limitación por C, la cual se ha hipotetizado que ocurre en los ambientes ácidos. La diversidad específica en el Río Agrio resultó baja como consecuencia de la acidez de sus aguas registrándose especies que han sido señaladas como acidófilas (*Euglena mutabilis*). Asimismo, se registró una especie de Chrysophyceae cuya taxonomía no está resuelta aún (*Gloeochrysis* sp) pero su importancia en el perifiton del Río Agrio Superior es considerable. Los resultados sugerirían que la limitación por C no se cumple para el Río Agrio a $\text{pH} < 3$, mientras que sería el N el nutriente limitante de los desarrollos algales. Por su parte, a medida que aumenta el pH del Río Agrio se producen cambios en la composición química del agua que tienen distintos efectos sobre la comunidad perifítica. La precipitación de hidróxidos de Fe ($\text{pH} > 3$), la fotoreducción de los mismos y su influencia en la disponibilidad de P condicionan una comunidad perifítica más productiva (en biomasa y densidad) a la que se encuentra cuando la precipitación es de hidróxidos de Al ($\text{pH} > 5$).

Abstract

Periphyton is defined as the aquatic community that growth attached to any kind of submerged substrate and it is composed by algae, bacteria, fungi, animals (uni-multicellular) and the extracellular products of them. The present work deals with the study of different factors that controls the development of the algal part of the community. In general, algae are controlled by abiotic and biotic factors. The abiotic factors are represented by light availability, nutrient concentrations, etc. and the biotic factors by competition and grazing.

In order to determine the relationship between abiotic factors and algae development, periphyton was studied in three environments in which factors could be identified according to environmental conditions: Alicura Reservoir, Nahuel Huapi Lake and Agrio River were studied. In the first environment, the work was focused on nutrients and how the releasing of them by the fishfarming activity influences periphyton development. Field incubations of artificial substrate were carried out during 20 days in fishfarm affected and unaffected sites. Laboratory incubations tested the effects of contaminated sediments on periphyton, the influence of N:P ratio on the community and the fishfood as source of nutrients for periphyton. Results showed that periphyton biomass was higher in the affected site as a consequence of the nutrient availability despite the concentration was not noticeable high compared with the unaffected site. In laboratory experiments, contaminated sediments represented an important source of nutrients for periphyton development. Periphyton community was dominated by cyanophytes at N:P ratios lower than 4 and by diatoms for higher ratios (because the high Si availability in the water body). Fishfoods represented a source of bioavailable nutrients for periphyton growth.

In Nahuel Huapi Lake the study was focused on periphyton development related to basin-scale factors: development in different zones of the lake, effects of San Carlos de Bariloche contamination, effects of waves on the community. Along two years of field work, samples were taken on a weekly, monthly and/or seasonally bases according to the different objectives. Results showed differences in periphyton biomass between different zones of the lake as a consequence of nutrient inputs from the human activities (contamination). Periphyton biomass was related to the magnitude of nutrient inputs and in the most contaminated sites the community changed the algae composition. Wind (as wave generator) influenced the periphyton developments and this influence was lower in contaminated sites. Also was studied in Nahuel Huapi Lake the weekly dynamic of the community along the summer in different sectors of the lake. Results showed that algae species changed during this season and they were mainly controlled by chemical factors (nutrient concentrations), temperature, light and wind (as a wave generator).

In Agrio River (pH < 2 and high nutrient concentrations) the study was focused on the effect of the chemical composition of the water on periphyton community. Sampling of periphyton community in the river was done in order to determine the algae species present and to relate the algae development with the chemical composition of the water, as well as, to study periphyton distribution along a pH gradient (2-7). An *in situ* incubation was carried out in order to determine a possible C limitation, as was quoted that it occurs in acid

waterbodies. The algae diversity in Ag4rio River was low as a consequence of the water acidity and was represented by acidophilic species (*Euglena mutabilis*). Moreover, a chrysophycean species was registered with unknown taxonomic status (*Gloeochrysis* sp) but with a high importance in the periphyton of this environment. Results of the incubation suggest that periphyton in Agrio River at $\text{pH} < 3$ is not limited by C rather N controls algae growth. Along the pH gradient, as the pH increases the chemical composition of the water changes and the effects on periphyton are different in each case. The Fe hydroxides deposition ($\text{pH} > 3$), photoreduction of precipitates and the influence on P availability results in a more productive community (in terms of biomass and density) than if the precipitates are Al hydroxides ($\text{pH} > 5$).

Introducción general

Perifiton es un término amplio que se aplica a los microorganismos que crecen adheridos a una amplia gama de sustratos, sean vivos o muertos, plantas, animales u objetos no vivos. Si bien etimológicamente no es muy preciso, su uso está tan arraigado en la Limnología que es aceptado internacionalmente (Wetzel, 2001). También se lo define como la comunidad acuática adherida a cualquier elemento sumergido y que está compuesta por bacterias, cianobacterias, algas eucariotas, protozoos y hongos incluyendo los productos extracelulares y los desechos acumulados (Biggs & Close, 1989). Una clasificación detallada puede consultarse en Ringuelet (1962) donde el término perifiton hace referencia a los organismos adherentes en vegetales acuáticos, incluyendo tres subcategorías (epifiton, lasion, plocon) según el tipo de adherencia. Una forma más explícita de referirse a esta comunidad es mediante el uso de adjetivos apropiados, descriptivos del sustrato en el que viven en ambientes naturales. En tal sentido, entre las comunidades algales, es posible diferenciar las siguientes: a) algas epipélicas son las que crecen en sedimentos (finos u orgánicos), b) algas epilíticas (pecton, según Ringuelet, 1962) son las que crecen sobre piedras o superficies rocosas, c) algas epifíticas son las que crecen sobre la superficie de macrófitas (Ringuelet, 1962; Tell, 1979), d) algas epizooicas son las que crecen sobre la superficie de animales (Tell, 1979) y e) algas epipsámmicas son las que crecen o se mueven en la arena (Wetzel, 2001). En el presente trabajo, la palabra perifiton hará referencia a la componente algal de esta comunidad.

La componente autotrófica de la comunidad necesariamente tiene a la luz como requerimiento imprescindible (y en cantidades suficientes), ya que la fotosíntesis es el único proceso significativo para la síntesis de nueva materia orgánica de estos organismos. La interfase tierra-agua presenta un gradiente lumínico que va desde la máxima luminosidad en la zona litoral (zonas poco profundas y libres de sombra) a la más baja en las zonas profundas. En este rango, hay una diversidad de sustratos (vivos o muertos, orgánicos o inorgánicos y otras diversas combinaciones) colonizables que se organizan en distintas zonas: a) plantas emergentes, b) plantas sumergidas, c) sedimentos (Wetzel, 2001).

Los estudios florísticos sobre la distribución de las algas dentro de las subcomunidades de la zona litoral dan como resultado largas listas de especies, cuyas diferentes asociaciones reflejan una marcada heterogeneidad de las variables que las controlan y regulan. Ciertos requerimientos de recursos consumibles influyen el metabolismo, el crecimiento, la producción y la competitividad en las comunidades perifíticas. En tal sentido, los factores de control de la biomasa perifítica pueden clasificarse en tres tipos básicos:

- físicos (luz, sustrato, temperatura, movimiento del agua),
- químicos (pH, nutrientes) y
- biológicos (competencia, pastoreo, reciclado interno, parasitismo, enfermedades).

FACTORES FÍSICOS REGULADORES DEL CRECIMIENTO

Disponibilidad y utilización de la luz

La atenuación de la luz en relación con la fotosíntesis del perifiton puede examinarse a dos escalas: a macroescala, con la profundidad en la columna de agua (antes de que alcance la comunidad) y a microescala dentro de la comunidad. El espectro lumínico que llega al cuerpo de agua es atenuado selectivamente por la materia orgánica (ultravioleta y azul) y las moléculas de agua (rojo e infrarrojo) (Markager & Vincent, 2000). En el caso del plancton, en muy altas densidades es capaz de atenuar significativamente la radiación fotosintéticamente activa. En lagos de gran transparencia la luz es capaz de penetrar a cierta profundidad y sostiene importantes desarrollos de perifiton sobre las rocas y sedimentos. La profundidad y la alteración de la cantidad de luz por efecto de la turbulencia son factores que regulan los desarrollos de perifiton.

La luz es atenuada rápidamente dentro de la comunidad perifítica, pero dado que la estructura de la misma es heterogénea y espacialmente variable, se definen sectores de buena y escasa iluminación. Las diferentes especies que dominan una comunidad epifítica pueden influenciar la penetración relativa de la luz en la misma. En las zonas poco profundas de ríos y lagos, las reducciones de unos pocos centímetros en la columna de agua pueden resultar en aumentos marcados en la radiación ultravioleta (UV) y alterar el metabolismo perifítico. Sin embargo, las algas perifíticas están relativamente bien protegidas de las altas intensidades lumínicas por la presencia de carotenos. Se ha visto (Bothwell *et al.*, 1993) que exposiciones de corto plazo (< 4 semanas) a la radiación UV disminuyen la biomasa y las tasas de crecimiento de las diatomeas perifíticas. Sin embargo, a medida que aumenta el tiempo de exposición estas variables comienzan a incrementarse debido a la sucesión en la comunidad (Bothwell *et al.*, 1993), lo cual podría indicar una adaptación a largo plazo de estos organismos. Muchos estudios señalan un efecto directo negativo (inhibición) de la radiación UV sobre el perifiton (Vinebrooke & Leavitt, 1996, 1999), mientras que otros muestran efectos positivos, mediados por la cadena trófica, como consecuencia de la disminución de la presión de pastoreo (Hill *et al.*, 1997).

Sustrato

La disponibilidad de espacio para colonizar es esencial para el perifiton y afecta la productividad de la comunidad. Las comunidades adheridas a superficies con área de colonización fija (rocas, granos de arena) pueden estar limitadas por espacio, si el resto de los factores se hallan en condiciones óptimas. Estas comunidades son capaces de proyectarse hasta cierto punto por encima del sustrato y se transforman en compactas y estratificadas con marcados gradientes de atenuación de luz, potencial redox y productos acumulados de fermentación (Wetzel, 2001). Contrariamente, el epifiton dispone de un sustrato que aumenta de superficie a medida que crece la planta soporte, mejorando además al crecer, el acceso a la luz recibida y a la disponibilidad de oxígeno.

Movimiento del agua

Si bien las comunidades perifíticas están bien adaptadas a los movimientos del agua los eventos repentinos aumentan considerablemente la exportación de células de la comunidad. En lagos con niveles relativamente estables de agua, el perifiton está adaptado a la turbulencia que producen las olas en las zonas someras. Cuando ocurren eventos de tormenta (turbulencia inusual), las comunidades se ven afectadas adversamente incluso las de zonas profundas y porciones enteras de las mismas se desprenden del sustrato (Wetzel, 2001).

En los embalses, los niveles del agua fluctúan marcadamente con lo cual las comunidades podrán estar expuestas a la desecación encontrándose especies que son capaces de sobrevivir a períodos de desecación mientras que otras no (Toja & Casco, 1991; Casco, 1994). Los niveles fluctuantes también aumentan la resuspensión desde los sedimentos y en consecuencia la turbidez del agua. Dependiendo de la magnitud de la turbidez podrá ocurrir un efecto inhibitor en la comunidad al disminuir la fotosíntesis y el crecimiento por disminución de luz, o un efecto positivo al aumentar la disponibilidad de los nutrientes que se encuentran en la fracción intersticial de los sedimentos (Wetzel, 2001).

A pesar de que las comunidades perifíticas de ríos están bien adaptadas al movimiento continuo del agua, en los períodos de incremento de caudal aumenta el desprendimiento de células (Horner & Welch, 1981). Los eventos de inundación han sido identificados como los mayores mecanismos de reinicio de la comunidad, comenzando nuevos ciclos de colonización y sucesión (metabólica y estructural). Diversos autores (Horner & Welch, 1981; Biggs & Close, 1989; Jowett & Biggs, 1997) han señalado que hasta un determinado valor de velocidad de corriente, la misma tiene un efecto positivo sobre el perifiton debido a que aumenta la disponibilidad de nutrientes (disminuye el espesor de la capa de difusión = "boundary layer"). Por encima de ese valor, el aumento en el número de células comienza a ser contrarrestado por la exportación. Si la velocidad sigue aumentando, se produce el desprendimiento de la comunidad (o partes de ella) y posteriormente el movimiento del sustrato, el cual causa abrasión física sobre la comunidad (Horner & Welch, 1981; Biggs & Close, 1989).

FACTORES QUÍMICOS REGULADORES DEL CRECIMIENTO

pH

El pH es visto a menudo como la principal variable que afecta la biota en ambientes acuáticos ácidos. Más aún, este es un factor clave que condiciona a muchos otros factores físicos y químicos del ambiente (Frost *et al.*, 1999). Por ejemplo, los drenajes provenientes de las explotaciones mineras generalmente son ácidos, como consecuencia de la oxidación de minerales de sulfuro (en general Pirita) que produce ácido sulfúrico. Cuando estos drenajes alcanzan ríos y arroyos los acidifican y provocan una variedad de efectos sobre las comunidades biológicas. La acidez del agua de drenaje permite que se encuentren altas concentraciones de metales pesados en solución (como zinc, cobre y cadmio) en los cuerpos de agua receptores, lo que es tóxico para la mayoría de las

especies. Asimismo, la deposición de óxidos de metales como precipitados sobre el lecho del río puede afectar a la biota debido a que alteran las condiciones físicas del sustrato (Whitton & Diaz, 1981; Niyogi *et al.*, 1999).

Por su parte, los altos valores de pH condicionan comunidades algales particulares como por ejemplo en cuencas calcáreas, así como también, la composición química del agua (Wetzel, 2001). En tal sentido, se ven afectadas las reacciones del sistema buffer del carbono, la disolución de sales y la disponibilidad de nutrientes (Hutchinson, 1957, Horne & Goldman, 1994).

El pH, por lo tanto, condiciona la distribución de organismos en un cuerpo de agua pero es una variable que opera principalmente a escala de la cuenca del cuerpo de agua (Horne & Goldman, 1994). En ciertas situaciones (estacionalidad, altas tasas de fotosíntesis) se podrán también producir variaciones a nivel microescala en esta variable, pero los cambios suelen no ser tan marcados (Lampert & Sommer, 1997).

Disponibilidad de nutrientes

Los requerimientos fisiológicos y las respuestas al crecimiento de las comunidades adheridas son similares a los del fitoplancton. El perifiton puede obtener los nutrientes por difusión desde el agua circundante hacia la comunidad o desde el sustrato. La disponibilidad de nutrientes está determinada por las condiciones hidráulicas en la capa de difusión (que influyen el espesor de la misma), por la concentración de los compuestos disueltos en el ambiente y por la actividad metabólica de los organismos adheridos como consecuencia de la utilización o producción de los compuestos (Wetzel, 2001).

Nutrientes en el agua circundante: Numerosos estudios han demostrado que el enriquecimiento con nutrientes del agua circundante (principalmente P y N) resulta en un incremento marcado del crecimiento perifítico sobre diferentes tipos de sustrato y condiciones ambientales (Horner & Welch, 1981; Peterson *et al.*, 1985; Bothwell, 1988; Fairchild *et al.*, 1989; Bowden *et al.*, 1992). También han sido señalados cambios en la composición de especies como consecuencia del aumento en la concentración de nutrientes del entorno (Marcus, 1980). Por ejemplo, el enriquecimiento con N condujo a un aumento de la biomasa epilítica y a un cambio de la estructura específica de la comunidad, de una dominada por diatomeas y cianobacterias fijadoras de N a una dominada solamente por diatomeas (Hawes & Smith, 1992). En ambientes con insuficiencia sostenida de N (permanente o estacional) la fijación de N atmosférico por parte de cianobacterias perifíticas ha sido observada como una estrategia exitosa (Loeb & Reuter, 1981; Reuter *et al.*, 1983).

La composición de especies algales del perifiton a menudo es estable frente a pequeños cambios en la concentración y la dinámica de los nutrientes del agua circundante. Esto necesariamente implica un reciclado interno de nutrientes que permite una separación funcional de corto plazo (días a semanas) entre el metabolismo de la comunidad y la concentración de nutrientes del entorno. Si bien esta separación no puede mantenerse indefinidamente, representa una ventaja adaptativa por la cual las entradas de nutrientes desde el entorno pueden dirigirse hacia crecimiento neto nuevo y producción (lo que aumenta el reciclado interno entre bacterias y algas). Si se mantienen por largos periodos de tiempo mayores concentraciones ambientales de nutrientes,

entonces se producen cambios en las especies dentro de la comunidad (McCormick *et al.*, 1996; McCormick & O'Dell, 1996).

Debido a que la tasa de difusión de nutrientes entre el agua y el perifiton depende del espesor de la capa de difusión (además del gradiente de concentraciones) y ésta disminuye si aumenta la velocidad de corriente en su superficie, la capa de difusión es menor en ríos que en lagos (aunque no puede disminuir por debajo de un determinado valor, 10 μm). A medida que aumenta el espesor de la comunidad, el metabolismo colectivo y el crecimiento (por unidad de superficie) disminuyen, mientras que aumenta la demanda de nutrientes. Dependiendo de la complejidad de la comunidad, la difusión de nutrientes desde el entorno se estabiliza con el tiempo y generalmente ocurre un cambio hacia un mayor reciclado de nutrientes y gases dentro de la comunidad (Sand-Jensen, 1983; Paul & Duthie, 1989).

Nutrientes en el sustrato: Las comunidades adheridas están bien ubicadas para utilizar los nutrientes y compuestos orgánicos liberados por el sustrato en el que crecen. A pesar de que en los primeros enfoques se destacaba que el perifiton no obtenía nada nutricional del sustrato, las posteriores evidencias experimentales indicaron todo lo contrario. Muchas comunidades perifíticas son altamente dependientes del sustrato con respecto a nutrientes minerales y orgánicos. Esto lleva a observar marcadas diferencias en la composición y la biomasa de las especies en comunidades epifíticas, cuando se comparan plantas naturales y artificiales en ambientes oligotróficos y mesotróficos (Cattaneo & Kalff, 1980) como así también, entre distintas especies de macrófitas (Lalonde & Downing, 1991). Los ensayos con enriquecimiento por medio de sustratos artificiales que liberan nutrientes (N, P, C) han demostrado limitación por nutrientes en varios ambientes (Fairchild *et al.*, 1985; Bushong & Bachmann, 1989; Chessman *et al.*, 1992).

A medida que el agua circundante comienza a tener mayores concentraciones de nutrientes, el crecimiento del epifiton está más influenciado por los factores ambientales externos que, por ejemplo, la macrófita soporte. Los nutrientes provenientes del sustrato complementan aquellos que difunden desde el agua hacia la comunidad. Las algas adheridas son también importantes reguladoras de los flujos de silicio, ya que el uso del mismo por parte de las diatomeas epipélicas puede disminuir el flujo hacia la columna de agua, afectando la disponibilidad para el fitoplancton e influenciando el crecimiento y la composición del mismo (Wetzel, 2001).

La microdistribución de especies de algas epilíticas está correlacionada directamente con la microdistribución de caras colonizables en la piedra y con diferencias en la solubilidad de elementos específicos desde la misma (Smith *et al.*, 1992). Los nutrientes minerales (Fe, Si, metales traza) pueden lavarse del sustrato rocoso y ser utilizados por la comunidad adherida, surgiendo alteraciones en la microdistribución de las algas. La productividad y distribución de las algas epipsámnicas está influenciada por el contenido de nutrientes, por las diferencias a microescala en la difusión, por los flujos del agua intersticial en sedimentos arenosos, así como también, por la morfología y la topografía de los granos. Tanto en ríos como en lagos, la escorrentía superficial y el agua subterránea pueden aumentar la disponibilidad de nutrientes y la productividad de las algas adheridas sobre el sedimento distribuyéndose en parches, debido a las variaciones puntuales de los aportes (Hagerthey &

Kerfoot, 1998).

Las algas epipélicas que crecen sobre sedimentos orgánicos a menudo se desarrollan en densas comunidades, escasamente adheridas y en forma de matas (Wetzel, 2001). Aún en comunidades no tan desarrolladas, la fotosíntesis de las algas y la respiración de la comunidad pueden afectar los flujos de nutrientes desde los sedimentos hacia el agua circundante (Risgaard-Petersen *et al.*, 1994). Los grandes cambios a nivel microescala en las concentraciones de O₂, pH y potencial redox influyen los flujos de P en la interfase agua-sedimento. Las algas bentónicas adheridas también asimilan N del agua intersticial de los sedimentos e influyen los procesos de nitrificación-denitrificación que ocurren en los mismos (Risgaard-Petersen *et al.*, 1994).

FACTORES BIOLÓGICOS REGULADORES DEL CRECIMIENTO

Pastoreo

La ingestión de las comunidades adheridas por parte de los pastoreadores puede pensarse que tiene diversas implicancias en el ciclo de los nutrientes, la productividad y los flujos de energía a través de los siguientes aspectos: la ingestión directa y la mortalidad de la comunidad, la liberación de detritus orgánicos disueltos y parcialmente metabolizados por parte de los herbívoros, el efecto sobre la producción relativa del perifiton y el sustrato soporte (en el caso de macrófitas), la energía y nutrición derivada de los pastoreadores (Wetzel, 2001).

El crecimiento y la productividad del perifiton está afectado por la actividad de pastoreo de animales (larvas de insectos, caracoles, renacuajos y ciertos peces fitófagos). Como tendencia general puede pensarse que un aumento en la disponibilidad de nutrientes y la luz tiene efectos positivos, mientras que el pastoreo tiene efectos negativos sobre la biomasa y la producción perifítica. Sin embargo, el pastoreo moderado también puede incrementar el acceso a los nutrientes y a la luz para las algas, dando como resultado un aumento en el crecimiento algal (Lamberti *et al.*, 1987). Altas presiones de pastoreo a menudo reducen la biomasa y la producción perifítica total (Steinman *et al.*, 1991), al menos en las condiciones en que normalmente se realizan los experimentos (alta densidad de pastoreadores y nula presión de predación sobre ellos). Por lo tanto, numerosos factores influyen la interrelación entre pastoreadores y perifiton: tipo de herbívoro (Cattaneo & Kalff, 1986; Lamberti *et al.*, 1987); disponibilidad de nutrientes (Mazumder *et al.*, 1989; Mulholland *et al.*, 1991; Steinman *et al.*, 1991); cantidad y calidad de luz (Hill & Harvey, 1990). También otros factores a considerar serían la densidad del perifiton y estadio en el desarrollo y la frecuencia de los disturbios. Debido a las respuestas compensatorias (Hill & Harvey, 1990) los patrones resultantes del pastoreo de los herbívoros sobre el perifiton, son difíciles de delinear por lo que debe tenerse especial cuidado cuando se tratan de extrapolar los resultados experimentales a las situaciones de campo.

Reciclado dentro de la comunidad

Wetzel (2001) menciona que mientras en los primeros estadios de la colonización de un sustrato la productividad de las bacterias perifíticas puede depender mayormente de compuestos orgánicos disueltos presentes en el ambiente, a medida que la estructura de la comunidad gana en complejidad, es esperable un cambio hacia una mayor dependencia de los compuestos orgánicos producidos por las algas. El aislamiento hidráulico entre el perifiton y el agua circundante (por los límites de la capa de difusión), así como la proximidad física entre las células, sugieren un fuerte acoplamiento fisiológico entre las algas y las bacterias adheridas. Kaplan & Bott (1989) observaron que la materia orgánica disuelta que liberan las algas adheridas durante la fotosíntesis puede ser asimilada por las bacterias perifíticas, pudiendo además correlacionarse positivamente, la producción de las bacterias adheridas con la liberación de materia orgánica de las algas bentónicas.

El metabolismo de las bacterias adheridas puede favorecer el crecimiento de las algas perifíticas por varias razones: la reducción de la tensión de O₂ por consumo bacteriano puede disminuir la fotorrespiración en las algas; la respiración bacteriana aumenta los niveles de CO₂ disponibles para las algas; la producción de factores de crecimiento que las algas no son capaces de producir (ej. vitaminas). Fukami *et al.* (1997) señalan la existencia de efectos positivos entre bacterias y algas perifíticas marinas, ya que el asentamiento de las primeras sobre el sustrato favorece la colonización por parte de las segundas.

Parasitismo y enfermedades

Son poco conocidas las pérdidas en las comunidades perifíticas como consecuencia de la senescencia seguida de muerte, el parasitismo y las enfermedades. Como ocurre con el fitoplancton y el bacterioplancton (Wetzel, 2001), las pérdidas por estos motivos probablemente sean significativas y constituyan una proporción importante de la mortalidad natural.

DINÁMICA DE LA COMUNIDAD (SUCESIÓN)

El desarrollo de una comunidad adherida sobre una nueva superficie involucra una serie de estadios o etapas similares a las que se observan durante la sucesión de las plantas terrestres. Generalmente, esta secuencia de etapas es estacional en el perifiton y se repite a través de los años, sin embargo, los disturbios que sufre la comunidad son capaces de retrotraer la secuencia a los primeros estadios (McCormick & Stevenson, 1991).

La secuencia de etapas (comenzando con un sustrato completamente limpio) se inicia con la deposición y adsorción de compuestos orgánicos (mucopolisacáridos) en la superficie del sustrato en unas pocas horas. Esta deposición de materia orgánica suele ser un prerrequisito para la posterior adhesión de bacterias (Hoagland *et al.*, 1982). La importancia de estos colonizadores primarios con respecto al arribo, adhesión y nutrición de los colonizadores secundarios (algas) no está completamente establecida (Hoagland *et al.*, 1982). El siguiente

evento es la colonización por algas oportunistas (ej. diatomeas) que aparecen muy pronto sobre el sustrato. Luego de esta adhesión algal inicial, la comunidad comienza a aumentar en número y en complejidad, siendo controlada principalmente por las condiciones ambientales (variables físicas y químicas) (Hoagland *et al.*, 1982). A medida que transcurre el tiempo, la comunidad pasa de una baja estatura (ej. bacterias y diatomeas adnatas o con cortos pedúnculos) a una alta estatura (diatomeas en roseta o con pedúnculos largos, algas verdes filamentosas). Este aumento en estructura, complejidad y número de especies hace que la comunidad dependa en menor medida de las variables externas y tienda hacia un mayor reciclado interno de nutrientes y gases (Peterson & Grimm, 1992). También implica competencia por recursos (ej. luz, sustrato) que conducirá a un cierto recambio de especies. En este punto podría pensarse en una comunidad climax (similar al de las plantas terrestres) que se mantendrá dinámicamente en el tiempo, siempre que no ocurran disturbios importantes (Peterson & Stevenson, 1992).

El proceso de sucesión ocurre tanto en ríos como en lagos y tiene características particulares dependiendo del sustrato en el que se desarrolle la comunidad. La sucesión de las especies en un ciclo anual es mucho más compleja cuando se consideran factores espaciales, temporales, químicos y bióticos que potencialmente influyen el crecimiento de la comunidad.

IMPORTANCIA DEL PERIFITON

Biindicadores

Los métodos analíticos difícilmente detectan los estadios iniciales del proceso de eutrofización en los cuerpos de agua, ya que por ejemplo, los cambios en las concentraciones de nutrientes o en el fitoplancton, son leves. Por el contrario, las comunidades adheridas han sido señaladas como una importante herramienta durante esta fase del proceso, ya que responden rápidamente a los aumentos en los ingresos de nutrientes (Wetzel & Hough, 1973; Heinonen, 1984; Miettinen & Heinonen, 1988; Kann & Falter, 1989). Las respuestas de la comunidad perifítica a la contaminación son variadas y dependen de la magnitud y composición de la misma. En los primeros estadios de contaminación por nutrientes, el principal cambio que opera en el perifiton es un aumento en la biomasa y la producción de la comunidad (Heinonen, 1984; Aizaki & Sakamoto, 1988; Delong & Brusven, 1992). Asimismo, se han observado cambios en la composición de especies como consecuencia de un ingreso moderado de nutrientes (Economou-Amilli, 1980; Marcus, 1980; Oertel, 1991; Rushforth & Brock, 1991; Welch *et al.*, 1992). Cuando el episodio de contaminación involucra la presencia de metales pesados, herbicidas u otros compuestos (ej. PCB), la comunidad perifítica ha sido señalada como capaz de acumular estos compuestos y constituirse en un bioindicador de este tipo de alteración (Goldsborough & Robinson, 1986; Newman & McIntosh, 1989; Cope & Rada, 1992; Ramelow *et al.*, 1992; Hill & Napolitano, 1997). Numerosas agencias ambientales de distintos países emplean diferentes índices (construídos a partir de los datos suministrados por el perifiton) como evaluadores de la calidad del agua (Descy, 1979; Lange-Bertalot, 1979;

Watanabe *et al.*, 1986; Descy & Micha, 1988; Kelly & Whitton, 1995).

Ecosistema

Existen pocos estudios detallados en los cuales se haya medido simultáneamente *in situ* la productividad del perifiton, el fitoplancton y las macrófitas. Sin embargo, estos estudios son importantes ya que demuestran la magnitud del efecto que la productividad de la zona litoral puede tener sobre el sistema lacustre. La significación de esta producción depende en gran medida de las condiciones físicas del lago: morfometría, disponibilidad de luz y características del sustrato disponible para el crecimiento algal.

Wetzel & Hough (1973) señalaron que en ambientes poco fértiles las algas adheridas a sustratos o a macrófitas son las dominantes en cuanto a la producción primaria autóctona. Asimismo, afirman que la mayor parte de los lagos en el mundo son pequeños y su morfometría permite una mayor área de producción litoral que pelágica, con lo cual las macrófitas y principalmente el perifiton constituyen una parte importante del ecosistema lacustre.

En un estudio realizado en la zona litoral del lago oligotrófico Tahoe (499 Km², Z_{max} 501 m, USA) se determinó que el perifiton contribuía con más del 60 % de la producción litoral total (Loeb *et al.*, 1983). Además, los autores señalan que en cinco lagos oligotróficos con sustrato rocoso o sedimentos orgánicos, la producción litoral perifítica fue dominante.

Cattaneo & Kalff (1980) estimaron que las algas epifíticas de un lago de Canadá (lago Memphremagog) contribuyen con un 82 % a la producción primaria litoral total de este cuerpo de agua.

MARCO DEL PRESENTE ESTUDIO

La zona Andina Norpatagónica es cabecera de una importante red hidrográfica presentando cuerpos de agua con escasa o nula contaminación. El uso que se hace del recurso hídrico está centrado principalmente en la generación hidroeléctrica (importantes embalses en el Río Neuquén y el Río Limay), así como también riego (en la zona del Alto Valle), agua potable y producto turístico (lagos andinos). El perifiton es la comunidad que más rápidamente, y quizás la única, que en forma visual refleja el deterioro y es demostrativa de una baja calidad ambiental para uso recreativo. A nivel de agua de consumo, muchas veces, las tomas de agua de las ciudades se ubican en las zonas en que se desarrolla el perifiton, haciendo obvia su importancia como indicador de la calidad de agua que se capta. El desarrollo desmedido del perifiton se puede expresar en problemas en plantas potabilizadoras a través del taponamiento de filtros, los efectos del biofouling en las jaulas de cría de salmónidos y eventualmente, la liberación de toxinas al ambiente. Por esta razón, el conocimiento de los procesos que controlan el funcionamiento de una componente importante del ecosistema acuático (perifiton), es una herramienta fundamental para la preservación del recurso hídrico.

La información con la que se cuenta para la Región Andina Norpatagónica con respecto a la comunidad

perifítica es escasa. Cabe mencionar que los estudios de perifiton en ésta zona se centran en relevamientos taxonómicos en diferentes cuerpos de agua, analizando la componente de diatomeas (Frenguelli, 1942; Luchini, 1973, 1974; Díaz Villanueva, 1996; Díaz Villanueva & Maidana, 1999), clorofitas (Tell, 1979) o cianofitas (Díaz & Wenzel, 1993) de la comunidad. También se llevaron a cabo investigaciones sobre la variación espacial de las diatomeas epilíticas en un arroyo andino (Gaglioti, 1992, 1995), sobre la variación espacio-temporal del perifiton en un embalse (Casco, 1994), sobre los efectos del pastoreo en el perifiton (Gaglioti, 1994) y aportes con respecto a la flora de diatomeas fósiles (Maidana, 1996). El uso del perifiton como indicador de contaminación fue probado en un río, un embalse y un lago de la zona, por medio del empleo de sustratos artificiales (Baffico, 1993). Sin embargo, poco se conoce respecto a los factores que condicionan el desarrollo de esta comunidad y la importancia de cada uno de ellos como modeladores del perifiton en la Región Andino-Patagónica.

En general, es esperable que por el aporte de nutrientes a un cuerpo de agua la comunidad algal incremente su densidad y/o biomasa y presente cambios en su estructura. Esta tendencia en un cuerpo de agua léntico se traduce en un desplazamiento de su estado trófico. En ambientes lóticos también son previsibles cambios de este tipo. En la Región Andino Patagónica, observaciones previas sugerían que en sitios con ingreso de nutrientes, principalmente antrópico, se producían importantes desarrollos de perifiton (Baffico, 1993; Pedrozo *et al.*, 1993a). Sin embargo, en lugares con ningún aporte aparente de contaminación, también se producían conspicuos desarrollos de esta comunidad. A continuación se detallan 3 casos que dan marco al presente trabajo, y todos ellos ofrecen la ventaja relativa de poder estudiar los efectos del aporte de nutrientes sobre la comunidad perifítica sin la interferencia del aporte de otros contaminantes de origen antrópico que puedan enmascarar el efecto real de una única situación de polución. La información previa indicaba que en la región que nos ocupa la carga alóctona de nutrientes de origen natural (por ríos, escorrentía, deposición atmosférica) es comparativamente baja (Pedrozo *et al.*, 1997; Temporetti, 1998; Beamud, 2001) y guarda una relación ajustada con el estado trófico de varios lagos de la zona (Labollita & Pedrozo, 1997), por lo menos en términos de concentración de clorofila, probablemente vinculada a la baja biodisponibilidad de los nutrientes transportados (Temporetti, 1998). Sin embargo, esta situación no puede ser generalizada a la región Andino Patagónica porque para algunos casos, como ser el número 3 definido en este trabajo (ver más abajo), existen situaciones con elevados aportes naturales de nutrientes superiores que este trabajo intenta explicar con la presencia imprevista de comunidades perifíticas bien desarrolladas en sitios sin contaminación.

La hipótesis planteada en consecuencia fue la siguiente:

Existe una relación estrecha entre los factores que condicionan la biodisponibilidad de nutrientes en los ambientes acuáticos patagónicos y la distribución espacial y temporal de la comunidad perifítica.

En tal sentido, pueden definirse y/o se tuvieron en cuenta las siguientes situaciones que afectan al perifiton:

A. Cuerpos de agua con baja carga de nutrientes naturales:

1. Aporte de nutrientes de pisciculturas. El trabajo se planteó sobre el Embalse de Alicura el cual es el cuerpo de agua argentino con mayor desarrollo de esta actividad, sin asentamientos humanos u otra actividad productiva en el área de la cuenca inmediata al cuerpo de agua. Este lago artificial ofrece sitios claramente definibles con aporte y sin aporte de contaminantes (pellets de alimentación, excreta de peces y alimentos no digeridos y en diferente etapa de sedimentación). El objetivo fue evaluar la respuesta del perifiton al aporte de nutrientes como consecuencia de las actividades de cría intensiva de peces (capítulo 1).
2. Aporte de nutrientes de origen urbano. El trabajo se definió sobre el Lago Nahuel Huapi el cual también presenta sitios claros con y sin aporte de contaminantes, pudiendo caracterizarse a estos últimos también como de una única categoría del tipo "urbano". Su orientación Oeste-Este y la amplia exposición a la acción y recurrencia de los vientos predominantes implicaron plantear un estudio sobre el efecto del viento-oleaje sobre la comunidad perifítica. El objetivo fue caracterizar los desarrollos de perifiton en el lago en relación con la contaminación producida por la ciudad y evaluar la influencia del oleaje como factor de control del perifiton (capítulo 2).

B. Cuerpos de agua con una alta carga de nutrientes naturales:

3. El estudio se llevó a cabo sobre el Río Agrio que transporta nutrientes de una fuente volcánica activa (Pedrozo *et al.*, 2001). La acidez de sus aguas es quién condiciona la alta solubilidad de, por ejemplo, el fósforo, resultando entonces en una alta carga de nutrientes de origen natural. El objetivo fue estudiar la influencia de los cambios de composición química del agua sobre la distribución del perifiton (capítulo 3).

Capítulo 1

Capítulo 1

RESPUESTA DEL PERIFITON AL APORTE DE NUTRIENTES PROVENIENTES DE UNA PISCICULTURA EN UN EMBALSE (EMBALSE ALICURA)¹

Introducción

La cría intensiva de salmónidos en jaulas es una de las actividades que afecta el trofismo de los cuerpos de agua como consecuencia del aporte de nutrientes y materia orgánica (Beveridge, 1986; Håkanson *et al.*, 1988; Lopez & Buchmann, 1991; Bergheim & Asgard, 1996; Welcomme, 1996). Los desechos producidos por esta actividad son alimentos no consumidos por los peces, excretas y antibióticos (Beveridge, 1986; Bergheim & Asgard, 1996), que rápidamente incrementan las concentraciones de fósforo total y disuelto, amonio, nitrógeno orgánico y materia orgánica, descendiendo la concentración de oxígeno disuelto (Holby, 1991; Wallin, 1991; Bergheim & Asgard, 1996). Además, para el caso particular de la cría de salmónidos, existe el requerimiento de aguas de buena calidad (oligotróficas) con lo cual los efectos adversos de la actividad son rápidamente observables en comunidades tales como el perifiton (Heinonen, 1984).

La respuesta del perifiton, en términos de biomasa y composición, frente al aumento de nutrientes dependerá de la cantidad y del tipo de contaminante. De tal modo se ha visto que la composición y numerosidad algal dependen tanto del valor que tome la relación N/P en el agua (Tilman *et al.*, 1986) como de los valores absolutos de las concentraciones de nitrógeno y fósforo. En tal sentido, un contaminante típico de pisciculturas es el alimento balanceado para peces el cual posee importantes contenidos de nitrógeno (6%) y fósforo (2%), siendo en promedio la proporción relativa en nuestro país, de 3N:1P (Temporetti, 1998). El continuo aporte de los alimentos que contienen 3N:1P debido a la actividad productiva, implica que se está condicionando al ambiente receptor a una baja relación N/P, situación bajo la cual selectivamente se espera favorezca el desarrollo de algas del grupo de las cianofíceas (Smith, 1979).

En la región Comahue, especialmente el gobierno de la provincia de Neuquén, ha regulado la promoción de la acuicultura en lagos de embalse. Tal situación responde a no comprometer a los lagos andinos, mucho de los cuales se ubican dentro de áreas protegidas (Parques Nacionales o Provinciales) y, por lo tanto, no deberían ser afectados por contaminantes. Además, se presupone que la alta tasa de renovación de agua en embalses del río Limay (entre 0,3 y 1 año) ejercerá un efecto de “wash-out” que permitirá una autodepuración de los ambientes, por lo menos en los ubicados en los tramos superiores de dicho río, tal el caso de Alicura, el ambiente objeto de este estudio. El efecto “wash-out” se espera obre principalmente sobre los nutrientes disueltos y totales y sobre la densidad fitoplanctónica. Por el contrario, existen compartimentos (sedimentos) que acumulan los efectos contaminantes, tal como ya se observó (Temporetti, 1998). Algo similar se espera que

¹ Partes de este capítulo han sido publicadas en el siguiente trabajo:

-Baffico, G. and Pedrozo, F. 1996. Growth factors controlling periphyton production in a temperate reservoir in Patagonia used for fish farming. *Lakes & Reservoirs: Research and Management*, 2: 243-249.

se exprese a nivel de, en este caso, la comunidad perifítica convirtiendo a esta comunidad en una herramienta superior en la evaluación de los efectos contaminantes, que en primera instancia surgen como no evidentes a través de la medición de parámetros tradicionales y estándares.

Objetivo

Evaluar la respuesta del perifiton al aporte de nutrientes que provienen de una piscicultura.

Area de estudio

El embalse de Alicura está localizado en la Meseta Patagónica (40°40' S, 71°00' O) y su llenado fue completado en 1986. Es el primer embalse en el gradiente oeste-este sobre el río Limay y su tasa de renovación de agua es una de las más altas (0,38 año, Hidronor, 1989) de los embalses ubicados sobre este río. Es un cuerpo de agua oligotrófico (Pedrozo *et al.*, 1993b) con bajas concentraciones de nutrientes, alta transparencia y altos contenidos de oxígeno disuelto. A partir del año 1989 se comenzó a estimular la instalación de pisciculturas en el embalse (Hidronor, 1989) y la producción en el momento de la realización del presente trabajo (1995) era de unas 600 Tn año⁻¹, aproximadamente. El impacto de las pisciculturas es el único efecto que recibe este cuerpo de agua ya que no hay ningún asentamiento urbano ni se registran actividades industriales en la zona.

Efectos de la piscicultura sobre el perifiton

Metodología

Se seleccionaron dos lugares en el embalse de Alicura (Fig. 1) para la colección de muestras. El primero fue la bahía donde están instaladas las jaulas de cría de la Piscicultura "Salmones Alicurá" (A1) y el segundo en una bahía libre de influencias, ubicada aguas arriba de todas las pisciculturas que hay en dicho embalse (A2).

Los muestreos tuvieron una frecuencia estacional y consistieron en la medición de variables

físicas y químicas, la obtención de muestras de agua y el relevamiento de la comunidad perifítica mediante la incubación de sustratos artificiales como soporte de la misma. Las estaciones abarcadas fueron: otoño, invierno y primavera de 1994, y verano, otoño, invierno y primavera de 1995.

Se realizaron mediciones *in situ* de temperatura, pH, conductividad y se colectaron muestras de agua



Figura 1: Ubicación de los sitios de muestreo en el embalse de Alicura

para la evaluación de nutrientes disueltos ($\text{NNO}_3+\text{NNO}_2$, NNH_4 y PRS) y fósforo total (PT). Las muestras extraídas se conservaron en frío y oscuridad hasta su posterior análisis en laboratorio.

Para obtener muestras de la comunidad perifítica se incubaron sustratos artificiales durante 20 días suspendidos a 0,5 m de la superficie. En **A1** se suspendieron de las jaulas de cría de peces mientras que en **A2** se suspendieron por medio de boyas en la zona costera (3-4 m profundidad). Posteriormente se evaluó su biomasa (concentración de clorofila *a*) y cantidad de individuos por grupos algales. Los sustratos artificiales se prepararon con placas radiográficas previamente transparentadas con lavandina y luego cortadas en rectángulos de 1 cm x 5 cm. Se colocaron 10 de estas placas de manera de determinar la biomasa en 5 de ellas y los grupos algales en las 5 restantes.

Durante el verano de 1995 se debió recolectar la comunidad perifítica de piedras (no de sustratos artificiales) ya que se realizaron tres incubaciones y todas fallaron (pérdida de muestreadores), por lo que el dato para esta estación no es perfectamente comparable con el resto, pero se lo conserva ya que aporta elementos de discusión.

Para los análisis químicos de las muestras de agua se adoptó la siguiente metodología: fósforo reactivo soluble (PRS) se valoró por reducción del complejo fosfomolibdico con ácido ascórbico (Golterman *et al.*, 1978); fósforo total por digestión ácida con persulfato de potasio, autoclavando a 1 atm. de presión durante una hora (Golterman *et al.*, 1978), luego se valoró el fósforo solubilizado como PRS; nitritos por formación del complejo azoico (APHA, 1985); nitratos por reducción a nitritos en columna de cadmio (APHA, 1985) y amonio por el método del azul-indofenol (Mackereth *et al.*, 1978). Los resultados se expresaron en $\mu\text{g l}^{-1}$.

Los sustratos artificiales, sobre los que se midió concentración de clorofila *a* con corrección por feopigmentos por extracción con acetona 90% y espectrofotometría (APHA, 1985), fueron inmersos directamente en el extractante (Heinonen & Herve, 1984) para disminuir la pérdida de algas que resultaría de rasparlos. Los resultados se expresaron como $\text{mg cl. } a \text{ m}^{-2}$.

La densidad algal fue estimada contando 10 campos al azar de cada sustrato bajo microscopio. Los resultados se expresaron como porcentaje (%) de los principales grupos algales.

Con los datos obtenidos se realizaron test estadísticos para probar la significación de la variación observada. Para las variables físicas y químicas y las concentraciones de nutrientes se realizó un test de Friedman (Zar, 1999); mientras que la biomasa de perifiton se analizó a través de un ANOVA factorial (Zar, 1999) y la proporción de grupos algales a través de un Chi cuadrado (Zar, 1999). En todos los test se empleó una confianza del 95 %.

Tabla 1: Variables físicas y químicas en el embalse de Alicura, bahías afectada (**A1**) y sin afectar (**A2**) por pisciculturas.

	Temp. (°C)		pH		Cond. ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	
	A1	A2	A1	A2	A1	A2
Mayo-94	8,7	6,2	7,46	7,46	37,7	33,9
Agosto-94	6,7	6,7	7,66	7,62	39,3	43,8
Octubre-94	8,5	9,1	7,14	7,31	37,3	37,6
Marzo-95	17,2	16,9	6,90	6,87	37,2	36,6
Junio-95	6,6	7,5	6,40	6,30	31,5	34,1
Septiembre-95	7,2	7,6	6,40	6,73	37,7	40,5

Resultados

Los resultados de las mediciones realizadas y las determinaciones de nutrientes se muestran en las Tablas 1 y 2, respectivamente. La temperatura varió entre 6,7 y 17,2 °C en **A1** y entre 6,2 y 16,9 °C en **A2**, no resultando significativa la diferencia entre ambos sitios (Tabla 3). El pH resultó levemente ácido a levemente alcalino en ambos sitios variando entre 6,40 y 7,66 para la bahía de la piscicultura (**A1**) y entre 6,30 y 7,62 para la bahía libre de contaminación (**A2**), no mostrando diferencias significativas entre sitios (Tabla 3). La conductividad varió entre 31,5 y 39,3 $\mu\text{S cm}^{-1}$ en **A1** y entre 33,9 y 43,8 $\mu\text{S cm}^{-1}$ en **A2** (diferencias no significativas, Tabla 3).

La concentración de $\text{NNO}_3+\text{NNO}_2$ fue en promedio de 4,5 y 2,7 $\mu\text{g N l}^{-1}$, en **A1** y **A2** respectivamente. La concentración de amonio fue en promedio de 4,3 $\mu\text{g N l}^{-1}$ en **A1** y 3,3 $\mu\text{g N l}^{-1}$ en **A2**. Las diferencias para ambos nutrientes resultaron no significativas entre sitios (Tabla 3).

La concentración de PRS fue baja en ambos sitios y muy similar entre ellos, arrojando valores de 2,5 $\mu\text{g P l}^{-1}$ en **A1** y 2 $\mu\text{g P l}^{-1}$ en **A2**, en promedio. De la misma manera se comportó el PT arrojando valores promedio de 13,8 y 13,3 $\mu\text{g P l}^{-1}$ para **A1** y **A2**, respectivamente. Tanto el PRS como el PT no mostraron diferencias significativas entre sitios (Tabla 3).

La biomasa de perifiton (Fig. 2) varió entre 0,5 (invierno 95) y 33,1 (invierno 94) mg cl. a m^{-2} en **A1** y entre 0,4 (primavera 94) y 3,0 (otoño 94) mg cl. a m^{-2} en **A2**. El ANOVA mostró diferencias significativas entre sitios para las distintas fechas de muestreo (Tabla I, Anexos, pág.97).

La representación porcentual para los distintos grupos algales se muestra en la Fig. 3. En **A1**, las diatomeas variaron su representación entre un mínimo de 23,7 % (primavera 94) y un máximo de 85,4 % (invierno 94); las clorofitas lo hicieron entre 12,4 (otoño 94) y 73,7 % (primavera 94) y las cianofitas entre 1 (invierno 94) y 22,2 % (verano 95). En la zona libre de influencias de pisciculturas (**A2**) las diatomeas variaron

Tabla 2: Concentraciones de fósforo reactivo soluble (PRS), fósforo total (PT), amonio (NNH_4) y nitratos más nitritos ($\text{NNO}_3+\text{NNO}_2$) en el embalse de Alicura, bahía afectada (**A1**) y bahía sin afectar (**A2**). Todas las concentraciones están expresadas en $\mu\text{g l}^{-1}$.

	PRS		PT		NNH_4		$\text{NNO}_3+\text{NNO}_2$	
	A1	A2	A1	A2	A1	A2	A1	A2
Mayo-94	2	3	8	8	2	3	1	2
Agosto-94	4	3	7	28	6	6	6	5
Octubre-94	1	<1	4	7	9	4	6	1
Marzo-95	2	1	22	12	3	2	1	1
Junio-95	4	2	13	7	5	3	6	1
Septiembre-95	2	3	29	18	1	2	7	6

Tabla 3: Resultados de los test de Friedman realizados a las variables registradas y a las concentraciones de nutrientes medidas en el embalse de Alicura (n.s.= no significativo, 95 % confianza).

Variable	n	Chi-cuadrado	g.l.	Significación	
Temperatura	6	0,1667	1	0,6831	n.s.
Conductividad	6	0,6667	1	0,4142	n.s.
pH	6	0,1667	1	0,6831	n.s.
PT	6	0	1	1	n.s.
PRS	6	0,6667	1	0,4142	n.s.
NNH_4	6	0,6667	1	0,4142	n.s.
$\text{NNO}_3+\text{NNO}_2$	6	0,6667	1	0,4142	n.s.

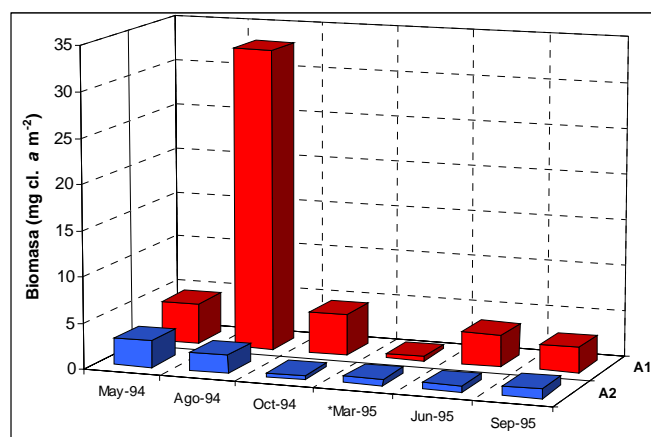


Figura 2: Biomasa de perifiton en el embalse de Alicura, bahía afectada (**A1**) y bahía sin afectar (**A2**). *Datos obtenidos a partir de sustratos naturales.

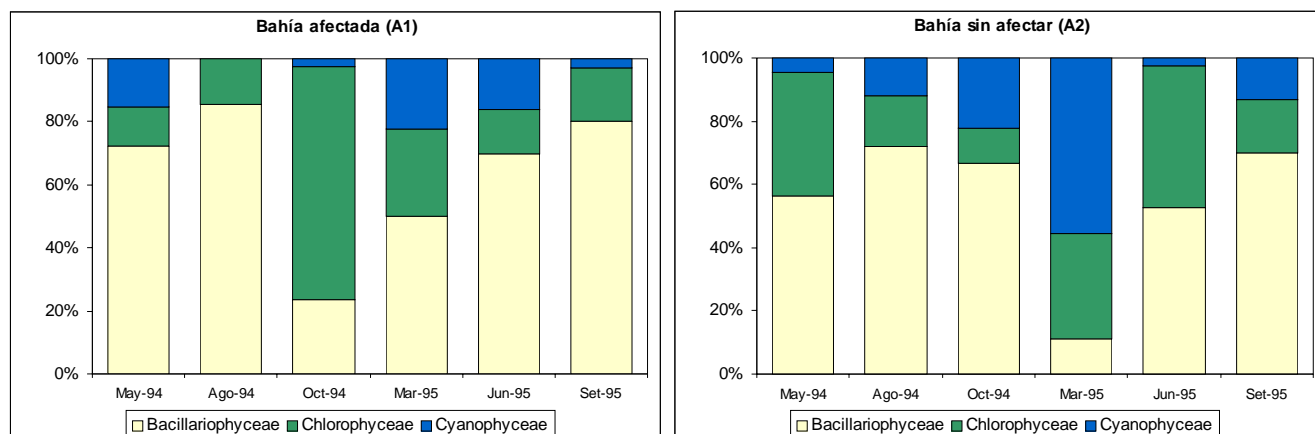


Figura 3: Proporción relativa de los diferentes grupos algales (en base a la densidad) en el perifiton del embalse de Alicura.

entre un mínimo de 11,1 (verano 95) y un máximo de 72 % (invierno 94), las clorofitas entre 11,1 (primavera 94) y 44,9 % (otoño 95) y las cianofitas entre 2,6 (otoño 95) y 55,6 % (verano 95). Las diferencias resultaron significativas.

Efecto de los sedimentos contaminados

Metodología

A campo se extrajeron sedimentos, mediante draga tipo Eckman, del embalse de Alicura en la zona de jaulas (**A1**, sedimentos contaminados) y en el sitio **A2** (sedimentos sin contaminar). Se almacenaron en bolsas plásticas para ser transportados hasta el laboratorio, en oscuridad y frío. Asimismo, se obtuvo el perifiton de la zona sin contaminar (**A2**) mediante el raspado de piedras de la zona costera (0,5 m de profundidad) por medio de cepillo, el cual posteriormente se empleó como inóculo para la experiencia. La muestra fue tomada durante el muestreo de mayo de 1994.

La experiencia se realizó en laboratorio sobre la base de dos tratamientos, sedimentos sin contaminar y sedimentos contaminados, empleando tres frascos en cada caso. En cada uno de ellos se colocaron 10,00 g de sedimento y 600 ml de agua del embalse (tomada de la zona sin contaminar y sin filtrar). A las 24 horas se extrajeron 100 ml de agua para el análisis de las formas disueltas ($\text{NNO}_3 + \text{NNO}_2$ y PRS) y se determinaron pH y conductividad. Se restableció el volumen en los frascos con agua del embalse, se colocaron el inóculo algal (20 ml) y tres muestreadores de perifiton por frasco (del tipo descrito anteriormente, pág. 24). Los frascos se colocaron a 20 cm de una lámpara fluorescente (20 W) a temperatura constante (20 °C), con 12 horas de luz y 12 horas sin iluminación (condiciones de laboratorio).

A los veinte días se determinó nuevamente el pH, la conductividad y se tomó una nueva alícuota para el análisis de nutrientes ($\text{NNO}_3 + \text{NNO}_2$ y PRS). Se extrajeron los muestreadores y se determinó la concentración de

clorofila *a* en dos de ellos mientras que el tercero se conservó en formol 4 % para determinar la proporción relativa de los diferentes grupos algales. Los análisis de nutrientes, clorofila y proporciones algales se realizaron siguiendo la metodología descrita precedentemente (pág. 24).

Para probar diferencias significativas entre los tratamientos se emplearon test de Mann-Whitney (Zar, 1999), con una confianza del 95 %, para las distintas variables registradas.

Resultados

El pH no cambió desde el principio al final de la experiencia en el tratamiento con sedimentos sin contaminar y aumentó levemente en el tratamiento con sedimentos contaminados (Fig. 4), resultando no significativa la diferencia entre tratamientos (Tabla 4). La conductividad aumentó levemente desde el principio al final de la experiencia en ambos tratamientos (Fig. 4), pero la diferencia entre tratamientos no fue significativa (Tabla 4).

La concentración de nitratos más nitritos resultó mayor en el tratamiento con sedimentos contaminados que en el con sedimentos sin contaminar, disminuyendo levemente hacia el final de la experiencia en ambos tratamientos. La diferencia entre tratamientos resultó significativa (Tabla 4).

La concentración de fósforo reactivo soluble resultó mayor en el tratamiento con sedimentos contaminados que en el tratamiento con sedimentos sin contaminar al inicio de la experiencia (Fig. 4), aumentando considerablemente hacia el final de la misma en el tratamiento con sedimentos contaminados y disminuyendo levemente en el tratamiento con sedimentos sin contaminar (Fig. 4). La diferencia entre tratamientos resultó significativa (Tabla 4). Las relaciones N/P al final de la experiencia mostraron valores de 4 para los sedimentos sin contaminar y 0,1 para los sedimentos contaminados.

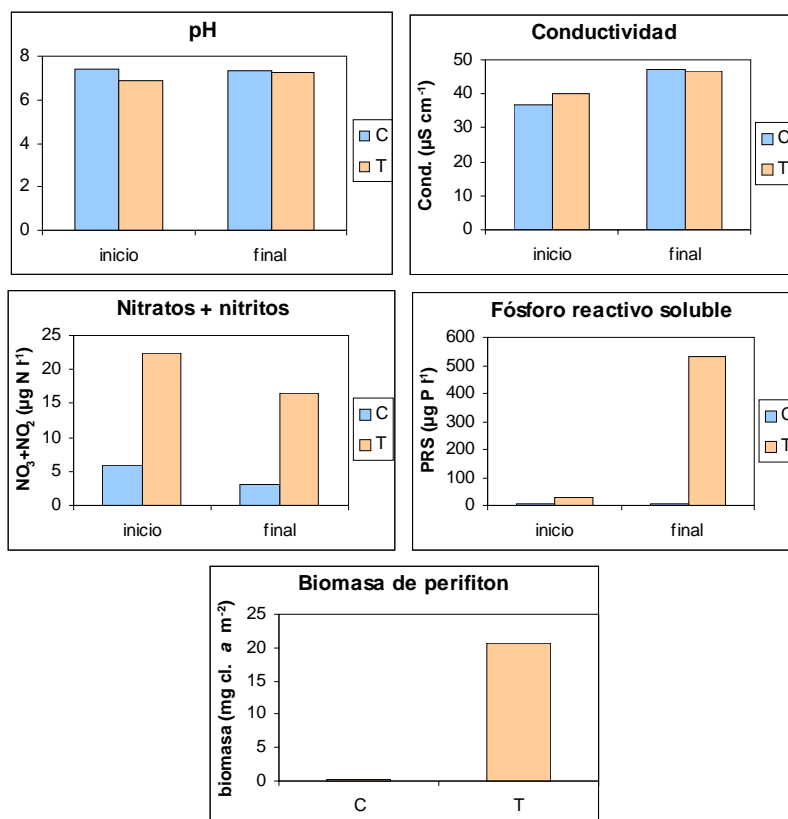


Figura 4: Resultados de la experiencia con sedimentos contaminados (T) y sin contaminar (C) del embalse de Alicura.

Tabla 4: Resultados de los test de Mann-Whitney (U) realizados a las variables registradas en la experiencia con sedimentos del embalse Alicura (*= significativo, n.s.= no significativo, 95 % confianza).

Variable	U	P-2 colas exacto	Z	P-2 colas corregido	
Conductividad	4	1	-0,2182	0,8273	n.s.
pH	4	1	-0,2182	0,8273	n.s.
Clorofila a	0	0,1	-1,964	0,0495	*
PRS	0	0,1	-1,964	0,0495	*
NNO ₃ +NNO ₂	0	0,1	-1,964	0,0495	*

La biomasa del perifiton al final de la experiencia, resultó mucho mayor en el tratamiento con sedimentos contaminados que en el tratamiento con sedimentos sin contaminar (Fig. 4), resultando significativa la diferencia entre ambas (Tabla 4).

Las clorofitas fueron dominantes en los frascos con sedimentos sin contaminar (81,3 %, Fig. 5), representadas principalmente por una *Chlorococcal* colonial, mientras que en los frascos con sedimentos contaminados lo fueron las cianofitas (68,3 %, Fig. 5), representadas por *Phormidium frigidum* (cianofita sin heterocisto).

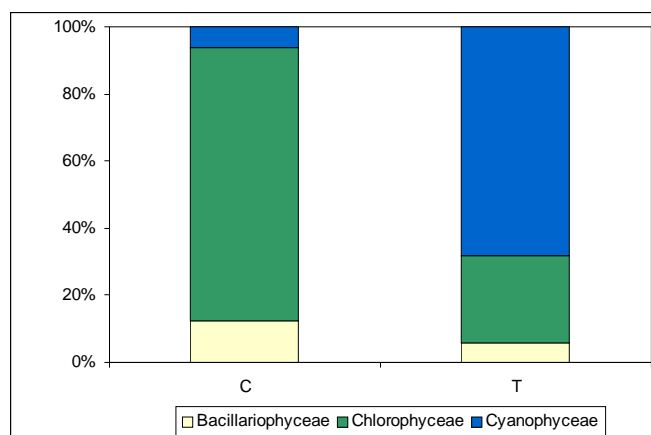


Figura 5: Proporción relativa (en base a la densidad) de los diferentes grupos algales al final de la experiencia con sedimentos contaminados (T) y sedimentos sin contaminar (C) del embalse de Alicura.

Efecto de las relaciones nitrógeno-fósforo

Metodología

Para desarrollar esta experiencia, se emplearon tres frascos con una relación 10N/1P y tres con una relación 3N/1P. Cada frasco contenía 500 ml de agua colectada de la zona sin influencias en Alicura (A2) y filtrada por filtro de fibra de vidrio (Whatman GF/C), más la cantidad necesaria de nitrato de potasio (NO_3K) y fosfato ácido de potasio ($\text{PO}_4\text{H}_2\text{K}$) hasta completar la relación establecida y sin superar 5 veces la concentración presente en el embalse (Schelske, 1984). De esta manera, la concentración inicial en los frascos 10N/1P fue de $150 \mu\text{g N l}^{-1}$ y $15 \mu\text{g P l}^{-1}$, mientras que en los frascos 3N/1P fue de $60 \mu\text{g N l}^{-1}$ y $20 \mu\text{g P l}^{-1}$.

El inóculo algal de perifiton se obtuvo mediante el raspado de piedras de la zona costera (0,5 m de profundidad) en el sitio sin contaminar (A2) durante el mes de febrero de 1995. Al inicio de la experiencia, se determinaron en cada frasco pH y conductividad; se colocaron 5 ml de inóculo algal y tres muestreadores de perifiton (como los mencionados anteriormente, pág 24) por frasco. Los frascos se colocaron a 20 cm de una lámpara fluorescente (20 W) a temperatura constante ($20 \text{ }^\circ\text{C}$), con 12 horas de luz y 12 sin iluminación (condiciones de laboratorio).

A los veinte días se determinó nuevamente el pH, la conductividad y se tomó una alícuota para el análisis de las formas disueltas ($\text{NNO}_3 + \text{NNO}_2$, NNH_4 y PRS). Se extrajeron los muestreadores y se determinó la concentración de clorofila *a* en dos de ellos mientras que el tercero se conservó en formol 4 % para determinar la proporción relativa de los diferentes grupos algales. Los análisis de nutrientes, clorofila y proporciones algales se realizaron siguiendo la metodología descrita precedentemente (pág. 24).

Para probar diferencias significativas entre tratamientos se emplearon test de Mann-Whitney (Zar,

1999), con una confianza del 95 %, para las distintas variables registradas.

Resultados

Al final de la experiencia la conductividad fue de 46 y 47 $\mu\text{S cm}^{-1}$, en promedio, para la relación **10/1** y **3/1**, respectivamente, mientras que el pH fue aproximadamente el mismo en ambos tratamientos (7,33 en **10/1** y 7,36 en **3/1**, en promedio). Ambas variables no mostraron diferencias significativas entre tratamientos (Tabla 5).

En el tratamiento **10/1** la concentración de fósforo reactivo soluble al final de la experiencia fue $<1 \mu\text{g P l}^{-1}$, el amonio $1 \mu\text{g N l}^{-1}$ y la de nitratos más nitritos $6 \mu\text{g N l}^{-1}$; mientras que en los frascos **3/1** el PRS fue $<1 \mu\text{g P l}^{-1}$, el NNH_4 $1 \mu\text{g N l}^{-1}$ y los $\text{NNO}_3+\text{NNO}_2$ $<1 \mu\text{g N l}^{-1}$; en promedio para ambos casos (Fig. 6). Las diferencias entre tratamientos resultaron no significativas (Tabla 5). Con estos valores las relaciones originales de incubación 10N/1P y 3N/1P, resultaron alteradas hacia el final de la experiencia mostrando valores en promedio de 14 y 5,3, respectivamente.

La concentración de clorofila *a* de perifiton resultó levemente mayor en el tratamiento **3/1** (Fig. 6) que en el tratamiento **10/1**, pero las diferencias resultaron no significativas (Tabla 5). En ambos tratamientos la comunidad estuvo dominada por diatomeas (Fig. 6), siendo *Fragilaria vaucheria* la especie dominante en ambos casos. En **3/1** representaron el 73 % seguidas por las cianofitas (23,2 %, especie dominante, *Calothrix stellaris*, cianofita con heterocisto) y luego las clorofitas (3,8 %); mientras que en **10/1** las diatomeas tuvieron un 87,7 % de representación seguidas por las clorofitas (10,3 %, especie dominante, *Oedogonium* sp) y luego las cianofitas (2 %).

Tabla 5: Resultados de los test de Mann-Whitney (U) realizados a las variables registradas en la experiencia con distintas relaciones N/P (n.s.= no significativo, 95 % confianza).

Variable	U	P-2 colas exacto	Z	P-2 colas corregido	
Conductividad	3	0,7	-0,6547	0,5127	n.s.
pH	3	0,7	-0,6642	0,5066	n.s.
Clorofila a	2	1	0	1	n.s.
PRS	1	0,6667	-1	0,3173	n.s.
NNH_4	0,5	0,3333	-1,2247	0,2207	n.s.
$\text{NNO}_3+\text{NNO}_2$	0,5	0,3333	-1,2247	0,2207	n.s.

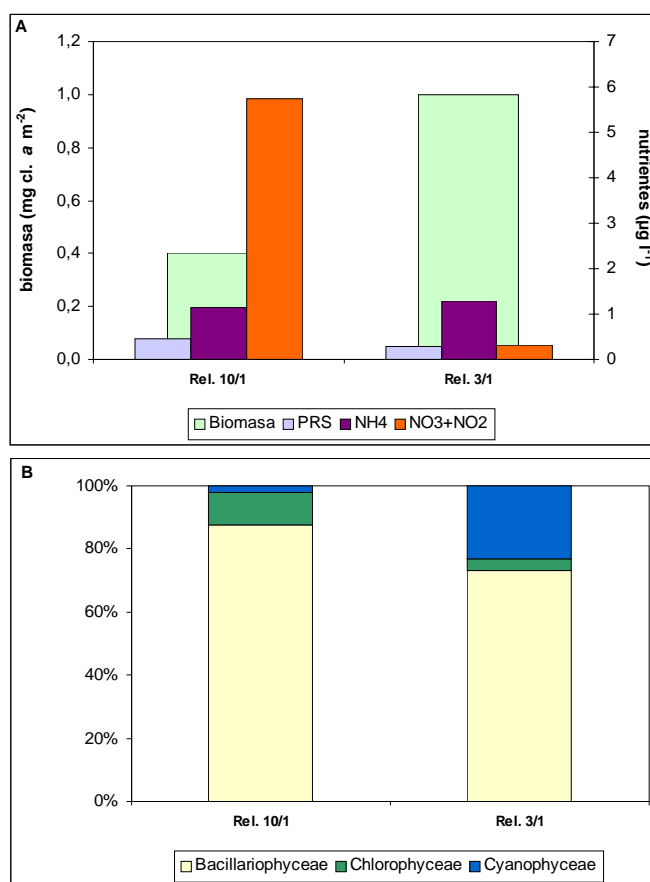


Figura 6: Resultados al final de la experiencia con distintas relaciones N/P con perifiton del embalse de Alicura. **A)** Concentraciones de nutrientes y biomasa de perifiton. **B)** Proporción relativa (en base a la densidad) de los distintos grupos algales.

Efecto de los alimentos de peces

Metodología

La experiencia consistió en la incubación de inóculo algal con agua del embalse y alimento de peces. Los alimentos que se emplearon fueron de la marca Ganave (**Alim.1**, 2,77 % en contenido de P) y Cargill (**Alim.2**, 1,48 % contenido de P). Los porcentajes de P son los especificados por el fabricante. El inóculo algal se obtuvo concentrando el raspado de piedras que contenían perifiton de la zona sin contaminar del embalse de Alicura (**A2**) durante el mes de octubre de 1994.

Se emplearon tres frascos con **Alim.1** y tres con **Alim.2**. Cada frasco contenía 500 ml de agua colectada de la zona sin contaminar en Alicura (**A2**) y filtrada por filtro de fibra de vidrio (Whatman GF/C), más la cantidad necesaria de alimento disuelto en agua destilada. La solución con alimento se preparó con el agregado de una masa conocida, y de manera que el **Alim.1** no superara una concentración inicial de 40 µg P l⁻¹. Dado que se empleó la misma cantidad de **Alim.2** la concentración inicial de P de esta solución resultó menor (≅ 21 µg P l⁻¹). Al inicio de la experiencia se determinó conductividad; se colocaron 10 ml de inóculo algal y tres muestreadores (como los mencionados anteriormente, pág 24) por frasco. Los frascos se colocaron a 20 cm de una lámpara fluorescente (20 W) a temperatura constante (20 °C), con 12 horas de luz y 12 sin iluminación (condiciones de laboratorio).

A los veinte días se determinó nuevamente la conductividad y se tomó una muestra de agua para el análisis de las formas disueltas (NNO₃+NNO₂, NNH₄ y PRS). Se extrajeron los muestreadores y se determinó la concentración de clorofila *a* en dos de ellos mientras que el tercero se conservó en formol 4 % para determinar la proporción relativa de los diferentes grupos algales. Los análisis de nutrientes, clorofila y proporciones algales se realizaron siguiendo la metodología descrita precedentemente (pág. 24).

Para probar diferencias significativas entre tratamientos se emplearon test de Mann-Whitney (Zar, 1999), con una confianza del 95 %, para las distintas variables registradas.

Resultados

La conductividad resultó similar entre los dos tratamientos al principio de la experiencia y prácticamente no varió hasta el término de la misma, arrojando valores de 39,3 y 40,5 µS cm⁻¹, en promedio, para **Alim.1** y **Alim.2** respectivamente, resultando no significativa la diferencia entre tratamientos (Tabla 6).

La concentración de PRS al final de la experiencia fue de 2 µg P l⁻¹, la de amonio 9 µg N l⁻¹ y la de nitratos más nitritos fue <1 µg N l⁻¹ (Fig. 7A)

Tabla 6: Resultados de los test de Mann-Whitney (U) realizados a las variables registradas en la experiencia con distintos alimentos de peces (n.s.= no significativo, 95 % confianza).

Variable	U	P-2 colas exacto	Z	P-2 colas corregido	
Conductividad	4	1	-0,2214	0,8248	n.s.
Clorofila a	0	0,3333	-1,633	0,1025	n.s.
PRS	0	1	-1	0,3173	n.s.
NNH ₄	0	1	-1	0,3173	n.s.
NNO ₃ +NNO ₂	0	1	-1	0,3173	n.s.

para el **Alim.1**. Para los frascos **Alim.2** la concentración de PRS fue de $1 \mu\text{g P l}^{-1}$, la de amonio $7 \mu\text{g N l}^{-1}$ y la de $\text{NNO}_3+\text{NNO}_2 < 1 \mu\text{g N l}^{-1}$ (Fig. 7A). Tanto la concentración de PRS como la de NNH_4 y la de $\text{NNO}_3+\text{NNO}_2$ no mostraron diferencias significativas entre tratamientos (Tabla 6). Las relaciones N/P mostraron valores de 4 para **Alim.1** y de 8 para **Alim.2**.

La biomasa de perifiton resultó levemente mayor en el tratamiento **Alim.1** que en el **Alim.2** (Fig. 7A), pero la diferencia no fue significativa (Tabla 6). En ambos tratamientos la comunidad estuvo dominada por diatomeas (Fig. 7B) pero con diferente proporción relativa para cada uno. En **Alim.1** las diatomeas tuvieron un 54,6 % de representación en base a la densidad (especie dominante, *Fragilaria vaucheria*), seguidas por las cianofitas (31,8 %) y las clorofitas (13,6 %). En **Alim.2** las diatomeas representaron el 84,2 % (especie dominante, *Synedra rumpens*) de la comunidad perifítica seguidas por las clorofitas (13,9 %) y las cianofitas (1,9 %).

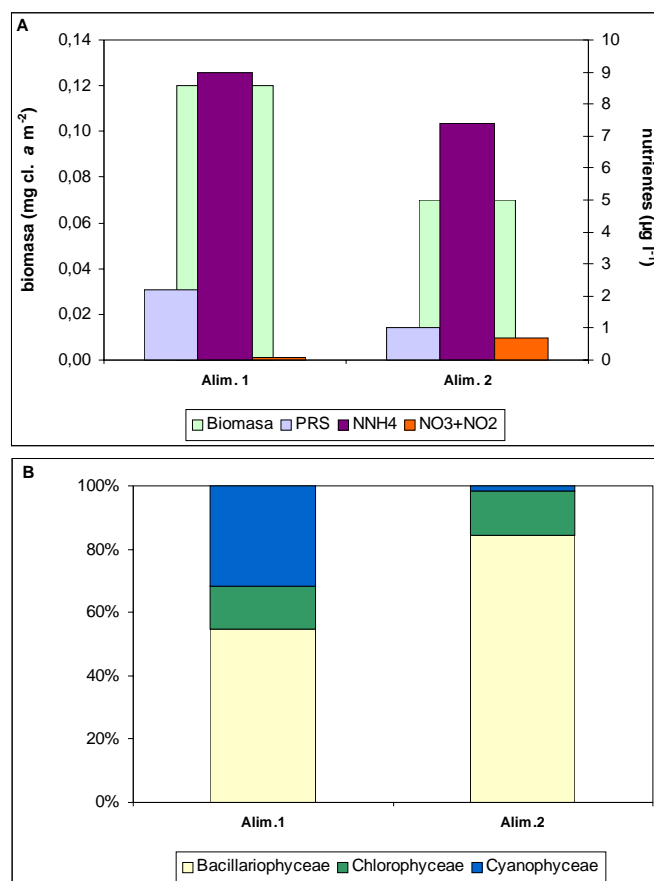


Figura 7: Resultados al final de la experiencia con distintos alimentos de peces con perifiton del embalse de Alicura. **A)** Concentraciones de nutrientes y biomasa de perifiton. **B)** Proporción relativa (en base a la densidad) de los distintos grupos algales.

Discusión

La biomasa del perifiton del embalse de Alicura resultó mayor, en general, en la zona de impacto de la piscicultura que en la zona libre de influencia. Dicho comportamiento se relaciona con el ingreso constante de nutrientes a través de la operación de alimentación de los peces y de las excretas de los mismos. Si bien las diferencias entre alimentos (*Experiencia con alimentos*) resultaron no significativas, al final del período de incubación (20 días) las concentraciones de nutrientes en los frascos eran detectables, por lo que se estima que los alimentos aún seguían liberándolos al medio. Diversos autores (Pettersson, 1988; Temporetti, 1998) han señalado la importancia de la liberación de nutrientes desde los alimentos de peces como fácilmente disponibles para el crecimiento algal. Como los alimentos difirieron en la relación N/P, esta relación condicionó diferentes comunidades perifíticas tal como se ve con los porcentajes por grupos algales, los cuales fueron distintos entre **Alim.1** y **Alim.2**. La relación N/P resultó menor para el ensayo con **Alim.1**, lo que condicionó un mayor porcentaje de cianofitas, mientras que en **Alim.2** la comunidad estuvo dominada ampliamente por diatomeas.

Las excretas de peces no fueron evaluadas directamente en este trabajo, pero se realizó un bioensayo con sedimentos obtenidos directamente debajo de las jaulas y con sedimentos de una zona libre de influencia de las pisciculturas (*Experiencia con sedimentos*). El sedimento proveniente de las jaulas de cría de peces está constituido por sedimento del embalse más los productos de desecho de los peces y el alimento no ingerido por los mismos. En este bioensayo se pudo observar que los sedimentos que están debajo de las jaulas constituyen un importante reservorio de nutrientes ya que en las incubaciones de laboratorio las concentraciones resultaron mayores para los sedimentos contaminados que para los sin contaminar (Fig. 4). Resultados similares fueron observados por Temporetti (1998) para sedimentos afectados por pisciculturas en diferentes ambientes patagónicos, por Diaz *et al.* (2001) para el embalse de Alicura y por Holby & Hall (1991) en países escandinavos. Los nutrientes liberados por el sedimento estuvieron biodisponibles para las algas, por lo que en el tratamiento con sedimentos contaminados las concentraciones de clorofila *a* de perifiton resultaron mayores (Fig. 4) que en el tratamiento con sedimentos sin contaminar. Las relaciones N/P resultaron distintas entre los dos tratamientos. En el tratamiento con sedimentos contaminados fue <1 , en consecuencia la comunidad estuvo dominada por cianofitas, mientras que en el tratamiento con sedimentos sin contaminar fue $\cong 4$ y la dominancia fue de clorofitas. De tal modo se puede concluir que en la zona de las jaulas de cría de peces se estarían favoreciendo condiciones (por la alimentación y tipo de alimento y por los residuos generados) para que las cianofitas resulten dominantes en la comunidad perifítica.

Según Tilman *et al.* (1986) cuando la relación N/P es baja (< 9 en masa) la dominancia del fitoplancton está dada por las cianofitas mientras que a relaciones mayores ocurre un reemplazo por diatomeas. Este patrón de cambio fue enunciado a partir de experiencias de laboratorio para la comunidad fitoplanctónica en lagos del Hemisferio Norte limitados por P y medianamente productivos (Tilman *et al.*, 1986). Si se combinan las experiencias de laboratorio llevadas a cabo en la realización del presente trabajo (Fig. 8) se puede observar un patrón de variación similar para la comunidad perifítica. La diferencia con el trabajo de Tilman *et al.* (1986) es

que el cambio en la dominancia entre cianofitas y diatomeas en el perifiton, se da a una relación N/P más baja ($\cong 4$ en masa) que la enunciada por estos autores. La relación N/P del embalse resultó menor a 4, excepto en octubre de 1994. De acuerdo a los resultados de las experiencias de laboratorio, la comunidad perifítica del embalse debería haber estado dominada por cianofitas, pero estuvo dominada por diatomeas. Una posible explicación a estos resultados estaría en la alta concentración de Si en el embalse a lo largo del año (valor medio = 5 mg

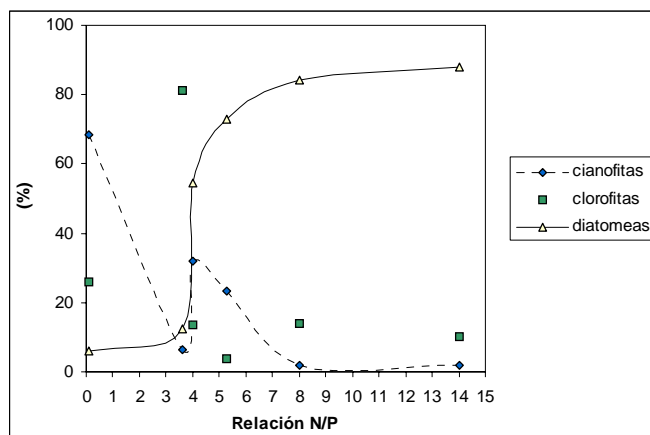


Figura 8: Porcentaje de los distintos grupos algales en las ensayos de laboratorio en base a las relaciones N/P al final de la experiencia.

$\text{SiO}_2 \text{ l}^{-1}$, F. Pedrozo, datos no publicados). Se ha sugerido que el Si es un factor de control de los desarrollos algales en lagos del Hemisferio Norte (Kilham, 1986; Hecky & Kilham, 1988). En el embalse de Alicura, debido a que las concentraciones de P fueron siempre bajas (incluso en la zona de la piscicultura), las relaciones Si/P fueron altas. Las diatomeas son más eficientes en la captación de P que las cianofitas (Kilham, 1986; Tilman *et al.*, 1986), por lo tanto tendrían una ventaja en su desarrollo en el embalse debido a que la relación N/P fue baja (< 4) y el Si no fue un factor limitante. En las experiencias de laboratorio, la relación Si/P calculada fue siempre alta (> 1000), mientras que en la experiencia con sedimentos contaminados la relación calculada fue baja (< 10), por lo cual el Si resultó paulatinamente el factor limitante para las diatomeas, situación que favoreció el desarrollo de las cianofitas. En el resto de los tratamientos, las diatomeas fueron dominantes cuando la relación N/P fue mayor que 4, debido a la alta relación Si/P. Sommer (1988) encontró que las diatomeas son dominantes en situaciones de competencia por P siempre que el Si no sea limitante.

Las concentraciones de los nutrientes disueltos y particulados no siempre resultaron menores en la zona sin influencias que en la zona de la piscicultura. La razón de que las concentraciones fueran menores en la zona de la piscicultura podría deberse a que las algas los emplearon en su desarrollo, por lo que no es posible detectarlos en el agua ya que forman parte de los organismos vivos. En la zona de la piscicultura se registraron mayores biomásas de perifiton que en la zona sin influencias de pisciculturas, por lo que en **A1** habría una mayor biodisponibilidad de nutrientes para el crecimiento algal. La clorofila *a* fue la única variable que mostró diferencias de importancia entre los dos sitios ($p < 0,05$). Por otra parte, los niveles de los nutrientes no cambiaron en la zona de la piscicultura, respecto de los valores históricos del embalse, por lo que no mostraron diferencias entre ambas zonas. Debido a que la tasa de residencia del agua es baja (0,38 año para todo el embalse, Hidronor, 1989), a que la actividad de cría intensiva de peces en jaulas es relativamente reciente en el embalse (la piscicultura comenzó a operar en 1991) y a que éste es un cuerpo de agua nuevo (su llenado se completó en 1986), las consecuencias de las pisciculturas aún no son evidentes en el embalse como un todo. Sin embargo, sí resultan visibles en la biomasa de perifiton, si se compara una zona influenciada y otra libre de influencia. Resultados similares, en los que los análisis químicos no mostraron diferencias entre sitios

contaminados y no contaminados mientras que la biomasa de perifiton sí resultó diferente, fueron encontrados por diversos autores tanto para acuicultura en agua dulce (Heinonen, 1984) como en el mar (Honkanen & Helminen, 2000).

Durante el muestreo de verano la biomasa de perifiton se estimó a través de los desarrollos algales presentes en las piedras del embalse. Este procedimiento no mostró los resultados esperados ya que las concentraciones de clorofila *a* registradas fueron muy bajas para una estación del año en la que se favorecen los procesos biológicos. La combinación entre las características que tienen las costas del embalse de Alicura y el régimen hídrico del mismo, podrían ser una causa para los bajos registros de biomasa perifítica. El embalse presenta fluctuaciones en su nivel debido a las necesidades de generación de energía eléctrica y a las variaciones típicas de un cuerpo de agua de acuerdo con el régimen hídrico. El lugar de donde se obtuvo la muestra de perifiton (aprox. 1 m de profundidad) quedaría comprendido dentro de la zona que está sometida a desecaciones debido a las variaciones del nivel de agua. Una situación similar fue observada en embalses de España por Toja & Casco (1991). Asimismo, Casco (1994) describe adaptaciones en las algas epilíticas de la zona litoral de un embalse Patagónico (embalse Ezequiel Ramos Mexía) como consecuencia de las variaciones periódicas en el nivel del agua y encuentra comunidades pobremente desarrolladas en los meses de verano. Además de las variaciones en la cota del embalse, este cuerpo de agua no presenta desarrollo de macrófitas en su zona litoral por lo que las costas son menos estables. Esta inestabilidad hace que el suelo sea removido y erosionado por la acción del viento, lo que genera sólidos en suspensión en toda la franja costera (Holopainen & Huttunen, 1992). Cuando la acción del viento es intensa esta “mancha” produce dos efectos sobre el medio acuático: disminuye la penetración de la luz y posee un efecto abrasivo sobre las comunidades que se desarrollan sobre un sustrato (Biggs & Close, 1989; Horner & Welch, 1981). Las dos situaciones controlarían el desarrollo de la comunidad perifítica por lo que las acumulaciones algales sobre las piedras son escasas. Con estas consideraciones podría concluirse que para el muestreo de la comunidad perifítica en el embalse de Alicura es más aplicable la incubación de sustratos artificiales que la recolección del material adherido a piedras.

Se puede concluir entonces que la comunidad perifítica responde rápidamente al impacto producido por la cría intensiva de peces en jaulas debido a la alta biodisponibilidad de los nutrientes y además es capaz de detectar el impacto producido por esta actividad aún en las primeras etapas de contaminación.

Capítulo 2

Capítulo 2

DESARROLLOS DE PERIFITON EN UN LAGO EN RELACIÓN CON LOS FACTORES QUE OPERAN A NIVEL DE LA CUENCA (LAGO NAHUEL HUAPI)²

Introducción

Las características primarias de una cuenca son el clima, la geología y el uso de la tierra (Brylinsky & Mann, 1973), variables estas que actúan sobre áreas relativamente grandes ($> 1 \text{ km}^2$) y por períodos prolongados de tiempo (> 1 año). Una de las principales influencias de la geología sobre los ecosistemas lóticos es la meteorización y el lixiviado de las rocas y la consecuente disolución de compuestos químicos incluyendo nutrientes esenciales para el crecimiento de las plantas. Las características secundarias de una cuenca están condicionadas por las primarias e incluyen, entre otras, el régimen hidráulico, el control de los ciclos del transporte de nutrientes y la forma del cauce en los ríos (Biggs & Gerbeaux, 1993). Son importantes a menor escala ($< 1 \text{ Km}^2$) y afectan los procesos bióticos locales que ocurren en períodos menores que un año (Biggs & Gerbeaux, 1993).

Biggs & Gerbeaux (1993) compararon la importancia relativa de las características de la cuenca (geología y uso de la tierra) y de los microhábitat (velocidad del agua) como controladores de los desarrollos de perifiton en un río de Nueva Zelanda. Los factores a escala de la cuenca resultaron determinantes de la producción promedio a largo plazo (> 1 año), mientras que la velocidad de corriente determinó las dinámicas de la biomasa a corto tiempo (mensualmente).

Leland (1995) estudió la distribución del perifiton en una cuenca en Estados Unidos (Río Yakima, Washington) en relación con la geología, el uso de la tierra y otras variables ambientales (química del agua, características del hábitat). En una parte de la cuenca (Cascade Province), la geología (tipo de roca) fue el factor más importante que afectó la composición del perifiton pero no su biomasa, mientras que el uso de la tierra (forestaciones y pasturas) tuvo menor importancia sobre ambas. En la otra parte de la cuenca (Columbia Plateau Province), la composición y biomasa del perifiton estuvieron más afectadas por el uso de la tierra (agricultura intensiva con irrigación) que por la geología de la misma.

Según Loeb *et al.* (1983) la zona litoral de un lago actúa como interfase entre la cuenca y el cuerpo principal del lago y por lo tanto es sensible a las influencias que recibe de cualquiera de estas dos zonas. Por esta razón, el perifiton está expuesto a mayor cantidad de disturbios que otras comunidades del cuerpo de agua, ya que la acción de las olas, los cambios que se producen en el entorno (entrada de nutrientes) y los cambios de temperatura son más marcados en la zona litoral que en la limnética. En tal sentido, han sido relacionados los

² Partes de este capítulo han sido publicadas en los siguientes trabajos:

-Baffico, G. D. 2000. Periphyton community of Nahuel Huapi Lake (Patagonia, Argentina) related to environmental factors. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 27: 211-215.

-Baffico, G. D. 2001. Variations of periphytic community structure and dynamics in Lake Nahuel Huapi (Patagonia, Argentina). *Hydrobiologia*, 455: 79-85.

usos de la tierra en la cuenca del lago Tahoe (USA) con los desarrollos de perifiton en sus costas (Loeb, 1986) en la medida que aumentan la biodisponibilidad de nutrientes para esta comunidad (Reuter *et al.*, 1986).

En el lago Nahuel Huapi se verifican y/o superponen múltiples situaciones, por ejemplo:

- fuerte gradiente oeste - este (precipitaciones, vegetación y suelo)
- áreas que reciben contaminantes y áreas libres de contaminación
- sitios con escasa o fuerte exposición a los vientos
- zonas con categoría de máxima conservación (Parque Nacional Nahuel Huapi) y zonas fuera de esta categoría.

Esta diversidad de situaciones lo convierte en un cuerpo de agua de interés en el cual estudiar los desarrollos de perifiton en relación con características de la cuenca.

Objetivo

Caracterizar los desarrollos de perifiton en el lago en relación con la contaminación producida por la ciudad y evaluar la influencia del oleaje como factor de control del perifiton.

Area de estudio

El lago Nahuel Huapi (40°50'S; 71°30'O) está ubicado en la región andino-patagónica y es cabecera de una importante cuenca hídrica cuyas aguas desaguan al Océano Atlántico. Es un lago sumamente ramificado que presenta siete brazos y gran irregularidad en sus costas. De gran superficie (557 Km²) y profundidad (Z_{\max} 464 m), cuenta con un solo emisario: el Río Limay. Su origen es glacial, formado por endicamiento de una gran morena frontal (Cordini, 1950) y se asienta en una cuenca dominada principalmente por rocas cristalino-igneas, volcánicas y plutónicas. Su estado es oligotrófico (Pedrozo *et al.*, 1993b) y está situado dentro del Parque Nacional Nahuel Huapi, por lo que la cuenca no presenta actividades industriales ni agrícolas, siendo el turismo la mayor actividad en la región (Pedrozo & Vigliano, 1995).

La vegetación en la zona occidental de la cuenca (Puerto Blest) está compuesta por una zona de bosques o selva dominada por coihues (*Nothofagus dombeyii*) con otras especies acompañantes (Brion *et al.*, 1988), mientras que hacia el centro de la cuenca se da una zona de ecotono con bosques de coihues y ciprés (*Austrocedrus chilensis*) y en el sotobosque predomina la caña colihue (*Chusquea culeou*) formando un estrato de 3 a 4 m de altura (Mermoz & Martín, 1986). Hacia la parte oriental, la vegetación dominante es la típica de la estepa patagónica siendo las especies dominantes el coirón (*Festuca pallenscens*) y el neneo (*Mulinum spinosum*).

El gradiente de precipitaciones en la cuenca va desde los 3.000 mm promedio en la zona de Puerto Blest (Brion *et al.*, 1988) a los 500 mm en la zona oriental. La precipitación media en el período 1941-1975, medida en la Estación Bariloche del Servicio Meteorológico Nacional, fue de 949,2 mm anuales. La temperatura máxima media del aire, en el mismo período, fue de 21,1 °C (enero-febrero), la temperatura mínima media fue

de $-0,1\text{ }^{\circ}\text{C}$ (septiembre) y la temperatura media anual de $8\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Alcalde *et al.*, 1994).

El 85 % de los días del año son ventosos, siendo la dirección dominante del cuadrante oeste-noroeste.

En la costa sur del lago se encuentra la ciudad de San Carlos de Bariloche (80.000 habitantes, censo 1991) y es esta costa la que presenta desarrollos periféricos importantes, en especial durante los meses de verano.

El aporte de nutrientes desde la cuenca

Metodología

La carga total de nutrientes aportada al lago se calculó a partir de la estimación de las cargas relativas de precipitación (C_P), afluentes (C_A), descargas urbanas (C_D) y escorrentía (C_E).

$$C_T = C_P + C_A + C_D + C_E$$

donde:

C_T es la carga total

Debido a la falta de información básica de, por ejemplo, caudales y concentraciones de nutrientes de diferentes tributarios en la cuenca del Lago Nahuel Huapi, la estimación de las cargas constituye una primera aproximación a la importancia relativa de las mismas.

Para la determinación de los aportes de nutrientes por deposición atmosférica (C_P), se emplearon los datos de precipitaciones (mm de lluvia caída) y concentraciones de nutrientes obtenidos en el estudio "Evaluación y vigilancia de la calidad del agua del lago Nahuel Huapi - II Etapa" (Convenio Departamento Provincial de Aguas, Río Negro; Autoridad Interjurisdiccional de las Cuencas de los Ríos Limay, Neuquén y Negro; y la Universidad Nacional del Comahue) llevado a cabo durante 1996 y 1997. Basándose en las concentraciones de nitrógeno total (NT) y fósforo total (PT) en el agua de lluvia colectada en diferentes sitios (Puerto Pañuelo, zona I; Barrio Casa de Piedra, zona II; Universidad, zona III y Río Limay, zona IV), se calculó el aporte anual de

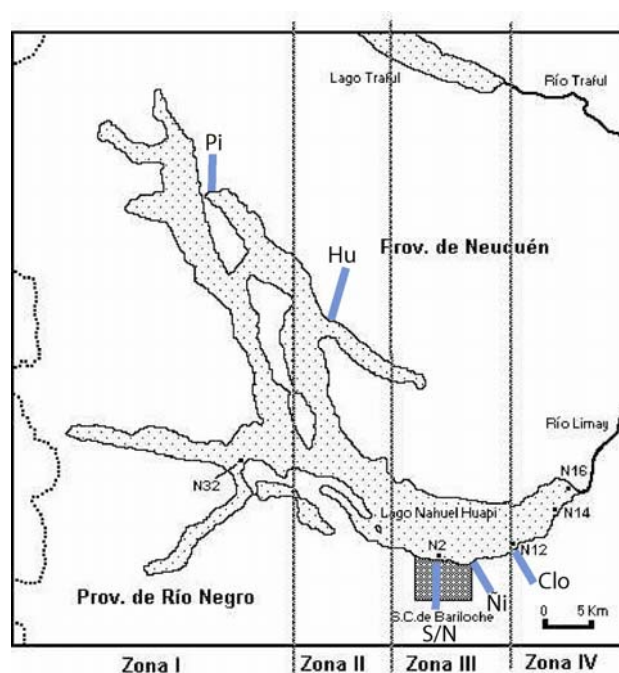


Figura 1: Lago Nahuel Huapi mostrando las zonas en las que se lo dividió para el cálculo de las cargas atmosféricas. Pi = Arroyo Piedritas; Hu = Río Huemul; S/N = Arroyo Sin Nombre; Ni = Arroyo Ñireco; Clo = descarga cloacal.

dichos nutrientes al lago Nahuel Huapi. Para tal fin se midió la superficie total del lago en base a carta topohidrográfica (Escala 1:100.000) y también se midieron las superficies parciales de las cuatro zonas en que se lo dividió (Fig. 1). La decisión de subdividir la superficie del lago en distintas zonas, se debió a que existe un marcado gradiente de precipitaciones oeste-este en la región y que la concentración de nutrientes en el agua de lluvia mostró diferencia entre los sitios de muestreo. Debido a estas consideraciones, se calculó la carga anual de nutrientes al lago como la sumatoria de las cargas en cada zona (la cual se calculó como la concentración registrada en la zona por la superficie de la misma).

$$C_P = \sum (C_{z_i} \cdot S_{z_i})$$

donde:

C_{z_i} es la concentración anual en la precipitación de la zona i

S_{z_i} es la superficie de la zona i

Las cargas provenientes de los afluentes al lago (C_A) y de las descargas urbanas (C_D) fueron calculadas a partir de la información proveniente del estudio "Evaluación y vigilancia de la calidad del agua del lago Nahuel Huapi - I Etapa". Los cálculos de afluentes (C_A) se realizaron multiplicando la concentración promedio anual de PT medida por los caudales anuales medios a lo largo del año para los ríos Huemul, Ñireco, Piedritas y Sin Nombre (4 de los afluentes al lago Nahuel Huapi de los que se tenía información respecto de estas variables). El arroyo Sin Nombre (Fig. 1) se ubica en el centro de San Carlos de Bariloche y recibe descargas (pluviales y cloacales) puntuales y difusas a lo largo de su recorrido, lo que lo constituyen en un afluente contaminado. Por su parte, el río Huemul es un afluente sin contaminar, mientras que parte de los recorridos de los arroyos Piedritas y Ñireco transcurren sobre desarrollos urbanos (Villa La Angostura y Bariloche, respectivamente; Fig. 1), por lo que se los consideró contaminados. Para evaluar otros afluentes al lago de los que no se contó con información, se consideró que el conjunto de todos ellos tenían un caudal similar al del río Limay (efluente del lago) y no presentaban contaminación. En consecuencia, su aporte se calculó como la concentración del río Huemul (sin contaminar) multiplicada por el caudal anual medio histórico del río Limay, descontando los caudales de los 4 afluentes antes mencionados.

El aporte de las descargas urbanas (C_D) se calculó como el ingreso por la descarga cloacal más el ingreso por otras descargas. En el primero de los casos se multiplicó la concentración promedio anual de PT medida en la descarga (Fig. 1) por el volumen anual descargado. En el ítem otras descargas, los cálculos se realizaron como el porcentaje de población no conectado a la red cloacal (70 %) por la tasa de aporte por habitante (2 g P día^{-1} , Golterman & Kouwe, 1980).

La carga de nutrientes por escorrentía urbana al lago (C_E) se estimó como la superficie urbana por el coeficiente de exportación para áreas urbanas ($0,03 \text{ g P m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, Rast & Lee, 1983). Se realizaron transectas de conductividad en la zona costera del lago en los sitios N2, N12, N14, N16 y N32 (Fig. 1), de manera de tener una idea de las variaciones en esta variable como consecuencia del ingreso difuso de contaminantes. La

Tabla 1: Superficie calculada, cantidad de lluvia registrada, concentraciones medias de nutrientes en el agua colectada y cargas anuales por precipitación en el lago Nahuel Huapi.

Sitio (zona)	Superficie	Vol. colectado	PT	NT	PT	NT	PT	NT
	(Km ²)	(mm año ⁻¹)	(µg P l ⁻¹)	(µg N l ⁻¹)	(mgP m ⁻² año)	(mgN m ⁻² año)	(TonP año ⁻¹)	(TonN año ⁻¹)
Pto. Pañuelo (I)	322,09	1997,9	133,6	376,1	75,56	455,61	24,34	146,75
Casa de Piedra (II)	93,3	1358,2	111,4	339,2	48,71	221,83	4,54	20,7
UNC (III)	94,68	1204,2	113,1	529,6	60,46	351,96	5,72	33,32
Río Limay (IV)	28,69	709,7	143,6	257,4	33,91	118,78	0,97	3,41
Total	538,76						35,58	204,18

conductividad fue registrada en el agua superficial por medio de un conductímetro (Orion 135) a intervalos de 1 m partiendo desde la costa hacia el lago (largo de la transecta, 5 m).

Resultados

Precipitación: Los resultados de las superficies parciales calculadas, la lluvia registrada, la concentración media de nutrientes en el agua colectada, las concentraciones de nutrientes registradas en una base anual y las cargas anuales estimadas en cada zona se pueden observar en la Tabla 1. De acuerdo a las concentraciones de PT y NT por unidad de superficie, se aprecia un marcado gradiente que corresponde con el de precipitaciones, siendo las mayores en Pto. Pañuelo y las menores en Río Limay. Merece ser destacada la influencia que ejerce la ciudad de San Carlos de Bariloche, ya que la estación UNC registró una concentración mayor que lo que se podría suponer del gradiente anteriormente mencionado. Probablemente, la generación de polvo atmosférico, y la emisión de residuos de combustión (humo, vehículos y quema de leña) por parte de la ciudad, hagan que aumenten las concentraciones de nutrientes en la lluvia caída. En el resto de las estaciones no ocurriría este tipo de influencia ya que se encuentran más lejos de la urbanización de Bariloche y por lo tanto están en condiciones más prístinas.

De acuerdo a los cálculos realizados, la carga anual al lago Nahuel Huapi a través de las precipitaciones es de: 35,6 Ton año⁻¹ para el fósforo total y 204,2 Ton año⁻¹ para el nitrógeno total.

Afluentes, descargas y escorrentía: Los resultados de los cálculos de las cargas que ingresan por estas vías se pueden observar en la Tabla 2, en donde se incluye la carga por deposición atmosférica, a los efectos de visualizar el balance final. En la Fig. 2 se puede ver el porcentaje que representa cada una de las vías consideradas, donde se desprende que más del 50 % de los aportes de PT al lago Nahuel Huapi, provienen de la actividad humana (Sin Nombre +

Tabla 2: Cargas anuales de PT al lago Nahuel Huapi a través de las distintas fuentes de ingreso.

Ingresos	Carga (Ton P año ⁻¹)
<u>Escorrentía</u>	
Urbana	6,63
<u>Afluentes</u>	
Río Huemul	0,40
Arroyo Ñireco	1,78
Arroyo Piedritas	0,25
Arroyo Sin Nombre	36,42
Otros ríos	50,22
<u>Descargas</u>	
Cloacal	29,83
Otras descargas	41,46
<u>Deposición atmosférica</u>	35,58
Total	202,56

otras descargas + cloaca + escorr. urbana).

Los perfiles de conductividad realizados en la costa del lago se pueden observar en la Fig. 3, registrándose una marcada variación en los sitios N2 y N14, mientras que los restantes sitios oscilaron alrededor de $30 \mu\text{S cm}^{-1}$, que es un valor histórico para el lago Nahuel Huapi (Pedrozo *et al.*, 1993b). La variación en los primeros dos sitios estaría explicada por la influencia urbana que reciben, siendo mayor en N2 (por encontrarse próximo a la desembocadura del arroyo Sin Nombre) que en N14 (urbanización de Dina Huapi).

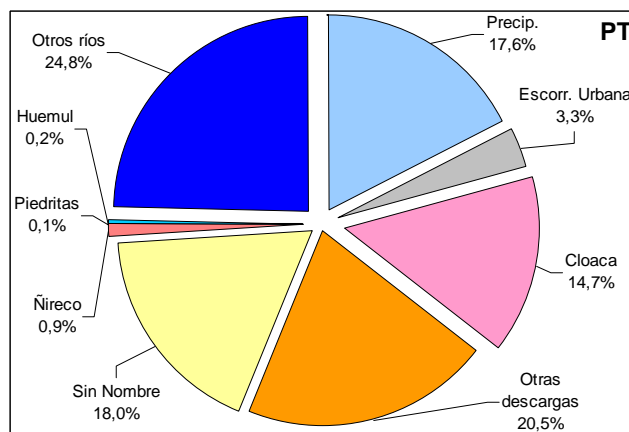


Figura 2: Aporte porcentual de las distintas fuentes de ingreso de PT al lago Nahuel Huapi.

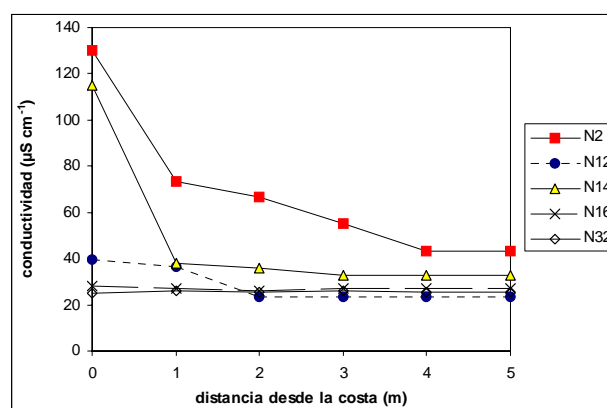


Figura 3: Perfiles de conductividad en distintos sitios costeros del lago Nahuel Huapi de los que se extrajeron muestras de la comunidad periférica. Los sitios corresponden a los mostrados en Fig. 1.

Desarrollos de perifiton en distintos sectores del lago

Metodología

Para estudiar los efectos de las descargas urbanas sobre los desarrollos de perifiton, el programa de muestreos se dividió en dos etapas de un año cada una. Durante el primer año de toma de datos (desde abril de 1994 hasta marzo de 1995), se seleccionaron seis sitios de muestreo, de los cuales tres fueron relevados mensualmente (N2, N5 y N7) y tres (N1, N6 y N14) se relevaron con una frecuencia semanal durante el verano (desde el 6 de enero de 1995 al 12 de abril de 1995). Los sitios N2 y N5 fueron considerados como contaminados mientras que el sitio N7 como sitio de referencia libre de contaminación (Pedrozo *et al.*, 1997). En la Fig. 4 se muestra la posición de los mismos en el lago Nahuel Huapi y en la Tabla 3 se da una breve descripción de ellos.

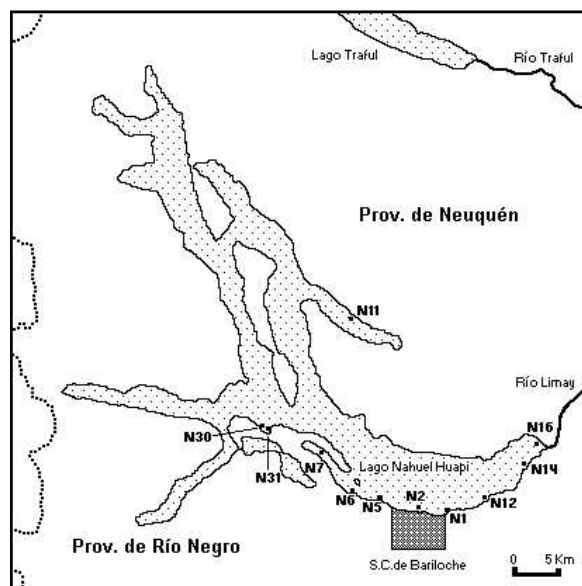


Figura 4: Ubicación de los sitios de muestreo en el lago Nahuel Huapi.

Durante el segundo año de toma de datos (desde mayo de 1995 hasta abril de 1996), se seleccionaron nueve sitios de muestreo, de los cuales tres fueron relevados con una frecuencia mensual (N12, N30 y N31), mientras que los seis restantes (N1, N2, N6, N7, N11 y N16) fueron muestreados trimestralmente (Fig. 4 y Tabla 3). Los muestreos trimestrales se realizaron en junio, setiembre y noviembre de 1995 y febrero de 1996.

En el primer año de muestreo se colectaron muestras de perifiton en los sitios seleccionados, mientras

Tabla 3: Descripción de la situación de los sitios de muestreo seleccionados en el lago Nahuel Huapi. Frecuencia de muestreo: m=mensual, s=semanal verano y t=trimestral.

Abrev.	Sitio	Situación	Muestreado (Año/frecuencia)
N1	Desembocadura Arr. Ñireco	El arroyo recibe descargas urbanas y escorrentía en su paso por la ciudad. Fuerte exposición al viento.	1995/s; 1996/t
N2	Centro Cívico	Zona desembocadura Arr. Sin Nombre. Colecta desagües en su paso por la ciudad. Mediana exposición al viento.	1995/m; 1996/t
N5	Barrio Melipal	Descargas difusas de la urbanización circundante. Mediana exposición al viento.	1995/m
N6	Playa Bonita	Descargas difusas de la urbanización circundante. Poca exposición al viento.	1995/s; 1996/t
N7	Brazo Campanario	Escaso impacto debido a poca urbanización circundante. Poca exposición al viento.	1995/m; 1996/t
N11	Brazo Huemul	Sin influencia. Mediana exposición al viento.	1996/t
N12	Zona INTA	Descargas del sistema colector cloacal de la ciudad. Fuerte exposición al viento.	1996/m
N14	Dina Huapi	Descargas difusas de la urbanización circundante. Mediana exposición al viento.	1995/s
N16	Naciente Río Limay	Zona posiblemente con nula o escasa influencia. Mediana exposición al viento.	1996/t
N30	Villa Golf	Posiblemente fertilizantes de las canchas de golf. Mediana exposición al viento.	1996/m
N31	Puerto Pañuelo	Influencia de las instalaciones del puerto y los barcos. Poca exposición al viento.	1996/m

que en el segundo año se colectaron, además, muestras de agua (para análisis de nutrientes disueltos y particulados) y se realizaron mediciones de temperatura, pH, conductividad y oxígeno disuelto (OD). El perifiton se obtuvo raspando por medio de cepillo el material adherido a piedras en la zona costera (0,5 m de profundidad). Del raspado resultante se separó una alícuota para estimar la biomasa y otra para realizar los recuentos algales. La primera alícuota se filtró por filtros de fibra de vidrio (Whatman GF/C) y se conservó en freezer hasta su posterior análisis, mientras que la segunda se conservó con lugol-acético. La muestra de agua para el análisis de nutrientes disueltos (nitratos más nitritos, amonio y fósforo reactivo soluble) se filtró previamente por filtros de membrana (poro de 0,45 µm) y posteriormente se conservó en frío y oscuridad hasta su análisis. Los nutrientes totales (nitrógeno y fósforo) se determinaron directamente de la muestra de agua. Para todas las determinaciones se siguió la metodología descrita en el capítulo 1 (pág. 24).

La superficie de raspado (siempre mayor a 30 cm²) se calculó pesando una lámina de papel aluminio con la superficie incógnita y se la relacionó con otra de peso y superficie conocida (Biggs & Close, 1989). La biomasa perifítica se estimó por la concentración de clorofila *a* (acetona 90 % y espectrofotometría; APHA, 1985) con corrección por feopigmentos. La densidad del perifiton se evaluó por recuento de células bajo microscopio invertido (método de Utermöhl). Para cada muestra, se contó un mínimo de 100 células del taxón dominante y se enumeraron por lo menos 200 células en total.

Con las muestras de perifiton obtenidas en el segundo año de muestreos, se realizaron preparados permanentes para la determinación de diatomeas. Las muestras previamente fueron limpiadas siguiendo las recomendaciones de Patrick & Reimer (1966) y posteriormente se montaron con bálsamo de Canadá sobre portaobjetos. Las determinaciones de las distintas especies algales se realizaron bajo microscopio (×1250) según Geitler (1932), Desikachary (1959), Patrick & Reimer (1966 y 1975), Bourrelly (1972) y Germain (1981).

Se calculó la diversidad específica de cada muestra, tanto para los muestreos mensuales como para los trimestrales, empleando la ecuación de diversidad de Shannon-Weaver:

$$H = - \sum_{i=1}^S \frac{n_i}{N} \cdot \log_2 \frac{n_i}{N}$$

donde:

n_i es la cantidad de células de la especie i presentes en la muestra

N es la cantidad total de células en la muestra

S es el número total de especies de la muestra

La equitabilidad de cada muestra se calculó por medio de la siguiente ecuación:

$$E = \frac{H}{\log_2 S}$$

donde:

H es la diversidad de la muestra

S es el número total de especies de la muestra

Con los datos obtenidos se realizaron test de Friedman (Zar, 1999); con una confianza del 95 %.

Resultados

Primera etapa

Biomasa de perifiton

La biomasa de perifiton en los sitios N2, N5 y N7 (sitios de calidad de agua) mostró diferentes patrones de variación anual en cada uno de ellos (Fig. 5). En N2 se registraron máximos en otoño (mayo), primavera (octubre) y verano (febrero). En N5 los máximos estuvieron presentes durante el otoño (mayo) y la primavera (setiembre); mientras que para N7 los valores más altos de biomasa se registraron en otoño (mayo) y en verano (enero - febrero). Las concentraciones de clorofila *a* perifítica resultaron mayores en N2 que en N5 (excepto en agosto y setiembre), mientras que N7 arrojó valores siempre menores a los de los sitios anteriores. Las diferencias observadas resultaron significativas (Tabla II, Anexos, pág. 98).

En el muestreo realizado durante el verano de 1995, el sitio N1 mostró máximos de clorofila *a* en la mitad y a fines del verano (Fig. 6). El sitio N6 presentó sus mayores valores a mitad del verano y al principio del otoño, mientras que el sitio N14 alcanzó un máximo a mitad del verano y otro a principios del otoño. Los valores de biomasa resultaron similares entre los tres sitios (N1, N6 y N14). Las diferencias entre sitios resultaron no significativas (Tabla II, Anexos, pág. 98).

Densidad algal de perifiton

La densidad perifítica varió entre $7,27 \times 10^3$ y $7,23 \times 10^6$ cél.cm⁻² (Fig. 7). Los máximos en el

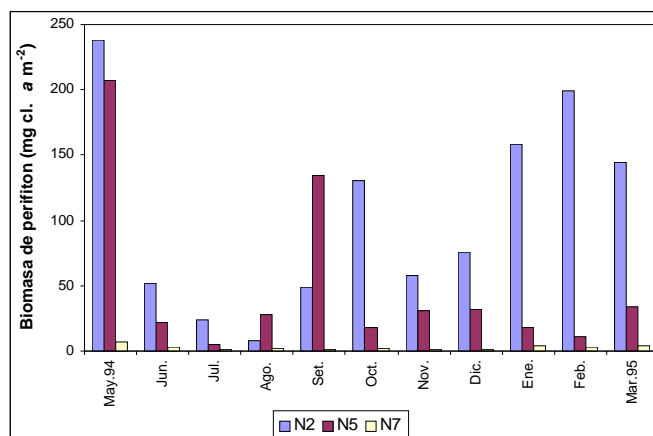


Figura 5: Biomasa de perifiton en el lago Nahuel Huapi durante el primer año de muestreo.

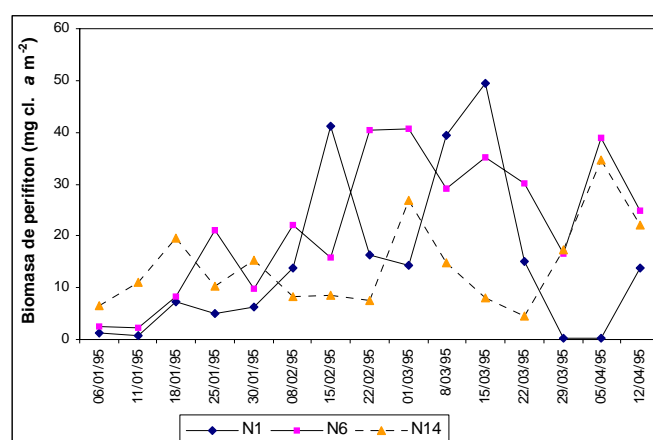


Figura 6: Biomasa de perifiton en el lago Nahuel Huapi durante el verano de 1995.

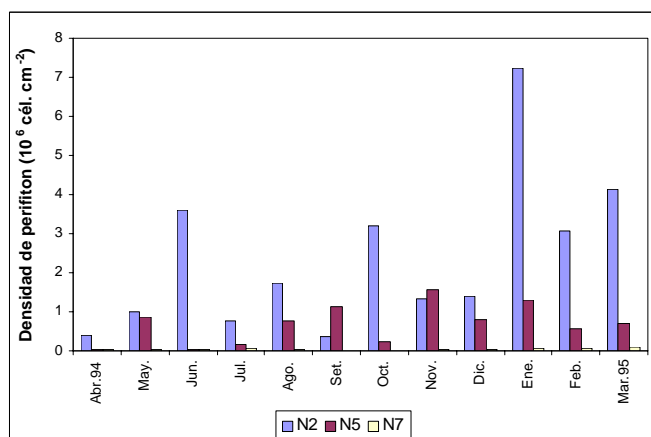


Figura 7: Densidad de perifiton en el lago Nahuel Huapi durante el primer año de muestreo.

número de células se registraron en el mes de enero en N2 ($7,23 \times 10^6$ cél.cm⁻²), en el mes de noviembre en N5 ($1,58 \times 10^6$ cél.cm⁻²) y en el mes de marzo en N7 ($1,1 \times 10^5$ cél.cm⁻²). Los mínimos valores que alcanzó dicha variable fueron $3,6 \times 10^5$ cél.cm⁻² (setiembre), $3,5 \times 10^4$ cél.cm⁻² (abril) y $7,2 \times 10^3$ cél.cm⁻² (octubre), respectivamente. En el sitio N2 los valores de densidad mostraron fluctuaciones marcadas mes a mes, en N5 las variaciones fueron menores y en N7 lo hicieron en un rango estrecho. Los valores que mostró la densidad perifítica resultaron, a lo largo del período de estudio, mayores en los lugares más afectados por las descargas urbanas (N2 y N5). La diferencia observada entre sitios resultó significativa (Tabla II, Anexos, pág. 98).

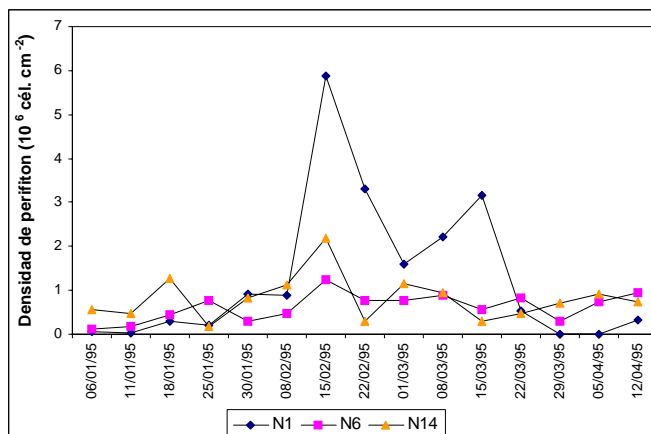


Figura 8: Densidad de perifiton en el lago Nahuel Huapi durante el verano de 1995.

Para el muestreo realizado en el verano, los valores de densidad variaron entre 5×10^3 y $5,9 \times 10^6$ cél.cm⁻² en N1; $1,3 \times 10^5$ y $1,2 \times 10^6$ cél.cm⁻² en N6 y $1,7 \times 10^5$ y $2,2 \times 10^6$ cél.cm⁻² en N14 (Fig. 8). La diferencia resultó no significativa entre sitios de muestreo (Tabla II, Anexos, pág. 98).

Representación algal por grupos

La estructura de la comunidad en N2 mostró dominancia de diatomeas que aportaron entre el 24,9 y el 85,7 % de la densidad total durante el período de estudio (Fig. 9). El aporte de las clorofitas (principalmente filamentosas) fue importante en distintos períodos: abril (58,8 %), agosto (75,1 %) y diciembre (58,2 %). Las cianofitas registraron máximos al mes siguiente que las clorofitas: mayo (41,7 %), octubre (40 %) y enero (32,8 %). Durante los meses de agosto y setiembre no se registraron cianofitas.

En N5 las diatomeas también fueron dominantes durante la mayor parte del año, mostrando aportes a la densidad entre el 7,3 y el 84,2 % del total (Fig. 9). Las clorofitas reemplazaron en abundancia a las diatomeas durante agosto (89,4 %) y noviembre (70,3 %). Las cianofitas presentaron dos máximos durante el año: abril (61,6 %) y febrero (60,4 %).

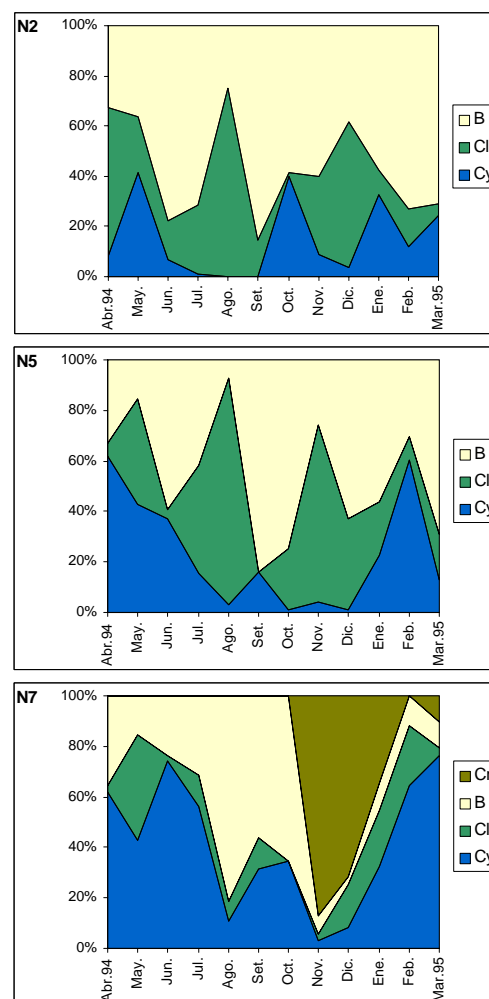


Figura 9: Proporción relativa (en base a la densidad) de los principales grupos algales presentes en el lago Nahuel Huapi durante el primer año de muestreo. Cr=Chrysophyceae, B=Bacillariophyceae, Cl=Chlorophyceae y Cy=Cyanophyceae.

En N7 la cianofitas fueron dominantes desde abril (62 %) a julio (56,3 %) (Fig. 9). A partir de agosto la comunidad estuvo dominada por diatomeas (81,5 %) hasta octubre (65,7 %) y luego ocurrió un reemplazo por crisofitas, que alcanzaron un aporte máximo a la densidad en noviembre (86,9 %). Durante el verano (enero - marzo) las cianofitas reemplazaron a las crisofitas, representando entre el 32,6 y el 76,3 % de la densidad total.

En la Fig. 10 se muestran los porcentajes de cada grupo algal para los sitios N1, N6 y N14 a lo largo del verano. En N1 se observó la dominancia de diatomeas durante enero (entre 26,1 y 66,6 % del total), las que fueron reemplazadas por las cianofitas en febrero (entre 49,8 y 71,1 %) y ambos grupos codominaron en marzo. Las clorofitas tuvieron poca representación durante este período. En N6 las clorofitas fueron dominantes durante enero y hasta mediados de febrero (entre 19,4 % y 67,5 %) para luego ser reemplazadas por una codominancia entre cianofitas y diatomeas. En N14 ocurrió una codominancia entre diatomeas y clorofitas durante el mes de enero, mientras que las cianofitas fueron dominantes desde fines de enero hasta mediados de abril (47,5 y 87,7 %, respectivamente). Hubo una tendencia en los tres sitios de muestreo a disminuir el porcentaje de clorofitas a medida que avanzó el verano, siendo esta situación más evidente en N14 y N1 que en N6. En N14 hubo tendencia al aumento de las cianofitas, mientras que en N1 aumentaron las diatomeas a medida que transcurrió el verano. Por otra parte, la representación algal en N6 estuvo compartida entre diatomeas y cianofitas.

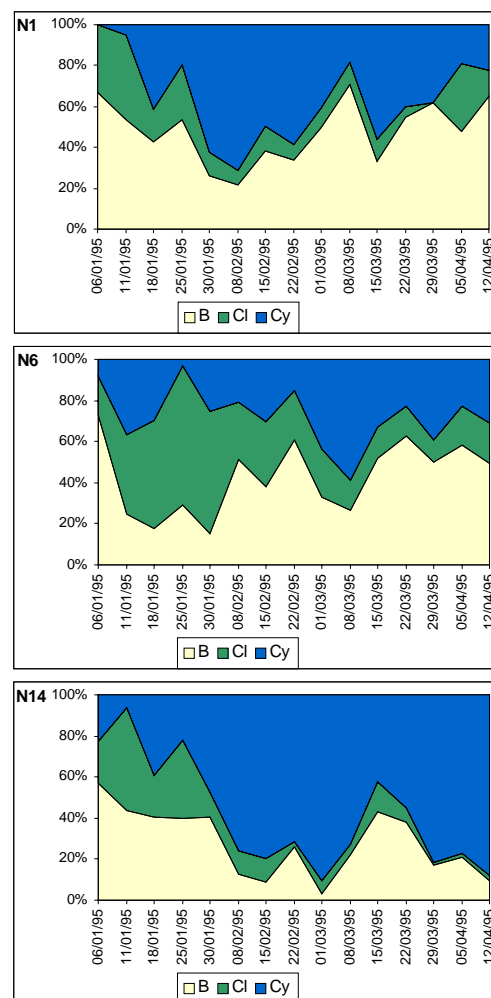


Figura 10: Proporción relativa (en base a la densidad) de los grupos algales presentes en el lago Nahuel Huapi durante el verano de 1995. B=Bacillariophyceae, Cl=Chlorophyceae y Cy=Cyanophyceae.

Segunda etapa

Los resultados de las variables registradas y de los análisis de nutrientes se pueden apreciar en la Tabla 4. En el muestreo mensual la temperatura, el pH y el OD mostraron los mismos valores para los tres sitios, resultando las diferencias no significativas (Tabla II, Anexos, pág. 98). Para el resto de las variables el sitio N12 registró mayores valores medios y mayores rangos, resultando las diferencias significativas entre sitios (Tabla II, Anexos, pág. 98). Los sitios N30 y N31 estuvieron próximos entre sí en los valores de las mediciones efectuadas. En el muestreo trimestral los sitios N1, N2 y N6 mostraron promedios mayores que el resto de los sitios, perteneciendo los mayores valores a N2 seguido de N6 y N1. Los sitios N7 y N11 representan lugares del

Tabla 4: Promedios, mínimos y máximos de las variables registradas en los distintos sitios de muestreo en el lago Nahuel Huapi.

Muestreo mensual	N12			N30			N31		
	media	mín	máx	media	mín	máx	media	mín	máx
Temp. (°C)	11,4	7,1	16,6	11,4	7,3	17,7	11,2	5,8	16,0
pH	6,94	5,81	7,89	6,52	5,91	7,27	6,63	5,89	7,20
Cond. ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	40	24	100	30	24	37	29	22	43
O.D. ($\text{mg O}_2 \text{ l}^{-1}$)	10,4	9,8	11,4	10,3	9,0	11,4	10,3	9,4	11,2
PT ($\mu\text{g P l}^{-1}$)	94	12	429	17	3	43	14	5	34
PRS ($\mu\text{g P l}^{-1}$)	22	1	109	3	<1	12	3	<1	14
NT ($\mu\text{g N l}^{-1}$)	605	141	1914	133	46	277	114	67	201
NNH ₄ ($\mu\text{g N l}^{-1}$)	191	5	1150	10	<5	36	8	<5	18
NNO ₃ +NNO ₂ ($\mu\text{g N l}^{-1}$)	53	3	123	21	<2	100	8	2	24

Muestreo trimestral	N1			N2			N6			N7			N11			N16		
	media	mín	máx	media	mín	máx	media	mín	máx	media	mín	máx	media	mín	máx	media	mín	máx
Temp. (°C)	10,5	7,9	14,5	10,8	7,5	14,7	10,8	7,4	14,2	10,1	5,4	15,0	11,4	7,1	17,7	11,1	7,5	16,8
pH	6,6	6,4	6,8	6,8	6,4	7,7	6,5	6,2	7,2	6,5	6,1	6,9	6,4	6,2	6,7	6,5	6,3	6,8
Cond. ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	29	25	33	48	28	94	49	25	104	27	25	30	27	24	30	28	27	28,5
O.D. ($\text{mg O}_2 \text{ l}^{-1}$)	9,9	8,7	10,9	10,0	8,7	11,4	9,8	8,3	11,0	10,1	8,4	11,6	9,8	8,6	10,5	11,1	9,4	12,0
PT ($\mu\text{g P l}^{-1}$)	25	8	44	124	37	238	51	7	173	9	5	17	10	5	20	15	8	29
PRS ($\mu\text{g P l}^{-1}$)	5	1	12	34	3	92	2	<1	4	1	<1	2	1	<1	1	5	1	13
NT ($\mu\text{g N l}^{-1}$)	275	144	518	1253	292	3152	403	82	1271	143	124	167	116	77	160	118	79	159
NNH ₄ ($\mu\text{g N l}^{-1}$)	12	<5	29	230	26	561	7	<5	12	8	5	16	5	<5	10	12	<4	19
NNO ₃ +NNO ₂ ($\mu\text{g N l}^{-1}$)	135	42	306	588	24	1840	246	6	922	5	2	12	12	<2	24	7	2	11

lago sin influenciar ya que las concentraciones de nutrientes mostraron valores muy bajos. Por su parte el sitio N16 muestra valores levemente superiores a los de los sitios anteriores pero aún está lejos de los sitios considerados contaminados (N2, N6, N12). Sin embargo, las diferencias entre todos los sitios resultaron no significativas (Tabla II, Anexos, pág. 98)

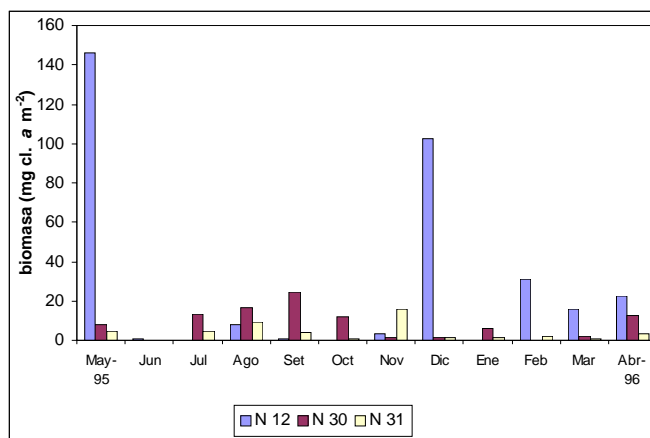


Figura 11: Biomasa mensual de perifiton en el lago Nahuel Huapi.

La biomasa de perifiton en los muestreos mensuales mostró sus valores máximos en mayo y diciembre en el sitio N12 (Fig. 11). El sitio N31 mostró los menores valores a lo largo del año, excepto en noviembre, mientras que el sitio N30 mostró valores mayores a los sitios anteriores desde julio a octubre (Fig. 11). Las diferencias entre los sitios resultaron no significativas para esta variable (Tabla II, Anexos, pág. 98). La biomasa trimestral de

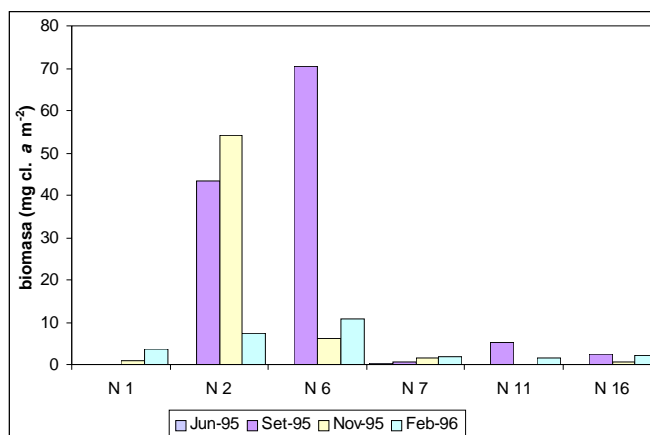


Figura 12: Biomasa trimestral de perifiton en el lago Nahuel Huapi.

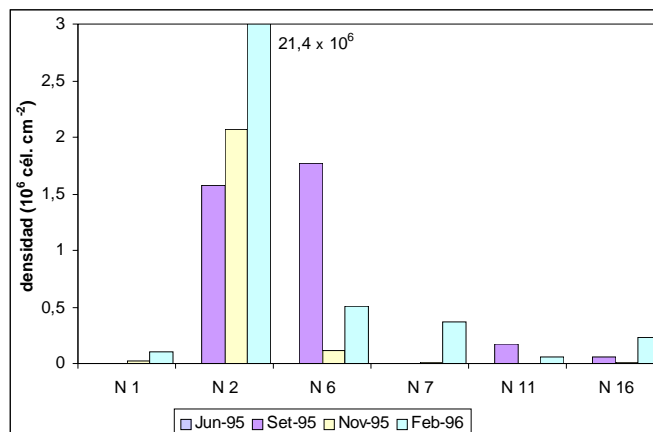
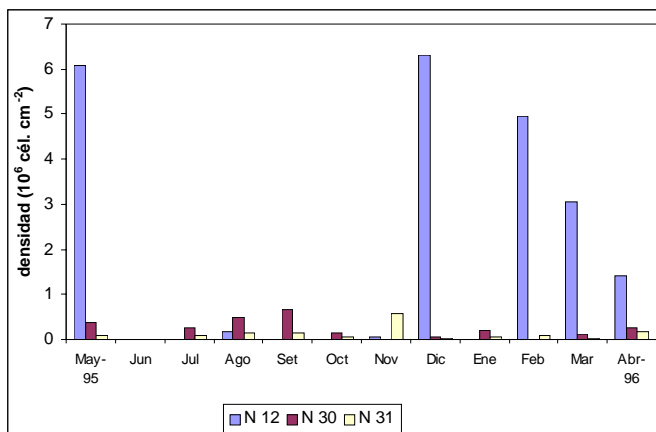


Figura 13: Densidad mensual de perifiton en el lago Nahuel Huapi. Figura 14: Densidad trimestral de perifiton en el lago Nahuel Huapi.

perifiton arrojó valores inferiores a 10 mg cl. $a\ m^{-2}$ (Fig. 12) excepto en setiembre y noviembre en N2 y en setiembre y febrero en N6. Durante el muestreo de junio se registraron valores muy bajos de biomasa, tanto en el muestreo mensual como en el trimestral, ya que en esa situación hubo condiciones ambientales muy desfavorables previas a la recolección de las muestras (fuertes vientos y descenso de la temperatura). Las diferencias entre todos los sitios de muestreo resultaron no significativas (Tabla II, Anexos, pág. 98).

En las muestras de perifiton se registraron 84 taxones algales correspondiendo 50 a Bacillariophyceae, 7 a Chlorophyceae, 4 a Zygothryxales y 23 a Cyanophyceae los cuales se pueden observar en el Tabla III (Anexos, pág. 99). La densidad mensual de perifiton mostró el mismo patrón de variación que la biomasa (Fig. 13) a lo largo del año resultando no significativa la diferencia entre sitios (Tabla II, Anexos, pág. 98). La densidad en los muestreos trimestrales (Fig. 14) arrojó altos valores en setiembre, noviembre y febrero en el sitio N2 y setiembre en N6. En el resto de los sitios las densidades estuvieron por debajo de 500.000 células cm^{-2} . En el sitio N2 en febrero se registró un valor muy alto de densidad (Fig. 14) ya que apareció una especie de cianofita (*Lyngbya gardneri*) cuyo tamaño es muy pequeño representando el 58,6 % de la muestra. Las diferencias entre sitios para esta variable resultaron no significativas (Tabla II, Anexos, pág. 98).

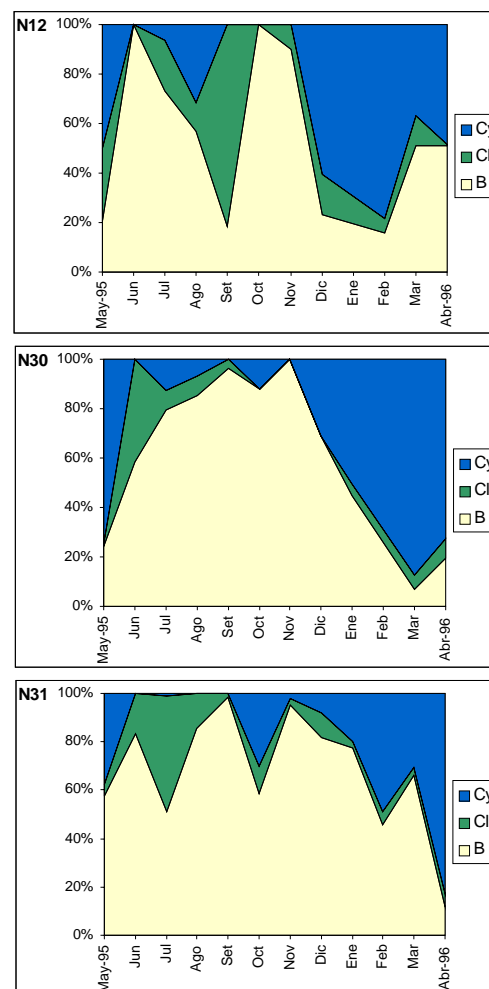


Figura 15: Proporción relativa (en base a la densidad) de los grupos algales presentes en los muestreos mensuales de perifiton del lago Nahuel Huapi. Cy=Cyanophyceae, Cl=Chlorophyceae y B=Bacillariophyceae

En la Fig. 15 se puede ver la variación de la

representación porcentual de los grupos algales a lo largo del año. En el sitio N12 las diatomeas fueron dominantes de la comunidad excepto en mayo, diciembre, enero y febrero (cianofitas) y setiembre (clorofitas); en abril hubo codominancia entre diatomeas (51,1 %) y cianofitas (48,4 %). En N30 las diatomeas dominaron excepto en mayo y desde enero hasta abril (cianofitas); en enero hubo codominancia de cianofitas (50,7 %) y diatomeas (44,6 %). En N31 también dominaron la comunidad las diatomeas excepto en abril (cianofitas); en julio hubo codominancia de diatomeas (50,8 %) y clorofitas, mientras que en febrero la codominancia se dió entre cianofitas (49,1 %) y diatomeas (45,5 %).

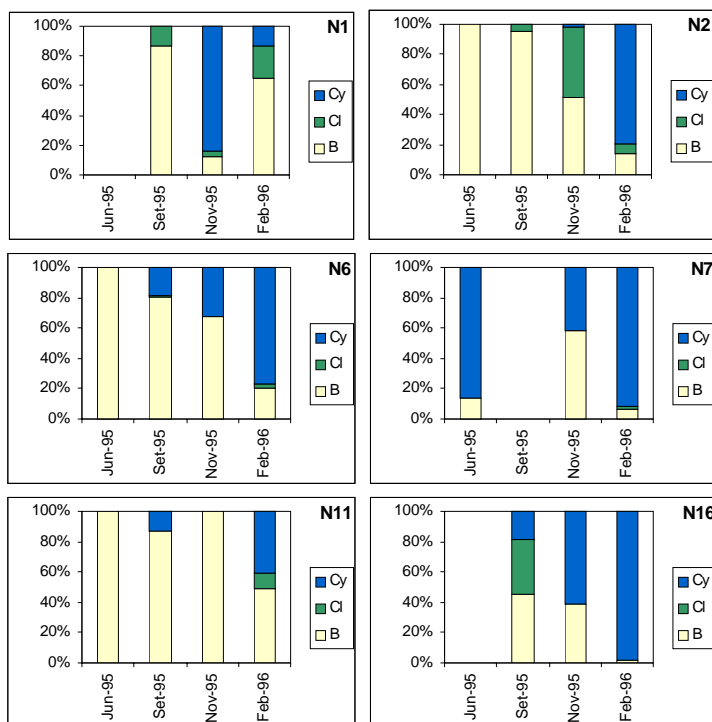


Figura 16: Proporción relativa (en base a la densidad) de los grupos algales presentes en los muestreos trimestrales de perifiton del lago Nahuel Huapi. Cy=Cyanophyceae, Cl=Chlorophyceae y B=Bacillariophyceae

La variación porcentual, para el muestreo trimestral, de los distintos grupos algales presentes en las muestras de perifiton se puede observar en la Fig. 16. En junio no se registraron algas en los sitios N1 y N16. En N1 las diatomeas dominaron la comunidad excepto en noviembre (cianofitas). En N2 y N6 las diatomeas fueron mayoritarias, excepto en febrero (cianofitas). En N7 hubo dominancia de cianofitas excepto en noviembre (diatomeas). En N11 las diatomeas dominaron en los 4 muestreos, pero en febrero hubo codominancia entre diatomeas (49,1 %) y cianofitas (40,4 %); mientras que en N16 las algas dominantes fueron las cianofitas, pero en setiembre hubo codominancia entre diatomeas (45,8 %) y clorofitas (36,1 %).

La diversidad específica, en base a los datos mensuales, varió en cada oportunidad de muestreo pero hubo una tendencia a alcanzar un valor de $H = 3$. Por su parte en los muestreos trimestrales, las variaciones de las muestras oscilaron alrededor de $H = 2$. Para ambos casos las diferencias entre sitios resultaron no significativas (Tabla II, Anexos, pág. 98).

La equitabilidad de las muestras osciló, en general, alrededor de $S = 0,8$ en los sitios relevados mensualmente; mientras que lo hizo alrededor de $S = 0,7$ en los sitios muestreados trimestralmente. Las diferencias entre sitios resultaron no significativas (Tabla II, Anexos, 98).

Estudio de la dinámica epilítica

Metodología

La sucesión epilítica se estudió en base a un muestreo semanal llevado a cabo en verano. En cada oportunidad de muestreo se colectó el material adherido a piedras de la zona litoral del lago Nahuel Huapi en dos sitios (Fig. 4). El sitio N14 presenta influencias de la urbanización circundante, mientras que el sitio N16 presumiblemente no presenta impactos ya que no se desarrollan actividades humanas en su entorno. En cada sitio se seleccionaron tres piedras de distinto tamaño para considerar en el análisis la estabilidad del sustrato. A cada piedra se le tomó la medida del largo, el ancho y la altura y se calculó el volumen multiplicando estas dimensiones (piedra 1 = chica ~ 500 cm³; piedra 2 = mediana ~ 1500 cm³; piedra 3 = grande ~ 3500 cm³). En cada piedra se extrajeron dos muestras independientes de perifiton por medio de un muestreador de superficie conocida (tipo Snoeijs & Snoeijs, 1993) de 10 cm². Cada una de las muestras obtenidas se procesó por separado (n = 6). Una parte de la muestra fue empleada para determinar la biomasa, mientras que la otra parte se conservó con solución de formol para el posterior recuento y determinación de especies algales presentes. A campo, se registraron las siguientes variables: temperatura del agua, conductividad, tamaño de la piedra y estimación de la velocidad del viento. A través de la concentración de clorofila *a* con corrección por feopigmentos (extracción con acetona 90% y espectrofotometría; APHA, 1985) fue posible estimar la biomasa de perifiton. La densidad del perifiton se evaluó por recuento de células bajo microscopio invertido (método de Utermöhl). Para cada muestra, se contó un mínimo de 100 células del taxón dominante y se enumeraron como mínimo 200 células en total. Se realizaron preparados permanentes para la determinación de diatomeas. Las muestras previamente fueron limpiadas siguiendo las recomendaciones de Patrick & Reimer (1966) y posteriormente se montaron con NAPHRAX[®] sobre portaobjetos. Las determinaciones de las distintas especies algales se realizaron bajo microscopio (×1250) según Geitler (1932), Desikachary (1959), Patrick & Reimer (1966 y 1975), Bourrelly (1972) y Germain (1981).

Con los datos de biomasa y densidad obtenidos se realizó un ANOVA con arreglo factorial (2 factores, tamaño de piedra y fecha de muestreo) para cada sitio de muestreo (Zar, 1999).

Resultados

Entre los dos sitios de muestreo (N14 y N16) se registraron 44 taxones algales de los cuales 27 pertenecieron a Bacillariophyceae, 4 a

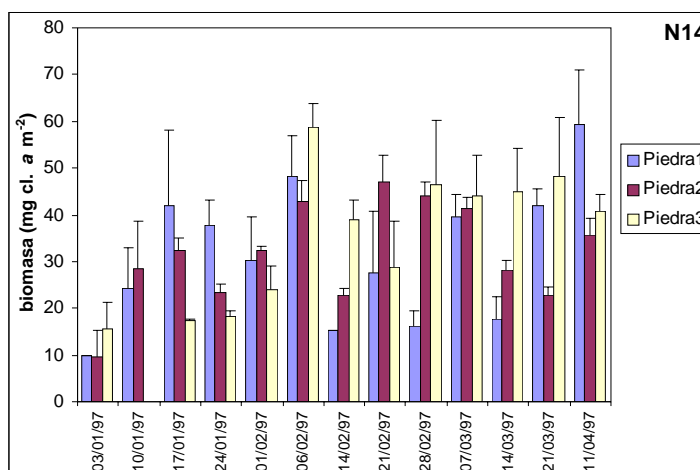


Figura 17: Biomasa promedio de perifiton para cada tamaño de piedra en el sitio N14. Las líneas sobre las barras representan el desvío estándar.

Chlorophyceae, 1 a Zygothryx, 8 a Cyanophyceae y 1 a Dinophyceae. La Tabla IV (Anexos, pág. 100) presenta un listado de las especies presentes a lo largo del muestreo.

En la Fig. 17 se pueden apreciar los promedios de biomasa de perifiton para cada piedra en cada oportunidad de muestreo en el sitio N14, mientras que en la Fig. 18 se muestra la densidad celular total. La biomasa mostró una leve tendencia a aumentar a medida que avanzó el verano, mientras que la densidad aumentó hasta mediados de febrero, para luego comenzar a descender lentamente hacia fines del verano. A pesar de estas tendencias a veces se registraron variaciones marcadas entre una fecha de muestreo y la siguiente, siendo más importantes para la densidad que para la biomasa. Podría relacionarse este comportamiento con los cambios que ocurren en la comunidad a medida que avanza la sucesión, produciéndose recambio de especies e individuos. Al aparecer especies de mayor tamaño celular, los recuentos de densidad mostrarán disminución en los números, mientras que el análisis de biomasa mostrará que esta variable aumentó o se mantuvo constante.

Las cianofitas tuvieron una representación mayor al 90% durante todo el estudio en el sitio N14, por lo tanto solo se graficó la densidad promedio de diatomeas y clorofitas (Fig. 19) en las tres piedras muestreadas. La tendencia observada fue que las diatomeas, en general, aumentaron su número a medida que transcurría el verano, mientras que las clorofitas fueron disminuyendo después de mediados de febrero. Al analizar estadísticamente los datos obtenidos, se pudo observar que tanto para la densidad celular como para la biomasa, hubo interacción ($p < 0,05$) entre las piedras escogidas y las fechas de muestreo (Tabla V, Anexos, pág. 101). Esto significa que las diferencias observadas dependieron del tamaño de la piedra y de los momentos en los que se obtuvieron las mismas. Al analizar la interacción se pudo comprobar que si se consideran los tamaños de las piedras, hubo diferencias significativas ($p < 0,05$), tanto en densidad como en biomasa de perifiton, a lo largo del tiempo. Por el contrario, si se analizan las fechas de muestreo, se pudo comprobar que en determinados momentos hubo diferencias significativas pero en otros no, tanto en biomasa como en densidad. Las fechas para las que no hubo diferencias no son las mismas para

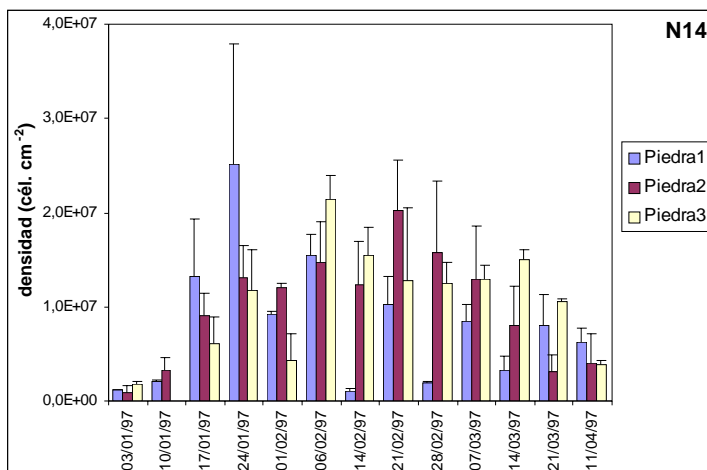


Figura 18: Densidad promedio de perifiton para cada tamaño de piedra en el sitio N14. Las líneas sobre las barras representan el desvío estándar.

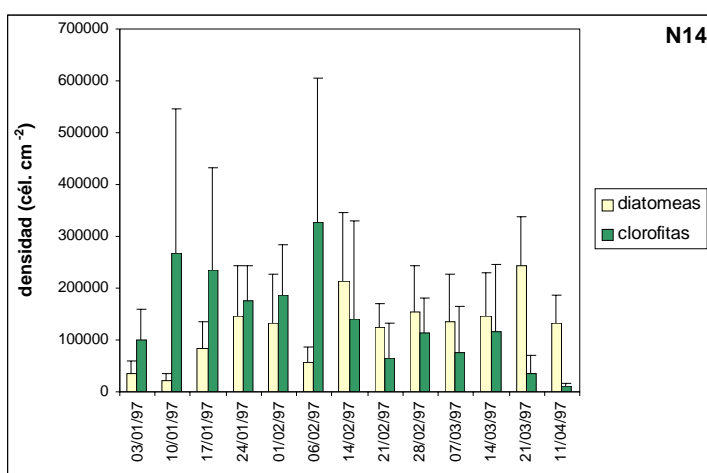


Figura 19: Densidad promedio de diatomeas y clorofitas en el sitio N14. El promedio se realizó con los datos obtenidos en las tres piedras. Las líneas sobre las barras representan el desvío estándar.

biomasa y densidad, por lo que podría concluirse que en el sitio N14 habría que tener en cuenta el tamaño de la piedra en futuros muestreos, ya que de otra manera, se estaría introduciendo mayor variabilidad en los datos. No se conoce de la existencia de estudios previos en los que se consideraran los tamaños de piedra como influyentes en los desarrollos perifíticos, con lo que el presente estudio constituye un dato importante en la evaluación de la comunidad perifítica del lago Nahuel Huapi.

Las Fig. 20 y 21 muestran las variaciones de biomasa y densidad celular en el sitio N16. La tendencia de la biomasa epilítica exhibió un aumento a medida que avanzaba el verano, obteniéndose los máximos hacia fines de marzo. La densidad de perifiton mostró una tendencia de aumento hacia la mitad del verano para posteriormente comenzar a descender hacia fines de marzo. Nuevamente se puede comprobar en este sitio que biomasa y densidad no siempre guardan una relación directa.

Debido a que las cianofitas fueron dominantes de la comunidad con una representación mayor al 90 % en la mayoría de los casos, la Fig. 22 muestra la densidad de diatomeas y clorofitas, en promedio de tres piedras, para el sitio N16. En este sitio de muestreo, prácticamente hubo una representación similar entre los dos grupos algales a lo largo del tiempo, observándose una leve disminución de clorofitas hacia fines de marzo. El análisis de variancia para las dos variables registradas en este sitio se puede ver en la Tabla VI (Anexos, pág. 102). Se observa que la densidad mostró interacción ($p < 0,05$) entre tamaño de piedra y fechas de muestreo por lo que fue necesario analizar la

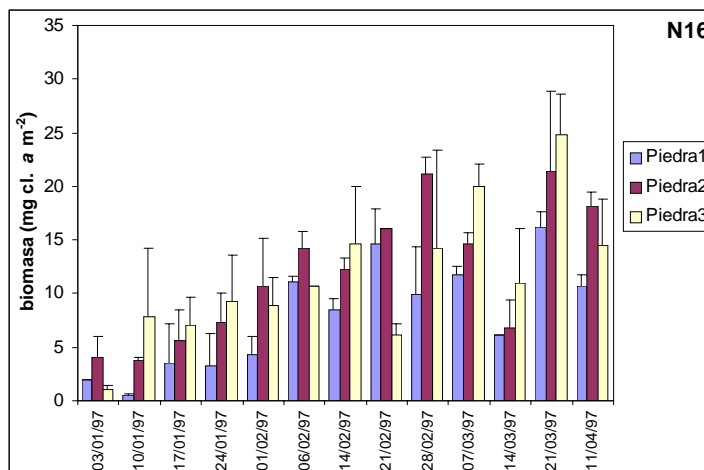


Figura 20: Biomasa promedio de perifiton para cada tamaño de piedra en el sitio N16. Las líneas sobre las barras representan el desvío estándar.

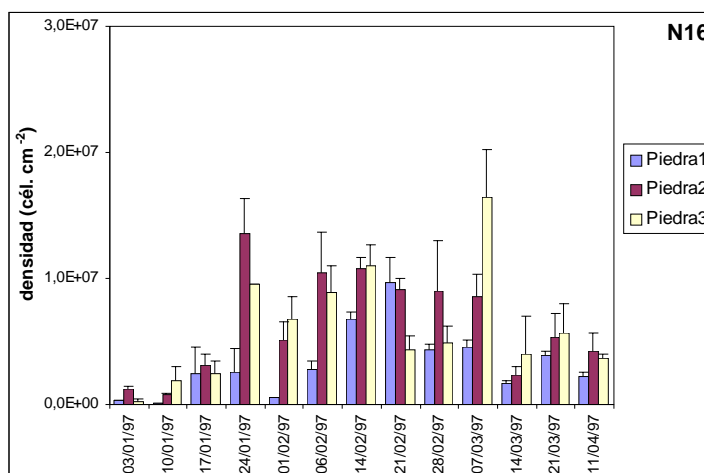


Figura 21: Densidad promedio de perifiton para cada tamaño de piedra en el sitio N16. Las líneas sobre las barras representan el desvío estándar.

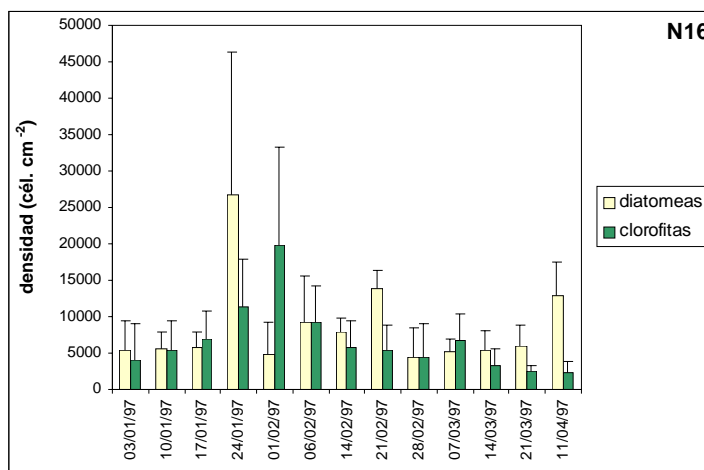


Figura 22: Densidad promedio de diatomeas y clorofitas en el sitio N16. El promedio se realizó con los datos obtenidos en las tres piedras. Las líneas sobre las barras representan el desvío estándar.

interacción. Al analizar las piedras separadamente se pudo observar que hubo diferencias significativas ($p < 0,05$) a lo largo del tiempo entre piedras de un mismo tamaño. A su vez, al analizar las fechas de muestreo se comprobó que en distintos momentos hubo diferencias significativas mientras que en otros no. La biomasa epilítica no mostró interacción ($p > 0,05$) entre fechas y tamaño de piedra, por lo que se analizaron directamente los factores principales de variación, comprobándose que hubo diferencias significativas tanto entre piedras como entre fechas de muestreo. Esto significa que para el sitio N16 al analizar la densidad hay que tener en cuenta el momento en el que se toma la muestra, ya que no son completamente independientes las fechas de muestreo y los tamaños de las piedras seleccionadas. Para la biomasa, las diferencias se aprecian entre el tamaño de las piedras o entre las fechas de muestreo, independientemente de la otra variable.

El oleaje como modelador de los desarrollos de perifiton

Metodología

Para determinar la importancia que tienen las olas como factor generador de cambios en la comunidad perifítica, se realizó un análisis exploratorio con los datos de biomasa y la velocidad de viento (generador de olas). Los primeros se obtuvieron del estudio de la sucesión epilítica (biomasa para distintos tamaños de piedras en dos sitios de muestreo, N14 y N16, ver Fig. 4) mientras que los segundos se obtuvieron de una base de datos de velocidad de viento diaria. De esta manera, se estudió el efecto del oleaje (intensidad del viento) sobre la biomasa y se consideró si la estabilidad del sustrato (tamaño de piedra) tenía influencias sobre la misma.

Los datos de velocidad y dirección de viento fueron suministrados por INTA Estación Bariloche, y corresponden a registros diarios tomados durante el período en el que se colectaron muestras de la comunidad perifítica. Los vientos fueron registrados a tres horas distintas del día (9, 15 y 21 hs.) y corresponden al viento "acumulado" por lapso de tiempo. En consecuencia, para obtener el viento a una determinada hora se realizó la resta entre ese momento y el registro anterior y se lo dividió por la cantidad de horas transcurridas, quedando entonces una velocidad de viento promedio para el período considerado. Debido al corto tiempo generacional de las algas, los cambios que ocurren en la comunidad perifítica, deberían ser observados en escalas pequeñas (horas o días). En consecuencia, se construyeron distintas variables con los datos de viento representando una escala de tiempo pequeña (horas antes de la toma de datos) y una escala mayor (días antes de la toma de datos). Las variables obtenidas entonces fueron:

- velocidad de viento horas antes: desde cero (**V0h**, viento en el momento de la toma de datos) hasta 174 horas antes (**V-174h**, viento 174 horas antes de la toma de datos).
- velocidad de viento días antes: desde cero (**V0d**, viento el día de la toma de datos) hasta 18 días antes (**V-18d**, viento 18 días antes de la toma de datos).

Luego de obtener estas variables, las mismas fueron corregidas por dirección del viento a través de una

Tabla 5: Orientación de la costa en N14 y N16 y ponderaciones realizadas a la velocidad de viento en cada sitio.

N14: orientación costa 40-220°		N16: orientación costa 340-160°	
Dirección viento	ponderación	Dirección viento	ponderación
0-10°	0,75	0-160° (tierra)	0
10-25°	0,5	160-175°	0,25
25-40°	0,25	175-190°	0,5
40-220° (tierra)	0	190-205°	0,75
220-235°	0,25	205-295°	1
235-250°	0,5	295-310°	0,75
250-265°	0,75	310-325°	0,5
265-355°	1	325-340°	0,25
355-360°	0,75	340-360° (tierra)	0

ponderación. Primeramente, se consideraron como cero los vientos de dirección tierra-lago mientras que los de dirección lago-tierra se ponderaron teniendo en cuenta la orientación de la costa en cada sitio. Es así, que los vientos perpendiculares a la misma se ponderaron como 1 mientras que para distintos ángulos se aplicó una ponderación por rangos (ver detalles en Tabla 5 y Fig. 23). De esta manera, quedaron construidas las variables velocidad de viento días antes (V0d a V-18d) y horas antes (V0h a V-174h) de la toma de datos para cada sitio (N14 y N16).

Para cada sitio de muestreo (N14 y N16), se realizaron dos análisis de componentes principales (viento días antes y viento horas antes) utilizando el registro de biomasa de perifiton por tamaño de piedra y las variables velocidad de viento, mediante el programa CANOCO®.

Resultados

Las Figs. 24, 25, 26 y 27 muestran los resultados del análisis de componentes principales para la biomasa perifítica (Cloa) en los sitios N14 y N16 y para las dos modalidades de viento consideradas (horas o días antes de la toma de datos). En la Tabla 6 se pueden observar los autovalores y el porcentaje de explicación de cada eje. En los 4 análisis realizados, el primer eje de representación contrapone la

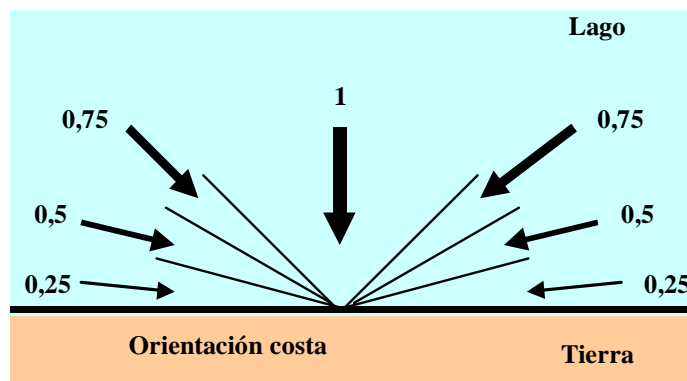


Figura 23: Diagrama de la ponderación realizada a cada dirección de viento.

Tabla 6: Autovalores y porcentaje de explicación acumulado para cada eje de los ACP realizados con las distintas velocidades de viento en N14 y N16. Vd = viento días antes; Vh = viento horas antes.

		Ejes			
		1	2	3	4
N14 Vd (Fig. 24)	Autovalores	0,419	0,208	0,108	0,072
	% acumulado	41,9	62,7	73,6	80,7
N14 Vh (Fig. 25)	Autovalores	0,303	0,264	0,171	0,078
	% acumulado	30,3	56,7	73,8	81,6
N16 Vd (Fig. 26)	Autovalores	0,421	0,13	0,122	0,098
	% acumulado	42,1	55,1	67,3	77,1
N16 Vh (Fig. 27)	Autovalores	0,338	0,24	0,139	0,077
	% acumulado	33,8	57,7	71,7	79,3

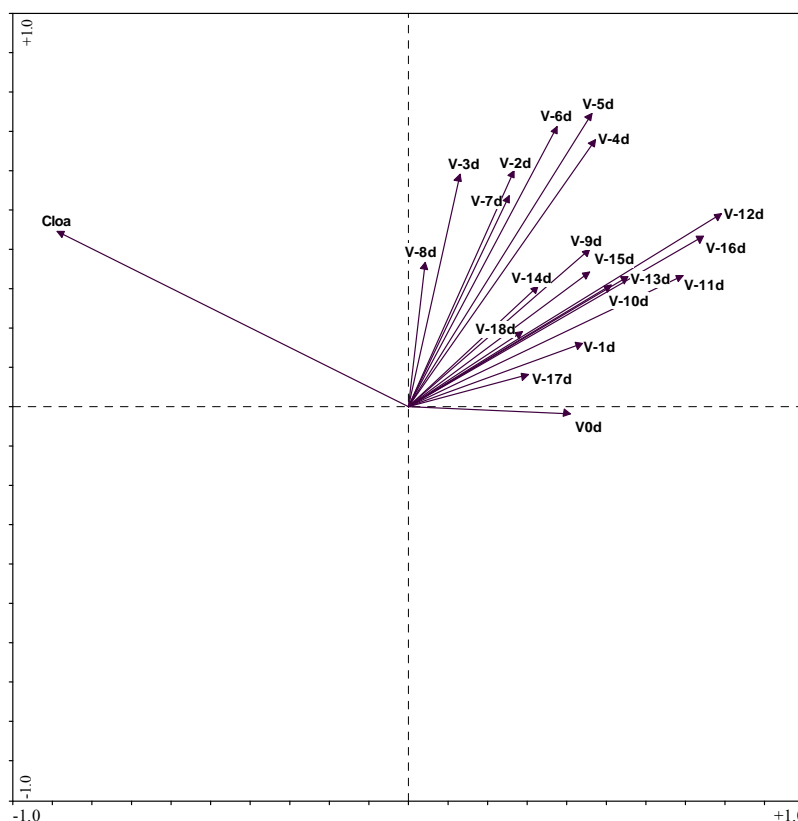


Figura 24: Análisis de componentes principales para las velocidades de viento días antes de la toma de muestras en el sitio N14. Nomenclatura: Cloa = biomasa de perifiton. V0d a V-18d = vientos días antes de la toma de muestras.

biomasa perifítica a las distintas velocidades de viento consideradas.

En el sitio N14 (Fig. 24) se puede apreciar que solamente el día de muestreo fue el que tuvo la mayor correlación negativa sobre la biomasa (V0d, por estar más contrapuesto a Cloa), mientras que para los restantes días la asociación fue menor o prácticamente no existió (ángulos con respecto a Cloa tienden a 90°, lo que significa que las variables son independientes o no están correlacionadas). Cuando se consideran los vientos horas antes del muestreo (Fig. 25) se puede apreciar que las velocidades del viento más correlacionadas negativamente con la biomasa de perifiton son V0h, V-6h y V-18h. También se observa que otro grupo de variables (V-24h, V-30h y V96h), fuertemente correlacionadas entre sí, mostraron una correlación negativa menor con la biomasa de perifiton. El resto de las variables no mostró una correlación negativa muy fuerte o resultaron independientes. Las velocidades que tuvieron una influencia negativa sobre la biomasa son entonces, las comprendidas dentro de las horas antes del muestreo (sin llegar al primer día), con lo que la comunidad pareciera estar controlada por esta variable en una escala de tiempo muy pequeña. La distribución

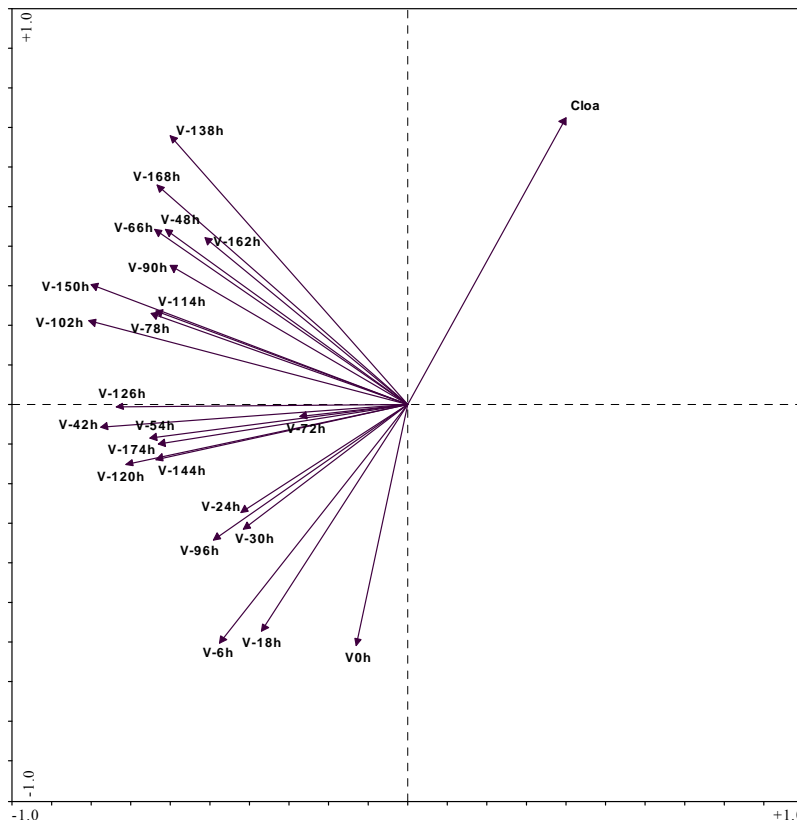


Figura 25: Análisis de componentes principales para las velocidades de viento horas antes de la toma de muestras en el sitio N14. Nomenclatura: Cloa = biomasa de perifiton. V0h a V-174h = vientos horas antes de la toma de muestras.

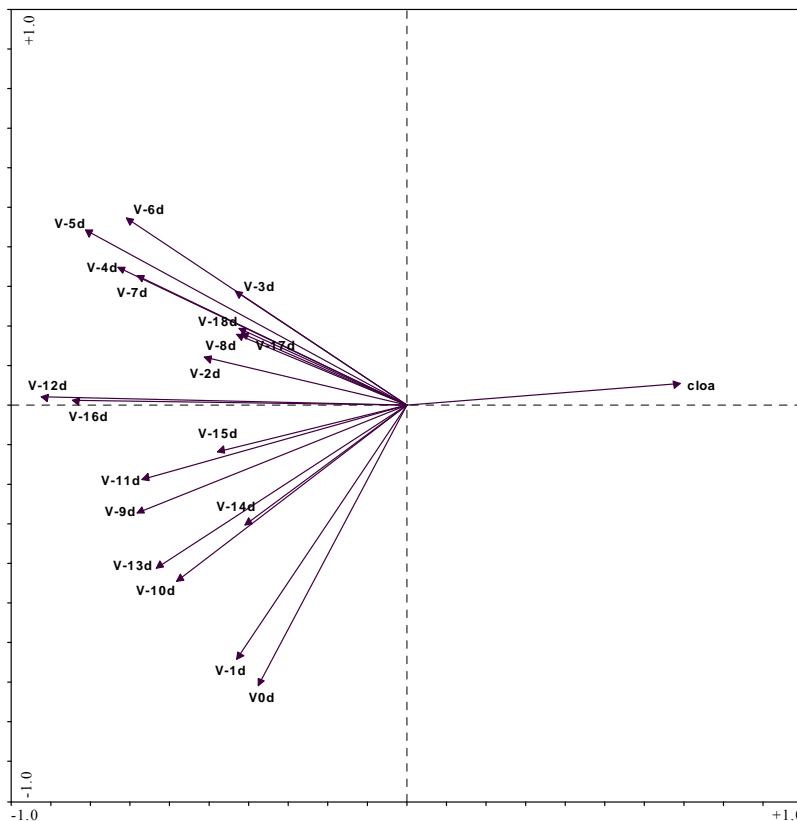


Figura 26: Análisis de componentes principales para las velocidades de viento días antes de la toma de muestras en el sitio N16. Nomenclatura: Cloa = biomasa de perifiton. V0d a V-18d = vientos días antes de la toma de muestras.

de tamaños de piedras y fechas de muestreo no mostró un patrón claro de variación por lo que no se representan.

En el sitio N16 (Fig. 26) los vientos días antes de la toma de datos estuvieron asociados negativamente con la biomasa de perifiton, siendo 12 y 16 días antes los que presentan la mayor correlación negativa. Las piedras se agruparon por fecha de muestreo y presentaron una menor variación entre sí (menor dispersión, datos no mostrados), lo que indicaría que la comunidad tiene menor variabilidad (si se la compara con N14). Por su parte, al analizar la velocidad de viento horas antes del

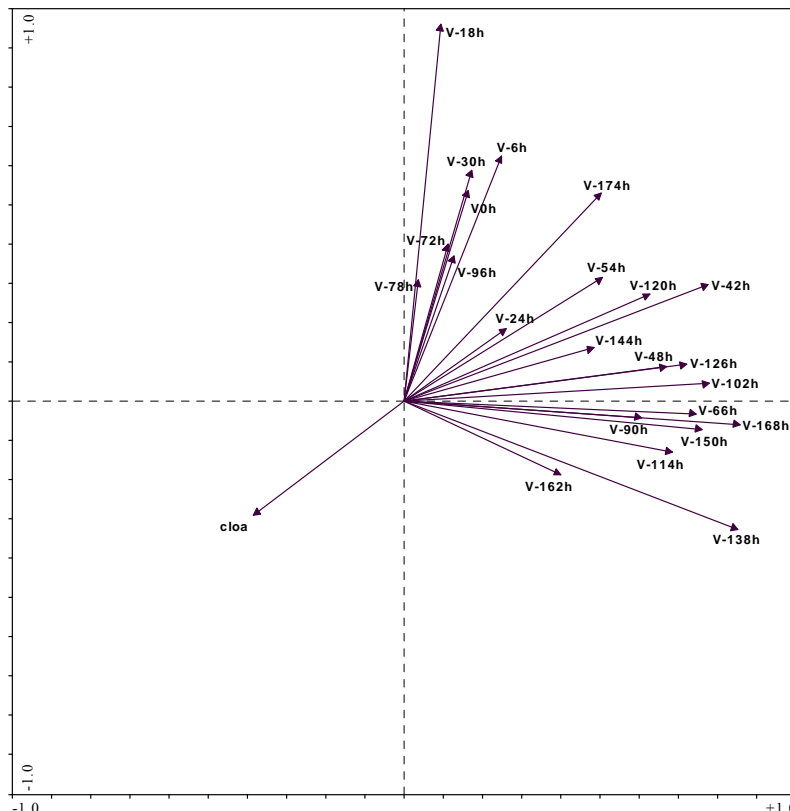


Figura 27: Análisis de componentes principales para las velocidades de viento horas antes de la toma de muestras en el sitio N16. Nomenclatura: Cloa = biomasa de perifiton. V0h a V-174h = vientos horas antes de la toma de muestras.

muestreo (Fig. 27) los vientos que mostraron una mayor correlación negativa con la biomasa son los no tan próximos al muestreo (V-24h, V-54h, V-120h y V-174h) mientras que para el resto la asociación fue menor o no existió. En este caso, nuevamente, los tamaños de piedras mostraron resultados más homogéneos por fechas de muestreo, lo que indica menor variabilidad en los datos para este sitio de muestreo (datos no representados).

Discusión

Los valores de biomasa de perifiton observados durante la primera etapa de muestreo (N2>N5>N7) se pueden relacionar con el aporte diferencial de contaminantes que recibe cada sitio, ya que el sitio N2 es el más afectado, seguido por N5 y N7. En este último sitio no habría contaminación (o la misma sería muy leve), ya que los valores de clorofila *a* fueron bajos ($< 8 \text{ mg cl.}a \text{ m}^{-2}$) si se los compara con los de los sitios anteriores. La variación presentada por la biomasa durante el verano de 1995 estuvo vinculada con el cambio estacional, por ejemplo temperatura y cantidad de radiación. La tendencia fue un aumento de la cantidad de clorofila *a* desde enero a principios de febrero, que luego se estabilizó hacia fines de febrero-medios de marzo, para caer hacia finales de marzo (Fig. 6). A fines del verano (15 al 22 de marzo de 1995) se produjo una disminución marcada de la temperatura y se registraron fuertes vientos en la región. Ambos factores parecen haber condicionado las disminuciones en la biomasa de perifiton, en el sentido de que N1 fue el lugar de muestreo con mayor exposición al efecto del viento (y por lo tanto al oleaje) y donde se registró una caída abrupta en la concentración de clorofila *a* (de ~ 50 a $\sim 15 \text{ mg cl.}a \text{ m}^{-2}$, Fig. 6). La costa de este sitio está formada por un alto porcentaje de piedras pequeñas ($< 2 \text{ cm}$) y menor proporción de arena, por lo que el efecto abrasivo de este material aumenta cuando hay olas importantes. Los efectos del oleaje sobre el perifiton no se sabe que hayan sido estudiados anteriormente, y para poder referenciarse a un efecto similar, en este trabajo se supone que el efecto de las olas en un lago puede asimilarse al efecto de la velocidad de corriente en un arroyo o río. Para estos casos ha sido señalado el efecto de la velocidad de la corriente como factor limitante del incremento de la biomasa algal perifítica (Horner y Welch, 1981; Biggs *et al.*, 1999). De acuerdo con Biggs y Close (1989) los mecanismos por los que se reduce la biomasa en un río al aumentar la velocidad de corriente serían: 1) el desprendimiento de las algas que no están fuertemente adheridas al sustrato, 2) el movimiento del sustrato (piedras) y 3) el efecto abrasivo de los sólidos en suspensión. Dichos mecanismos podrían haber actuado en N1, si se acepta la suposición arriba mencionada. En N6 el descenso de biomasa no resultó tan evidente como en N1, ya que es un sitio con menor exposición al efecto de los vientos del oeste. El sitio de muestreo N14 representa una situación intermedia de este efecto y puede observarse en los valores de biomasa (Fig. 6).

La comunidad perifítica presente en N7 podría ser considerada libre de influencias de contaminantes urbanos, debido a sus bajos valores de clorofila *a* y densidad perifítica, por lo que resulta representativa del lago Nahuel Huapi en condiciones como las de ese sitio. En N2 y N5, al estar sometidos a influencias antrópicas, los valores que mostró la comunidad (tanto en biomasa como en densidad) son una respuesta al mayor aporte de nutrientes, provenientes de las descargas urbanas. En cuanto a la estructura de la comunidad, el patrón de variación de los tres grupos predominantes (diatomeas, clorofitas y cianofitas) resultó aproximadamente el mismo en N2, N5 y N7, aunque con diferencias en algunos meses (Fig. 9). Por ejemplo, N2 y N5 coincidieron en las variaciones que presentaron las clorofitas hasta el mes de setiembre de 1994, y a partir de octubre las variaciones en N2 llevaron un mes de diferencia con respecto a N5. Una respuesta similar ocurrió para los restantes grupos. Se podría concluir entonces, que la biomasa y la densidad perifítica se vieron alteradas por las situaciones de contaminación que ocurren en cada sitio de muestreo, pero el patrón de variación anual de los

distintos grupos algales aún se mantuvo similar.

Los sitios N12 y N2 mostraron altas concentraciones de nutrientes, si se los compara con los restantes sitios muestreados. En ambos, el impacto que reciben del medio circundante es claramente apreciable a través de las variables químicas (nutrientes). La biomasa y la densidad de perifiton también mostraron que existe este impacto ya que los valores fueron siempre elevados en N2 (Fig. 12 y 14), mientras en N12 lo fueron durante buena parte del año (Fig. 11 y 13). El sitio N6 también muestra dicha influencia ya que la biomasa y la densidad registrada fueron elevadas (Fig. 12 y 14), mientras que los análisis químicos mostraron una alta proporción de $\text{NNO}_3 + \text{NNO}_2$. En N1 también se registró una alta proporción de nitrógeno, pero las biomásas y densidades no fueron grandes posiblemente porque este sitio tiene una gran exposición a los vientos predominantes del oeste, por lo que este factor (como generador de olas) en parte controlaría los desarrollos de perifiton. En base a la biomasa de perifiton podría suponerse una influencia en el sitio N30, ya que esta variable fue mayor a la de los otros sitios desde julio a octubre de 1995 (Fig. 11). En N31 la influencia del puerto no es claramente apreciable, probablemente, porque en el lugar en donde se tomaron las muestras exista algún otro factor limitante de los desarrollos algales (nutrientes, luz, contaminante específico, etc.).

En el muestreo de junio de 1995 se registraron condiciones ambientales desfavorables previas a la toma de muestras, por lo que los valores de biomasa, densidad y diversidad específica fueron muy bajos. Luego de este efecto se pudo apreciar que los sitios N30 y N31 lograron una recuperación de la comunidad perifítica (Fig. 11 y 13), la cual fue más rápida en N30 que en N31. La mayor protección al efecto del oleaje del sitio N30 determinó mayores valores de biomasa. Para el muestreo de febrero de 1996, en el cual se esperaba que la mayor temperatura condicionara un incremento en la biomasa perifítica, la presencia del oleaje debido a los fuertes vientos condicionó menores densidades algales (Fig. 13).

En base a los resultados obtenidos a lo largo del muestreo de perifiton en el lago Nahuel Huapi (oligotrófico) puede postularse un valor umbral de $5 \text{ mg cl. } \alpha \text{ m}^{-2}$ para el verano, como representativo del lago en lugares no influenciados antrópicamente. Las biomásas en los sitios N7, N11 y N16 no sobrepasaron este valor, pero en el resto de los lugares relevados, en algún momento del año, se superó. En los casos en los que la biomasa registrada fue levemente mayor podría pensarse en algún tipo de influencia (N30 y N31), mientras que en los lugares en donde es mucho mayor, la influencia antrópica es indudable (N2, N5, N6 y N12). En N1 a pesar de las altas concentraciones de nutrientes medidas, no se registraron grandes desarrollos algales. Nuevamente la explicación estaría fundamentada en el grado de exposición al viento, y en consecuencia al oleaje, que tiene este sitio. El valor de $5 \text{ mg cl. } \alpha \text{ m}^{-2}$ coincide con lo citado por la bibliografía para lagos de tipo oligotróficos (Reuter *et al.*, 1983; Fairchild *et al.*, 1989). Para el lago Tahoe (oligotrófico, USA) se reportaron valores mayores a los propuestos en este trabajo para el epilíton de sus costas, aunque se sospecha la influencia del medio circundante debido al creciente desarrollo urbano sobre sus costas (Loeb, 1986). En un lago mesotrófico (lago Pend Oreille, USA) se registraron valores de hasta $30 \text{ mg cl. } \alpha \text{ m}^{-2}$ en sitios sin contaminar (Kann & Falter, 1989).

La representación porcentual de los distintos grupos algales varió a lo largo del tiempo. Cuando se produjo un máximo de P, los niveles de N eran bajos y la temperatura aumentó (primavera tardía - verano) la

comunidad pasó a estar dominada por cianofitas (Fig. 9 y 15). Este tipo de respuesta ha sido observada también en el fitoplancton (Sommer *et al.*, 1986). Para el resto del año las diatomeas fueron dominantes de la comunidad perifítica. Si los disturbios que se producen en el entorno del cuerpo de agua (por ej. ingreso de nutrientes) contribuyen a aumentar las concentraciones de P en la zona costera del lago, podría esperarse que al aumentar la temperatura, en condiciones de bajas concentraciones de N, las cianofitas sean dominantes de la comunidad perifítica.

En N11 se registraron muy bajas concentraciones de P y la comunidad estuvo dominada siempre por diatomeas (Fig. 16). En el muestreo correspondiente al verano las cianofitas eran codominantes de la comunidad, por lo que el efecto antes enunciado se cumplió también aunque con las limitaciones que podría tener este sitio. Al ser el P el que naturalmente se encuentra en bajas concentraciones, las diatomeas se verían favorecidas ya que algunas especies son muy eficientes captadoras de P siempre y cuando el Si no se constituya en limitante (Kilham, 1986; Hecky & Kilham, 1988). En el lago Nahuel Huapi la concentración de Si es de 165,2 μM (Pedrozo *et al.*, 1993b) por lo que con ese valor podría considerarse que no es limitante.

El sitio N16, a pesar de arrojar bajas concentraciones de clorofila y nutrientes, estaría comenzando a recibir un impacto leve como consecuencia de la urbanización que se está desarrollando en la margen del lago frente a este lugar (Dina Huapi). El estudio más intensivo en verano, permitió registrar con mayor precisión las respuestas de la comunidad perifítica como consecuencia de los cambios que operan en el entorno del cuerpo de agua. En tal sentido, el muestreo del verano de 1997 en N16 y N14 (Dina Huapi) permitió registrar los cambios en una escala corta de tiempo. En N14 se superaron en todas las situaciones de muestreo los 5 mg cl. a m^{-2} propuestos (Fig. 17), lo que indica que este sitio presenta una influencia del desarrollo urbano circundante. Mientras que en N16 en algunas oportunidades se registraron valores menores o iguales a 5 mg cl. a m^{-2} , pero la mayor parte del tiempo fueron mayores (Fig. 20), lo que indica que se comienza a evidenciar la influencia de la urbanización cercana. En ambos sitios (N14 y N16) la comunidad estuvo dominada por cianofitas a lo largo de todo el verano, al repetirse la situación de fósforo alto, bajo nitrógeno y alta temperatura.

Según Odum (1972), la diversidad específica es baja en los ecosistemas controlados físicamente (fuertes limitaciones físico-químicas), mientras que es alta en aquellos controlados biológicamente. La diversidad específica de la comunidad perifítica en las muestras del lago Nahuel Huapi, mostró una fuerte influencia de los factores ambientales como controladores de la cantidad de especies algales presentes en las muestras. Conforme a los resultados de este estudio, valores de $H=3$ en las muestras del lago Nahuel Huapi podrían ser considerados como de alta diversidad, aunque sujeta a importantes variaciones en el tiempo. En los muestreos en los que ocurrieron situaciones de viento fuerte, la diversidad de cada sitio cayó respecto del registro del mes anterior, siendo esta situación más marcada en los lugares más expuestos. En junio de 1995 la diversidad fue mayor en $N30 > N31 > N12$ mientras que la exposición a los vientos del oeste es mayor en $N12 > N31 > N30$, con lo cual se confirma el efecto que las olas producen sobre la comunidad perifítica. Luego de esta situación, la diversidad comenzó a aumentar, lo que indicaría que la comunidad avanzó en sus estadios sucesionales. De acuerdo con Margalef (1974), la diversidad de las comunidades en general tiende a aumentar con el avance de la sucesión. Este avance en la sucesión también es evidente en la densidad del perifiton, ya que esta variable mostró un leve

incremento y tendió a estabilizarse, lo que significaría que hubo recambio de especies más que un gran desarrollo (en cantidad de individuos) de unas pocas.

Debido a que el 50% de los aportes de PT al lago Nahuel Huapi provienen de la actividad humana (Fig. 2), estos ingresos de nutrientes son los que posibilitan los marcados desarrollos de perifiton presentes en las costas del lago con mayor influencia urbana. En fecha posterior a la cual fueron obtenidos los datos en los que se basan los presentes cálculos, se puso en funcionamiento una planta de tratamiento de efluentes cloacales con tratamiento terciario. Es de esperar que ésta planta disminuya las cargas cloacales, pero debido a que solo un porcentaje de la población (30 %) está conectada a la red cloacal, la carga total que recibe el lago solo se verá reducida en un 15 %. En tal sentido, el ingreso de PT a través del Arroyo Sin Nombre es equivalente al de la cloaca, con lo cual solo disminuir este último ingreso no reportará una disminución marcada de las cargas totales al lago.

Los valores de conductividad registrados en las transectas realizadas en N2 y N14 (4,5 y 4 veces mayores que en N16, respectivamente) mostrarían que ambos sitios reciben una fuerte influencia terrestre, la cual se manifiesta también en los valores de biomasa de perifiton. En el sitio N12 (descarga cloacal a través de planta de tratamiento) los valores son 10 % mayores a los observados en sitios sin alterar, con lo cual es evidente que a través de esta descarga siguen ingresando sales y nutrientes al lago a pesar de estar en funcionamiento la planta de tratamiento de efluentes cloacales. A través de estos gradientes de conductividad es posible tener una primera idea de lo que podría estar ocurriendo en la zona de la costa del lago con respecto a los ingresos difusos, sin embargo, no es posible determinar las cargas de nutrientes en cada caso. De todas maneras, se puede pensar que los efectos que recibe el lago, que se manifiestan en los mayores crecimientos registrados por la comunidad perifítica, deberían ser considerados a una escala pequeña, esto es, realizar mediciones más puntuales (cerca de las piedras de las que se extraerán las muestras) y a mayor resolución (escala de centímetros en lugar de metros). De esta manera se podría tener una comprensión más acabada de la manera en que la comunidad perifítica reacciona a la influencia de la cuenca. La idea de realizar transectas de conductividad es la primera vez que se emplea para una suposición de este tipo, con lo cual su aplicabilidad necesita de la continuidad de estudios. De todas maneras, los resultados obtenidos permiten apreciar la diferencia que existe entre los sitios relevados, mostrando que la variación es mayor en los sitios más afectados. El crecimiento diferencial de la comunidad perifítica en distintos sectores del lago aporta una prueba más de que en efecto en los sitios donde se registra un ingreso considerable de nutrientes, la comunidad reacciona aumentando su biomasa.

El viento representa un factor modelador de los desarrollos de perifiton en las costas del lago Nahuel Huapi, siendo esta influencia más marcada en los sitios que no están sometidos a alteración directa (N16) que en los que reciben influencia antrópica (N14). En tal sentido, podría pensarse que los vientos son un factor abiótico con fuertes influencias en los desarrollos de las comunidades biológicas en Patagonia, constituyendo un importante factor de regulación de las poblaciones que crecen en condiciones naturales. En estos sitios se sumarían los efectos de las bajas concentraciones de nutrientes (limitando los desarrollos de perifiton) con el control ejercido por el oleaje sobre la comunidad. Al aparecer una influencia antrópica sobre el cuerpo de agua,

los factores abióticos comenzarían a perder peso como controladores de los sistemas biológicos, pasando a ser secundarios frente, por ejemplo, a la contaminación (ya que el ingreso de nutrientes disminuiría la limitación de los mismos). Reuter *et al.* (1986) le adjudican importancia a las olas en la zona litoral del lago Tahoe, ya que aumenta la disponibilidad relativa de nutrientes y permite en consecuencia un cambio en la dominancia de la comunidad perifítica de cianofitas a diatomeas. Dichos autores no contemplan la influencia negativa que podría tener el oleaje como modelador de la comunidad perifítica, algo que queda manifiesto en el presente trabajo.

La costa del lago Nahuel Huapi sobre la que se asienta San Carlos de Bariloche, muestra una comunidad perifítica con desarrollos algales evidentes en los meses de verano y en las zonas que reciben un impacto marcado de la ciudad (N2, N1, N5; Fig. 1). Los masivos desarrollos algales representan una disminución en la calidad del agua desde el punto de vista recreacional y estético (mal aspecto, olores, etc.). Se ha visto en otras partes del mundo (Horner *et al.*, 1983) que los altos niveles de biomasa perifítica pueden afectar adversamente la calidad del agua para propósitos recreacionales y de consumo humano.

Capítulo 3

Capítulo 3

DISTRIBUCIÓN DEL PERIFITON EN UN RÍO CON ALTO APORTE DE NUTRIENTES DE LA CUENCA POR EFECTO DE LA ACIDEZ (RÍO AGRIO)³

Introducción

Los ambientes de características extremas han comenzado a interesar a los investigadores debido a razones básicas (se piensa que algunos casos representarían condiciones similares a las que dieron origen a la vida en el planeta) y aplicadas (uso de organismos o productos derivados de ellos en procesos industriales y biotecnológicos) (Johnson, 1998). Los ambientes con altos niveles de acidez entran dentro de la categoría de ambientes extremos, sin embargo, otros ambientes también podrían serlo por ejemplo, por alta temperatura. En este trabajo se hará referencia a los ambientes ácidos.

Gran parte de los estudios de ambientes ácidos fueron realizados en cuerpos de agua producto de la acidificación por actividades humanas (lluvia ácida, explotaciones mineras), en su gran mayoría en Europa o América del Norte. Una importante serie de estudios se llevaron a cabo en la zona de los lagos experimentales (ELA, Canadá) para probar los efectos de la acidificación en los cuerpos de agua y de que manera ésta influenciaba a las comunidades biológicas (Turner *et al.*, 1987). Asimismo, en Alemania y en el Reino Unido son importantes los avances realizados, principalmente, en la comprensión de los ambientes ácidos como consecuencia de las actividades de explotación minera (Geller *et al.*, 1998; Whitton & Diaz, 1981). Sin embargo, los ambientes naturales extremadamente ácidos son escasos en el mundo.

Los efectos sobre la biota, en relación a drenajes ácidos de minas, han sido estudiados por diversos autores (Elwood & Mulholland, 1989; Genter, 1996). En general, se ha observado que con la disminución del pH se producen cambios en la estructura del perifiton debido a que especies ácido-tolerantes se transforman en dominantes de la comunidad. Resultados similares fueron observados en sistemas acuáticos afectados por precipitación ácida (Elwood & Mulholland, 1989). Mientras que la composición de especies cambia con la disminución del pH ó con el incremento de la concentración de metales, la biomasa puede permanecer estable o aún incrementarse como consecuencia de la disminución del pastoreo de invertebrados. Estos últimos son, usualmente, más sensibles que algunas algas a los cambios en la composición química del agua (Elwood & Mulholland, 1989) y tienden a desaparecer.

Los efectos ecológicos de la deposición de hidróxidos de metales han sido menos estudiados que la toxicidad por metales o por acidez. McKnight & Feder (1984) encontraron que la deposición de hidróxidos de Fe y Al tenían un efecto mayor sobre el perifiton e invertebrados que el pH u otros metales disueltos. Sheldon & Skelly (1990) encontraron que la deposición de óxidos de metales asociados con bacterias limitaba la

³ Partes de este capítulo están incluidas en el siguiente trabajo:

-Baffico, G.; Diaz, M.; Wenzel, M.; Koschorreck, M.; Schimmele, M.; Neu, T. and Pedrozo, F. 2004. Community structure and photosynthetic activity of epilithon from a highly acidic (pH \leq 2) mountain stream in Patagonia, Argentina. *Extremophiles*, 8: 463-473.

colonización y el crecimiento de las algas. Niyogi *et al.* (1999) estudiaron el efecto de la concentración relativa de Fe y Al sobre el perifiton, observando que la deposición sobre el lecho del río era el principal factor que controlaba la biomasa de *Ulothrix*. La precipitación de hidróxidos de metales es una característica típica de ambientes lóticos que reciben drenajes ácidos de mina. La presencia de incrustaciones "amarillas" o "blancas" en el lecho de los ríos es la primera evidencia de la precipitación de metales como consecuencia de la acidez. Estas incrustaciones amarillas y blancas se observan en el sistema ácido volcánico del Río Agrio - Lago Caviahue (Provincia de Neuquén).

En cuanto a las comunidades algales, los ambientes ácidos -lénticos y lóticos- están caracterizados por una baja diversidad (Whitton & Diaz, 1981; Pedrozo *et al.*, 2001) y alta productividad (Sheath *et al.*, 1982; Planas *et al.*, 1989). Las comunidades de perifiton en zonas litorales de lagos acidificados, están dominadas principalmente por algas verdes filamentosas del orden Zygnematales (Turner *et al.*, 1987). Tanto en ambientes ácidos naturales como en contaminados, las especies algales presentes en el perifiton suelen ser similares y la más ampliamente distribuida es *Euglena mutabilis*, seguida por diatomeas naviculoides (*Pinnularia acoricola*, *Eunotia exigua*, *Nitzschia* spp), *Gloeochrysis turfosa*, *Chlamydomonas* spp y *Ulothrix zonata* (Lackey, 1939; Whitton & Diaz, 1981; Sheath *et al.*, 1982; Nixdorf & Kapfer, 1998).

En los ambientes de extrema acidez está ampliamente aceptado que el carbono es el nutriente limitante para la fotosíntesis (Schindler & Holmgren, 1971; Nixdorf *et al.*, 1998). A pH bajo (< 4), el carbono inorgánico disuelto solo está presente como CO₂ molecular y ácido carbónico, y su concentración no debería exceder los 0,31 mg C l⁻¹ (0 °C y a nivel del mar) si solo estuviera regulado por la ley de Henry (Mackereth *et al.*, 1978). Sin embargo, Satake & Saijo (1974), realizaron mediciones de C inorgánico encontrando concentraciones superiores a las esperadas debido a la respiración de descomponedores. Muchas de las generalizaciones respecto a la limitación por C provienen de estudios en lagos acidificados por lluvia ácida o minería (Stumm & Schnoor, 1995). En este contexto es posible pensar que la limitación proviene de que algas adaptadas a un estado previo del lago no ácido, fueron forzadas a crecer en una nueva condición. En la cuenca del Río Agrio, la situación podría ser completamente distinta, debido a que las poblaciones naturales en el río y en el lago hacen unos 10.000 años que se encuentran creciendo en aguas ácidas. Durante este tiempo hubo amplias oportunidades de que los organismos de sitios ácidos colonizaran el ambiente y las especies evolucionaran adaptadas a muy bajo pH.

Al presente, se tiene una comprensión bastante completa de lo que le ocurre a un cuerpo de agua como consecuencia de su acidificación siendo más limitada con respecto a las condiciones en ambientes que siempre o por grandes períodos de tiempo (> 10.000 años) fueron ácidos.

Objetivo

Estudiar la influencia de los cambios de composición química sobre la distribución del perifiton en una cuenca con alta concentración de nutrientes.

Area de estudio

El Río Agrio Superior (Fig. 1) tiene su nacimiento cercano al cráter del volcán Copahue (2.965 m s.n.m.) y está situado en el Parque Provincial Copahue-Caviahue (37° 53' S, 71° 02' O) en la zona andina centro-norte de la provincia de Neuquén. Las rocas predominantes en la cuenca son del tipo basaltos a lavas andesíticas con algunos piroclastos, generalmente ricos en Fe

(Pesce, 1989). La longitud del mismo es de 13,5 Km (pendiente = 8,37 %) y presenta numerosas cascadas y tres tributarios principales: Río Rojo (pH = 3,59; cond. = 73 mS cm⁻¹) y Río Jara (pH = 7,15; cond. = 47 μS cm⁻¹) sobre la margen norte; Río Blanco (pH = 6,42, cond. = 465 μS cm⁻¹) sobre la margen sur. Asimismo, presenta marcadas fluctuaciones diarias de temperatura, pH, conductividad y oxígeno disuelto en un mismo sitio (Schimmele, 2000) y a lo largo de su recorrido (Pedrozo *et al.*, 2001). Desagua en el lago Caviahue, en donde nace el Río Agrio Inferior (más detalles en Fig. 6) que es tributario del Río Neuquén.

La vegetación dominante en la cuenca del Río Agrio Superior es el Pehuén (*Araucaria araucana*), rodeada de vegetación arbustiva baja y lenga (*Nothofagus pumilio*). Las precipitaciones oscilan entre 2.000 mm (en el límite con Chile) a 900 mm (extremo oriental del lago). La temperatura media es de 18°C en Enero y 4°C en Julio (Delpino *et al.*, 1997).

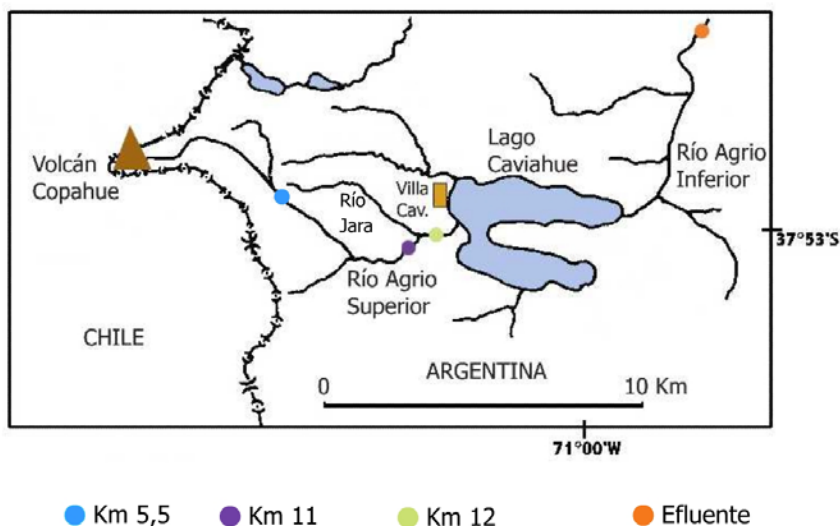


Figura 1: Río Agrio y lago Caviahue.

Distribución del perifiton del Río Agrio Superior

Primera parte

Metodología

Desde septiembre de 1998 hasta noviembre de 1999 se tomaron muestras estacionales de la comunidad perifítica en el Río Agrio en los sitios Km 12 y Efluente (Fig. 1), así como también se registraron variables ambientales (temperatura, pH y conductividad). Las muestras de perifiton se colectaron en el canal principal del río. En cada sitio, se rasparon piedras por medio de un muestreador de superficie conocida (tipo Snoeijs & Snoeijs, 1993) de 10 cm². Del raspado resultante se separó una alícuota para estimar la biomasa y otra para realizar recuentos y determinaciones algales. La primer alícuota se filtró por filtros de fibra de vidrio (Whatman GF/C) y se conservó en freezer hasta su posterior análisis, mientras que la segunda se conservó con solución de

formol para posterior conteo. La biomasa perifítica se estimó por la concentración de clorofila *a* (acetona 90 % y espectrofotometría; APHA, 1985) con corrección por feopigmentos. La densidad del perifiton se evaluó por recuento de células bajo microscopio invertido (método de Utermöhl). Para cada muestra, se contó un mínimo de 100 células del taxón dominante y se enumeraron por lo menos 200 células en total. Las determinaciones de las distintas especies algales se realizaron bajo microscopio (×1250) según Patrick & Reimer (1966 y 1975), Bourrelly (1972), Germain (1981) y Wehr & Sheath (2003).

Durante enero de 2000 se realizó un relevamiento extensivo de todo el Río Agrío Superior (desde las nacientes hasta la desembocadura) para registrar la distribución de autótrofos a lo largo del mismo.

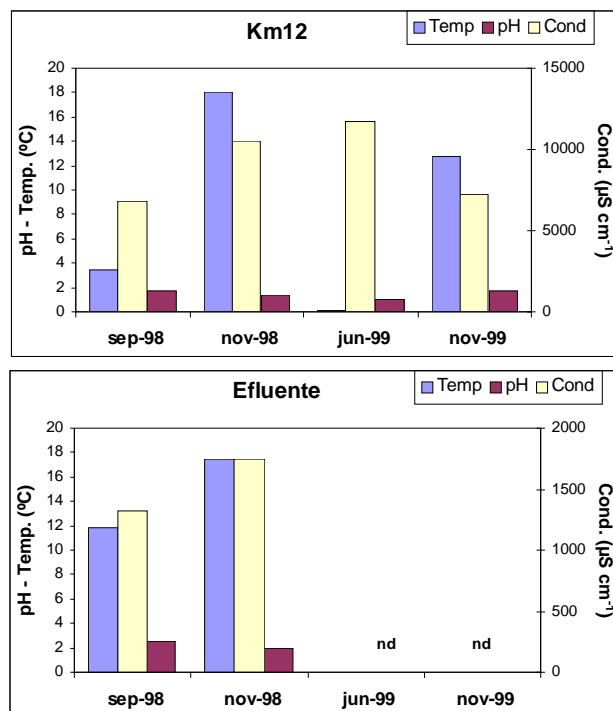


Figura 2: Variables registradas a lo largo del período de muestreo en el Río Agrío. Sitio Km12: Río Agrío Superior; Efluente: Río Agrío Inferior. nd = no hay dato.

Resultados

Las mediciones de las variables realizadas a lo largo del período de muestreo se muestran en la Fig. 2. El pH resultó siempre menor a 2 en el Río Agrío Superior, mientras que en el sitio Efluente estuvo alrededor de este valor. La conductividad resultó mayor aguas arriba del lago (Km 12) que aguas abajo (Efluente).

La concentración de clorofila *a* en las muestras de perifiton arrojó valores no detectables a pesar de que los filtros mostraban color verde. Bajo microscopio óptico de luz blanca las algas se veían en buen estado fisiológico (al menos no existían signos de ruptura celular o degradación del cloroplasto), con lo cual el método estándar de determinación de clorofila no pareció funcionar correctamente en las muestras provenientes de este ambiente.

La densidad de la comunidad perifítica fue muy variable a lo largo del período de muestreo y en la Fig. 3 se puede observar su variación. La comunidad estuvo dominada principalmente por una especie de

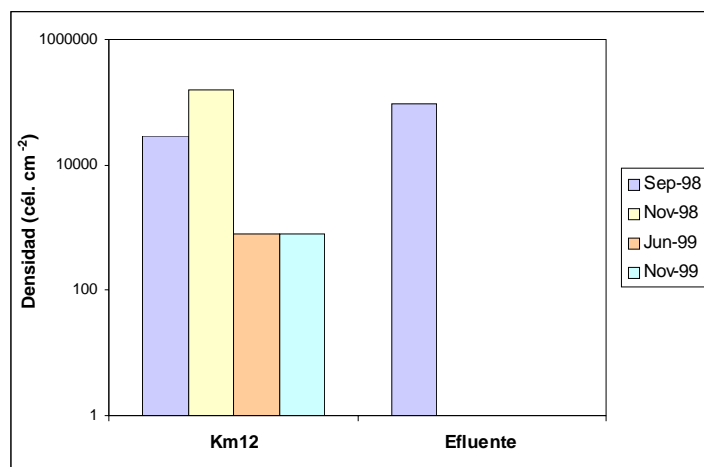


Figura 3: Densidad de perifiton en el Río Agrío a lo largo del período de muestreo.

Chrysophyceae (*Gloeochrysis* sp) la que se encontró asociada a “agregados” de materia orgánica e hifas de hongos. En consecuencia, fue difícil determinar su densidad correctamente por la metodología estándar (Utermöhl), tal como se aprecia en la Fig. 4, que muestra la complejidad de la matriz. *Gloeochrysis* sp solamente se observó en las rocas del Río Agrío.

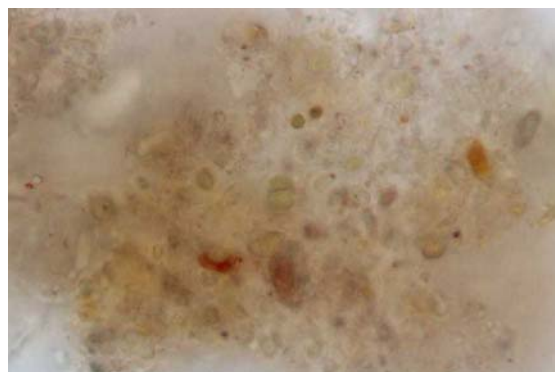


Figura 4: Fotografía bajo microscopio óptico de una muestra proveniente del Río Agrío Superior (400X).

Otra especie frecuente en las muestras de perifiton fue *Euglena mutabilis* (Euglenophyceae) aunque su presencia fue más importante en los sedimentos del Río

Agrío que en las piedras. En tal sentido, durante el relevamiento de enero de 2000, se la pudo observar *in situ* mostrando una tendencia a la migración vertical en los mismos durante el día. En las primeras horas de la mañana los sedimentos del río se veían de color verde, hacia el mediodía el color verde desaparecía y volvía a aparecer hacia las últimas horas de la tarde. Los sedimentos del río son en su mayor proporción arena con algo de material fino.

La presencia de autótrofos en el Río Agrío Superior se registró a partir del Km 5,5 (Fig. 1) hasta su desembocadura en el lago. Asimismo, se vio que el Río Jara (pH ~ 7) produce un efecto sobre el Río Agrío, debido a que en el sitio Km 12 aparecen especies que no se encuentran en el Km 11 (por ej. diatomeas y cianofitas).

Segunda parte

Metodología

Basado en los resultados de la primera etapa de muestreos que permitió obtener información básica sobre el perifiton del Río Agrío, se planteó una segunda etapa que comenzó en marzo de 2000 y comprendía el muestreo intensivo junto con la captación de muestras de agua y mediciones *in situ*. Luego del primer muestreo (marzo 2000) el volcán Copahue hizo erupción (julio 2000) con lo cual desaparecieron las comunidades algales en el Río Agrío Superior. La metodología durante esta segunda etapa se ajustó y cambió como consecuencia de los resultados obtenidos en la primera etapa.

Colección de muestras: Se seleccionaron dos sitios de muestreo en el Río Agrío Superior (Km 11 y Km 12, ver Fig. 1), para realizar mediciones *in situ*, captar muestras de agua y relevar la comunidad perifítica. Fueron necesarios estos dos sitios para evaluar la influencia del Río Jara sobre el Agrío. Se midió temperatura, pH (pHmetro Orion 265) y conductividad (Orion 135) en cada sitio. La conductividad posteriormente fue corregida a 25 °C. Las muestras de agua se almacenaron en botellas plásticas, se conservaron en oscuridad y frío hasta su

posterior análisis en laboratorio. Las muestras de perifiton se colectaron en el canal principal del río. En cada sitio, se rasparon piedras por medio de un muestreador de superficie conocida (Snoeijs & Snoeijs, 1993) y se almacenaron con solución de formol 1 % para posterior conteo. Asimismo, en el sitio Km 12 se tomó una muestra de sedimento (para evaluar la densidad de *E. mutabilis*) por medio de un corer (diámetro 3,4 cm y longitud 20 cm) la cual se conservó en solución de formol 1 %.

Análisis de laboratorio: Debido a las particularidades de las aguas del Río Agrio (pH < 2) la metodología de análisis estándar no es aplicable, por lo tanto se empleó una metodología acorde a las aguas en cuestión. Las muestras para la determinación de sulfatos, cloruros, fósforo reactivo soluble, metales pesados y trazas fueron filtradas a través de filtros de membrana (0,2 µm). Para la determinación de metales pesados y trazas las muestras se fijaron posterior al filtrado con 60 µl de HNO₃ concentrado; las muestras para las determinaciones de silicatos, nitratos, nitritos, amonio y nitrógeno total fueron fijadas con HgCl₂ mientras que las muestras para determinación de fósforo total se fijaron con SO₄H₂ (1:4). Los nutrientes fueron determinados colorimétricamente por un analizador de flujo segmentado, cloruros y sulfatos por cromatografía iónica, aluminio y cadmio por espectrometría de plasma (ICP-OES e ICP-MS, respectivamente), hierro, magnesio, zinc y níquel por medio de espectroscopía de fluorescencia por reflexión total de rayos X (TXRF) (Friese *et al.*, 1997; Schwenke *et al.*, 1999). Todas estas determinaciones fueron realizadas en el UFZ Centre for Environmental Research Leipzig-Halle, Department of Inland Waters Research, Magdeburg, Alemania.

Debido a la dificultad de determinar la densidad celular de *Gloeochrysis* sp por medio de la metodología Utermöhl, ya que las algas se desarrollan en una matriz de material orgánico e inorgánico, se ensayó una técnica empleando un microscopio de epifluorescencia, el que permitió discriminar las células vivas (autofluorescencia del cloroplasto) dentro de la “masa” de material (Fig. 4). No se conoce que esta técnica se haya empleado previamente para el recuento de muestras de perifiton, pero se la empleó porque se trataba de una única especie de alga a la que se la conocía previamente y permitía discriminar muy bien las células vivas del resto del material. La densidad algal de *Gloeochrysis* sp se cuantificó colocando 50 µl de muestra (previo homogeneizado de la misma) entre porta y cubre bajo microscopio de epifluorescencia (Olympus BX40, Japón), usando una excitación de luz ultravioleta (Filtro WU: excitación 330-385 nm, lámpara de mercurio de 50W como fuente de luz) (Hobbie *et al.*, 1977; Booth, 1993). En cada muestra se contaron seis transectas transversales (longitud 32 mm) a lo largo del cubreobjetos y se consideraron como una sola. Los conteos se realizaron por duplicado y la densidad se expresó en células cm⁻².

El biovolumen se calculó usando el programa BIOVOL 2.1 (creado por D. Kirschtel, Universidad de Vermont, USA) con las mediciones de las dimensiones de por lo menos quince individuos de cada especie realizadas bajo microscopio óptico normal (×1000). Debido a que las estimaciones previas de clorofila *a* no produjeron resultados satisfactorios, la biomasa se estimó a partir del biovolumen y se expresó como peso fresco (µg cm⁻²) empleando un factor de conversión de 10⁶ µm³ = 1 µg (Trevisan, 1978). Las estimaciones del contenido de carbono celular y clorofila se realizaron a partir de las siguientes relaciones:

$$\text{biomasa} : C = 0,2 \text{ (Wetzel \& Likens, 1991)}$$

C : clorofila = 50:1 (Reynolds, 1997)

Resultados

La Tabla 1 muestra las mediciones realizadas en marzo de 2000, mientras que la Tabla 2 presenta las concentraciones de micro y macronutrientes en el agua del río. El Río Agrío Superior mostró altas concentraciones de P y bajas de N (en masa, NT:PT < 0,1) principalmente como amonio. El sulfato fue el ion predominante y su procedencia es el ácido sulfúrico generado en el volcán, el cual controla la acidez del Río Agrío. El cloruro le siguió en importancia mientras que los elementos más representativos fueron el aluminio y el hierro así como también los metales traza (por ej. manganeso y zinc).

En la Figura 5 se muestra una fotografía bajo microscopio de epifluorescencia de una muestra de perifiton conteniendo *Gloeochrysis* sp del Río Agrío Superior. En la misma se aprecia la discriminación obtenida por este método para la determinación de las células vivas y la facilidad de la evaluación de su densidad.

La abundancia y la biomasa de *Gloeochrysis* sp en el Río Agrío Superior fue menor aguas arriba de la entrada del Río Jara (sitio Km 11), que en el sitio aguas abajo (Km 12). Los valores de densidad registrada fueron de $3,7 (\pm 1,1) \times 10^5$ células cm^{-2} en el Km 11 y $2,1 (\pm 0,4) \times 10^6$ células cm^{-2} en el Km 12; la biomasa correspondiente fue de $16,33 (\pm 4,92) \mu\text{g cm}^{-2}$ y $92,13 (\pm 15,82) \mu\text{g cm}^{-2}$, respectivamente. La concentración de clorofila calculada fue de $0,07 \mu\text{g cl. a cm}^{-2}$ en Km 11 y $0,37 \mu\text{g cl. a cm}^{-2}$ en Km 12.

Tabla 1: Variables medidas en el Río Agrío Superior en marzo de 2000. Debido a la gran variabilidad diaria en los valores de las variables, se incluye la hora en la que fueron efectuadas las mediciones.

Km	Hora (hs)	Temperatura (°C)	pH	Conductividad (mS cm^{-1} , 25°C)
11	9:50	1,1	1,29	14,6
12	11:30	7,1	2,01	16,0

Tabla 2: Concentraciones de micro y macronutrientes en el Río Agrío Superior en marzo de 2000.

		Km 11	Km 12
TP	mg l^{-1}	2,7	2,3
SRP	mg l^{-1}	2,8	2,3
TN	mg l^{-1}	< 0,2	< 0,2
NO ₃ -N	mg l^{-1}	0,027	0,024
NO ₂ -N	mg l^{-1}	< 0,005	< 0,005
NH ₄ -N	mg l^{-1}	0,086	0,069
SO ₄	mg l^{-1}	2460	2190
Cl	mg l^{-1}	421	378
Al	mg l^{-1}	137	125
Fe	mg l^{-1}	57	53
Si	mg l^{-1}	26,4	25,8
Mn	$\mu\text{g l}^{-1}$	2609	2596
Zn	$\mu\text{g l}^{-1}$	156	132
Ni	$\mu\text{g l}^{-1}$	58	52
Cd	$\mu\text{g l}^{-1}$	4,8	4,1

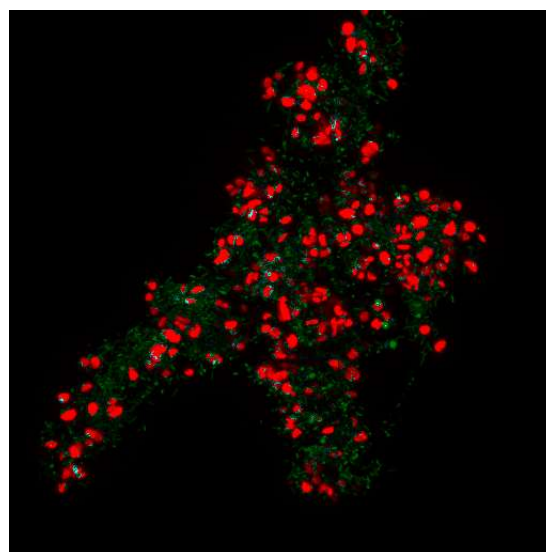


Figura 5: Fotografía bajo microscopio de epifluorescencia de una muestra proveniente del Río Agrío Superior (400X).

Por su parte, *E. mutabilis* solo estuvo presente en los sedimentos del sitio Km 12 ya que en el Km 11 el principal componente del lecho del río son rocas y gravas. La densidad registrada en los sedimentos del Km 12 fue de $1,8 (\pm 0,4) \times 10^5$ células cm^{-2} y su biomasa de $900 (\pm 216)$ $\mu\text{g cm}^{-2}$. Por su parte, la concentración de clorofila calculada fue de $3,91 \mu\text{g cl. a cm}^{-2}$.

Distribución del perifiton a lo largo de un gradiente de pH (2-7).

Metodología

A lo largo de su curso, el Río Agrio recibe tributarios neutros o alcalinos que paulatinamente lo neutralizan, produciendo en consecuencia un gradiente natural de pH. Durante marzo de 2003 se realizó un relevamiento de la comunidad perifítica a lo largo del Río Agrio Superior e Inferior para evidenciar el efecto que pudieran tener los distintos tributarios sobre el Río Agrio y su comunidad epilítica. En tal sentido, se seleccionaron sitios aguas arriba y aguas abajo del ingreso del tributario y en el tributario mismo. En la Fig. 6 se muestran los sitios seleccionados. En cada uno, se registraron variables ambientales (temperatura, pH y conductividad) y se colectaron muestras de agua y de la comunidad perifítica siguiendo la metodología anteriormente definida (pág. 68). En laboratorio, se procesaron las distintas muestras (agua y perifiton) siguiendo los lineamientos definidos precedentemente (pág. 69). La densidad algal se determinó por el método Utermöhl, mientras que la biomasa perifítica por la concentración de clorofila *a* (pág. 67). Con los resultados obtenidos se calculó la diversidad específica y la equitabilidad de la comunidad (como se definiera en Capítulo 2, pág. 43).

Resultados

La Fig. 7 muestra los resultados de las mediciones de pH y conductividad durante marzo de 2003 a lo

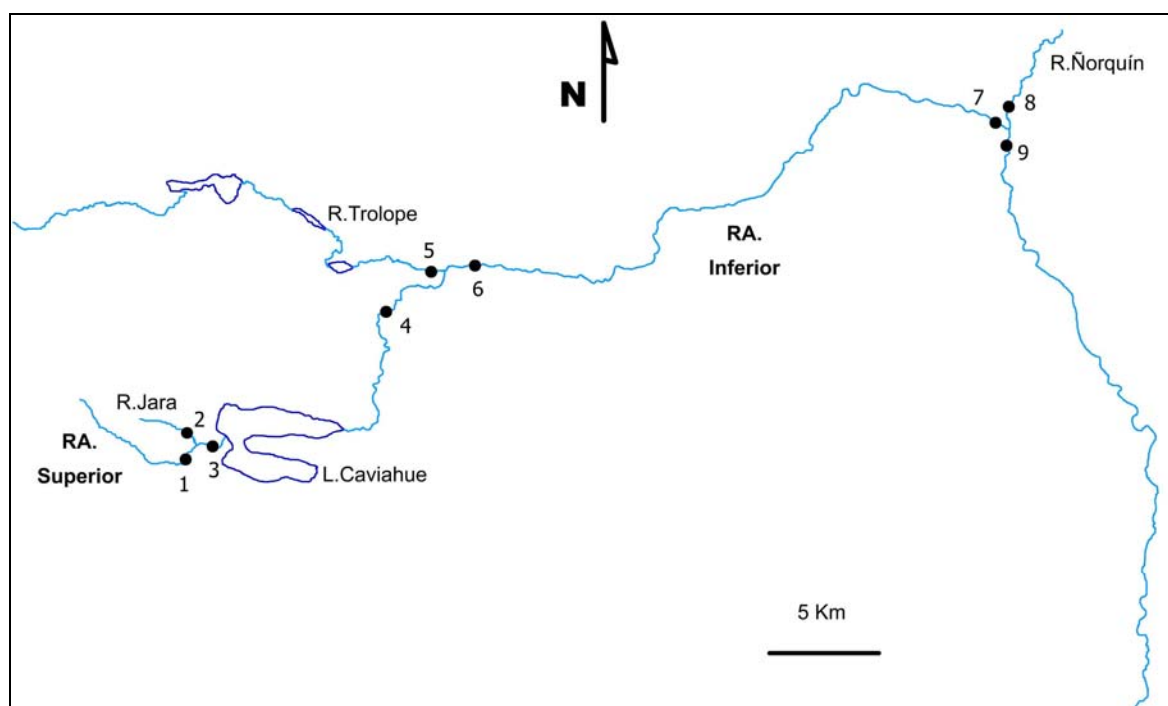


Figura 6: Ubicación de los sitios de muestreo en el Río Agrio y sus tributarios. 1- RA.Km 11; 2- R.Jara; 3- RA.Km 12; 4- RA.Efluente; 5- R.Trolope; 6- RA.Salto; 7- RA.Ruta 21; 8- R.Ñorquín; 9- RA.Ab.Ñorquín.

largo del Río Agrio y sus tributarios. El ingreso de estos últimos (Río Jara, Río Trolope y Río Ñorquín) produjo diferentes efectos sobre el Río Agrio, siendo los más evidentes, el aumento del pH y la disminución de la conductividad, los cuales fueron representativos del patrón químico de la cuenca. Sin embargo, estos efectos no resultaron iguales en cada sector del río, sino que dependieron de cada tributario. En el caso del Río Jara, durante el presente muestreo, mostró valores de pH y conductividad ($4,05$ y $670 \mu\text{S cm}^{-1}$) completamente distintos a los registrados previamente (~ 7 y $47 \mu\text{S cm}^{-1}$). Esta variación sería la consecuencia del desvío de parte del agua del Río Agrio Superior hacia el Río Jara con fines de riego. El Río Trolope es un tributario neutro con aguas de baja conductividad ($70 \mu\text{S cm}^{-1}$) y caudal comparable al del Río Agrio en ese tramo, mientras que el Río Ñorquín es un afluente alcalino, con aguas de moderada cantidad de sales ($288 \mu\text{S cm}^{-1}$) y caudal comparativamente menor al del Río Agrio. Luego del ingreso del Río Trolope se produjo una precipitación de material color anaranjado (hidróxido de hierro) en todo el lecho del Río Agrio hasta su confluencia con el Río Ñorquín. Cuando ingresó éste último los materiales precipitados tuvieron una coloración blanco-grisácea (presumiblemente hidróxido de aluminio) y, aunque microscópicamente evidentes, no fueron tan conspicuos como los anteriores.

En la Tabla 3 y en la Figura 8 se muestra la concentración de iones principales, elementos traza y nutrientes presentes en el agua del Río Agrio así como también en los tributarios muestreados. En general, se aprecia una disminución de las concentraciones en el Río Agrio,

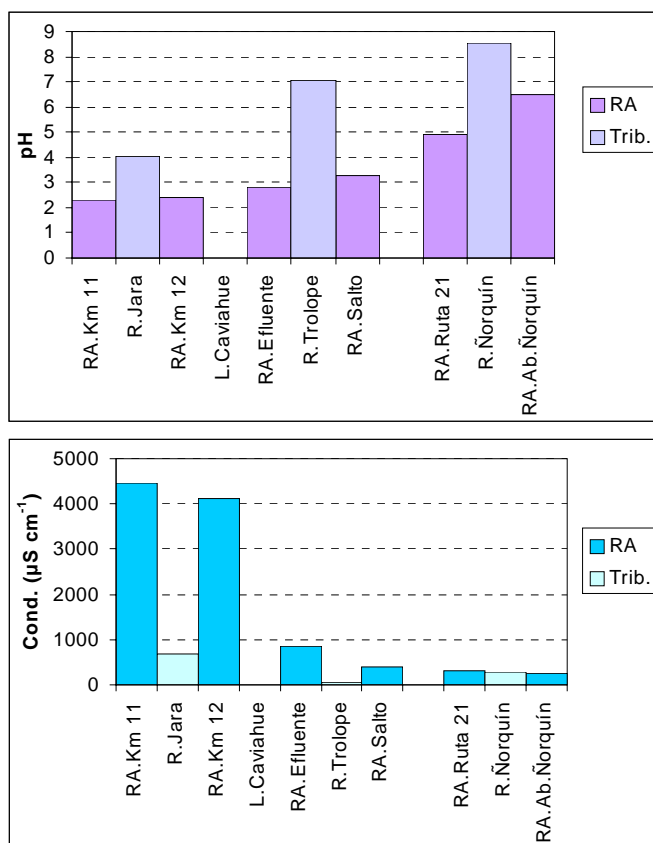


Figura 7: pH y conductividad del Río Agrio y sus principales tributarios durante marzo de 2003.

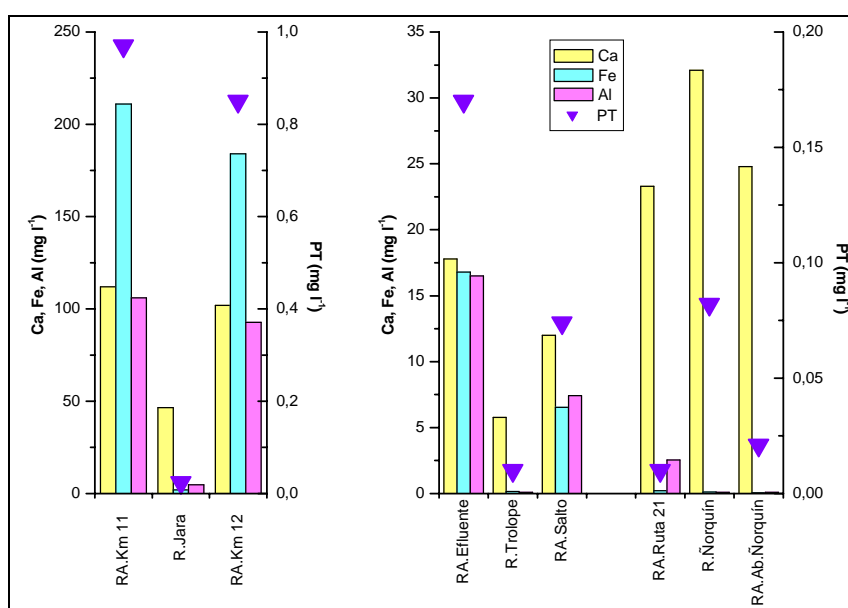


Figura 8: Concentraciones de Ca, Fe, Al y PT a lo largo del Río Agrio y sus principales tributarios durante marzo de 2003.

Tabla 3: Iones principales, elementos traza y nutrientes en el Río Agrío y sus tributarios durante marzo de 2003.

		RA.	R.	RA.	RA	R.	RA.	RA.	R.	RA. Ab.
	unidad	Km 11	Jara	Km 12	Efluente	Trolope	Salto	Ruta 21	Ñorquín	Ñorquín
SO ₄	mg l ⁻¹	1440	282	1335	261	19,9	125	103	24,6	89
Cl	mg l ⁻¹	709	58,6	655	53,9	3,4	26,3	21,3	5,5	18,4
Mg	mg l ⁻¹	216	41	194	16,8	3,87	9,86	12	11,7	12
Na	mg l ⁻¹	104	21,3	93,1	10,6	3,45	7,41	8,91	13,2	9,19
K	mg l ⁻¹	14	6,13	14,4	4,7	1,34	3,1	5,99	3,11	4,74
Mn	mg l ⁻¹	8,96	3,83	8,23	0,785	0,029	0,425	0,162	0,026	0,142
Zn	mg l ⁻¹	0,51	0,03	0,45	0,05	<0,01	0,017	<0,01	<0,01	<0,01
As	µg l ⁻¹	391	1,3	336	17,5	0,5	2	<0,5	1,7	<0,5
Pb	µg l ⁻¹	79,5	1,1	68,1	7,9	0,8	4,6	1,3	0,7	0,7
Ni	µg l ⁻¹	61,3	24,1	58,3	11,3	0,9	5,1	1,8	<0,5	0,9
Cr	µg l ⁻¹	39,6	1,1	34	8,9	0,8	4,5	1,2	0,9	0,8
Cu	µg l ⁻¹	23,7	12,6	22,1	8,5	4	7,8	12,1	3	3,5
Sn	µg l ⁻¹	17,3	3,8	8,4	9,5	2	2,4	<2	<2	<2
Cd	µg l ⁻¹	5,8	0,3	5,3	0,6	<0,2	0,3	<0,2	<0,2	<0,2

		RA.	R.	RA.	RA	R.	RA.	RA.	R.	RA. Ab.
	unidad	Km 11	Jara	Km 12	Efluente	Trolope	Salto	Ruta 21	Ñorquín	Ñorquín
PRS	mg l ⁻¹	0,81	<0,003	0,75	0,12	<0,003	<0,003	<0,003	0,039	<0,003
N-NH ₄	mg l ⁻¹	0,13	0,17	0,12	0,029	<0,011	0,016	<0,011	0,016	<0,011
N-NO ₂	mg l ⁻¹	<0,006	<0,006	<0,006	<0,006	<0,006	<0,006	<0,006	<0,006	<0,006
N-NO ₃	mg l ⁻¹	<0,047	<0,047	<0,047	<0,047	<0,047	<0,047	<0,047	<0,047	<0,047

principalmente, en los sitios en los que recibe el aporte de los tributarios de agua dulce. Solo el Ca aumentó su concentración en el Río Agrío Inferior (entre el sitio Salto y Ruta 21, Fig. 8), posiblemente por el ingreso difuso de agua subsuperficial (mallines). Tanto el P disuelto como el particulado, presentes en altas concentraciones en el Río Agrío Superior, disminuyeron considerablemente a la salida del lago Caviahue, haciéndose no detectable la concentración de PRS luego de la confluencia con el Río Trolope y continuando en éste estado hasta aguas abajo de la confluencia con el Río Ñorquín. De las formas de N disuelto, el amonio disminuyó su concentración a lo largo del Río Agrío Inferior, mientras que tanto nitratos como nitritos estuvieron presentes en concentraciones menores a los límites de detección de los métodos empleados.

Por su parte, la biomasa de perifiton y la densidad algal (Fig. 9) mostraron una disminución (4,8 y 1,3

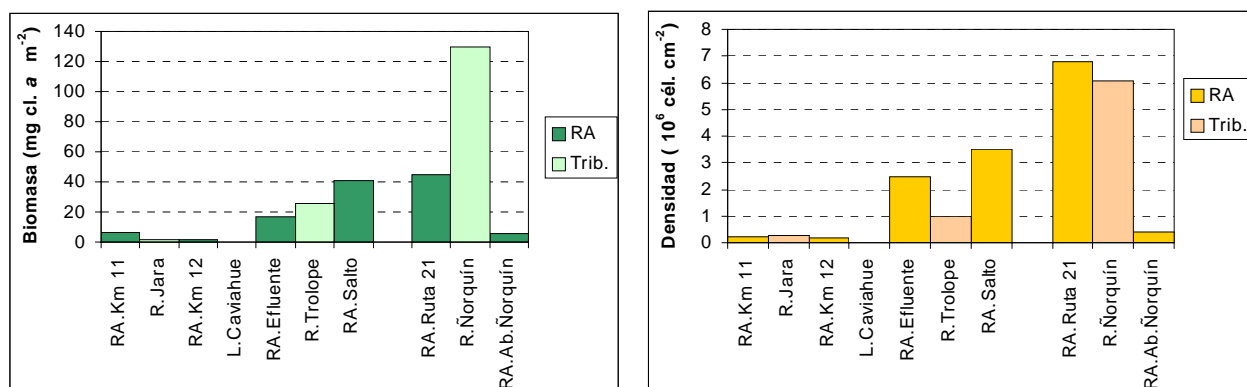


Figura 9: Biomasa de perifiton y densidad algal en el Río Agrío y sus principales tributarios durante marzo de 2003.

veces) como consecuencia del ingreso del Río Jara, un aumento (2,4 y 1,4 veces) luego del ingreso del Río Trolope y nuevamente una disminución (8,5 y 17,3 veces) al ingresar el Río Ñorquín. Asimismo, se observó un incremento importante (12,7 y 14,1 veces) entre el sitio RA. Efluente (saliente del lago Caviahue) comparado con el sitio RA. Km 12 (entrante al lago Caviahue), tanto en biomasa como en densidad.

La diversidad en el Río Agrío en general resultó baja (< 2, Fig. 10) aunque tendió a aumentar hasta aguas abajo del ingreso del Río Trolope (sitio RA. Salto), para posteriormente disminuir levemente en los dos últimos sitios muestreados. Por su parte, la equitabilidad (Fig. 10) se mantuvo prácticamente sin variaciones a lo largo del Río Agrío Inferior (alrededor de 0,6).

La especie dominante en el Río Agrío Superior resultó *Euglena mutabilis*, acompañada en menor proporción por Prymnesiophyceae. En el Río Agrío Inferior la especie dominante fue *Keratococcus raphidioides* en el sitio Efluente (por deriva del lago Caviahue, ya que es una especie fitoplanctónica) acompañada por clorofitas filamentosas (*Ulothrix* spp, *Mougeotia* sp., *Klebshormidium* sp.); cambiando a una dominancia de clorofitas filamentosas a partir del ingreso del Río Trolope. Esta dominancia se mantuvo hasta el ingreso del Río Ñorquín en donde ocurrió una co-dominancia entre *K. raphidioides* y clorofitas filamentosas.

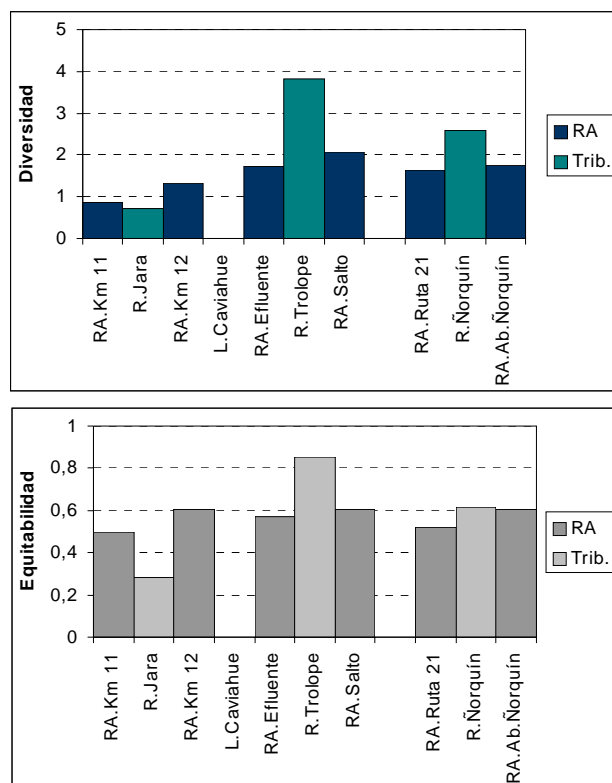


Figura 10: Diversidad y equitabilidad algal en el Río Agrío y sus principales tributarios durante marzo de 2003.

Tasa de fotosíntesis en el perifiton del Río Agrio Inferior a pH < 3

Metodología

Por medio de la incubación *in situ* de botellas claras y oscuras con agua y perifiton del Río Agrio Inferior (sitio Efluente, ver Fig. 1) se determinó la producción y consumo de CO₂ de la comunidad. La experiencia se realizó por triplicado y se extendió desde las 9:30 hasta las 14:30 horas de un día soleado y sin nubes (02/03/2001). Al inicio de la misma, se llenaron tres botellas especiales (para medición de CO₂, Fig. 11) con agua del río sin que burbujeara, para la determinación de la concentración inicial de CO₂ en el agua. Las mismas se transportaron inmediatamente al laboratorio



Figura 11: Vista de las botellas claras y oscuras empleadas para la determinación de CO₂ en el Río Agrio Inferior (Efluente).

(mantenidas a la temperatura del río) para su análisis. Se procedió a llenar de la misma manera las botellas claras y las oscuras (envueltas en papel aluminio). En cada botella se colocó una muestra de algas tomadas de las piedras del río (mediante raspado y manipulación con pinzas) y se procedió a cerrar la botella cuidando de que no quedaran burbujas de aire en la misma. Se registró la temperatura del agua, el pH y la conductividad en el río. Se conservaron en solución de formol 1 % muestras de la comunidad para su posterior determinación.

Transcurrido el período de incubación, se registró nuevamente temperatura del agua, pH y conductividad del río y se procedió a retirar las botellas del ambiente para su inmediato traslado al laboratorio (igualmente mantenidas a la temperatura del río).

En laboratorio se determinó la concentración final de CO₂ en cada botella y se les midió pH y conductividad. El contenido de cada una de las botellas fue filtrado por filtros de fibra de vidrio (Whatman GF/C) para la posterior determinación de biomasa de perifiton (clorofila *a*).

La determinación de CO₂ se realizó por medio de un cromatógrafo de gases (SRI 8610 C) equipado con un detector de ionización por llama, calibrado con estándares de CO₂. Para la toma de la muestra de gas de cada botella se procedió de la siguiente manera: en cada botella se inyectó en campo una cantidad conocida (5 ml) de aire libre de CO₂ (bombeado a través de una columna de soda lime y recogido por medio de una jeringa) mientras se desplazaba un volumen equivalente de agua (a través de una aguja extra insertada en la botella). Desde el momento del agregado del aire hasta el momento del análisis, el CO₂ disuelto en el agua logró un equilibrio con el gas inyectado. En laboratorio, se tomó una muestra del gas contenido en cada botella (200 µl, a través de una jeringa calibrada) y se lo inyectó en el cromatógrafo, obteniéndose una lectura directa (ppm) de la concentración de CO₂ en el gas. Para el cálculo de la concentración del CO₂ disuelto (µmol l⁻¹) en el agua en cada una de las botellas se empleó la siguiente ecuación:

$$[CO_2] = \frac{ppm \cdot (V_{gas} + \alpha \cdot (V_{bot} - V_{gas})) \cdot K}{(V_{bot} - V_{gas})}$$

donde:

ppm es la lectura del instrumento

V_{gas} es el volumen de gas inyectado a la botella (en ml)

V_{bot} es el volumen total de la botella (en ml)

α su valor está tabulado y dependerá de la temperatura de la muestra

K es la constante del gas ideal (0,0409).

Para la determinación de la concentración de clorofila *a* se extrajo el pigmento con acetona 90 % y posteriormente se evaluó la absorbancia por medio de espectrofotómetro (APHA, 1985) con corrección por feopigmentos.

Resultados

La temperatura en el río al inicio de la experiencia fue de 10,8 °C mientras que al final de la misma fue de 15,6 °C. El pH descendió levemente de 2,71 a 2,56 mientras que la conductividad por su parte varió entre 1.767 $\mu S\ cm^{-1}$ y 1.507 $\mu S\ cm^{-1}$, al inicio y final de la experiencia, respectivamente. La concentración de CO_2 en el agua del Río Agrio resultó mayor a la esperada por la disolución del aire en agua. En tal sentido, la concentración calculada a partir de nomogramas para el Río Agrio Inferior fue de 0,17 $mg\ C\ l^{-1}$ (a 10 °C y 1.650 m s.n.m.) mientras que la concentración calculada a partir de la medición de CO_2 fue de 0,27 $mg\ C\ l^{-1}$.

Las muestras de la comunidad perifítica mostraron que la misma estuvo principalmente representada por *Ulothrix* sp y *Gloeocharis* sp y en menor proporción *Euglena mutabilis*.

Al final de la experiencia de

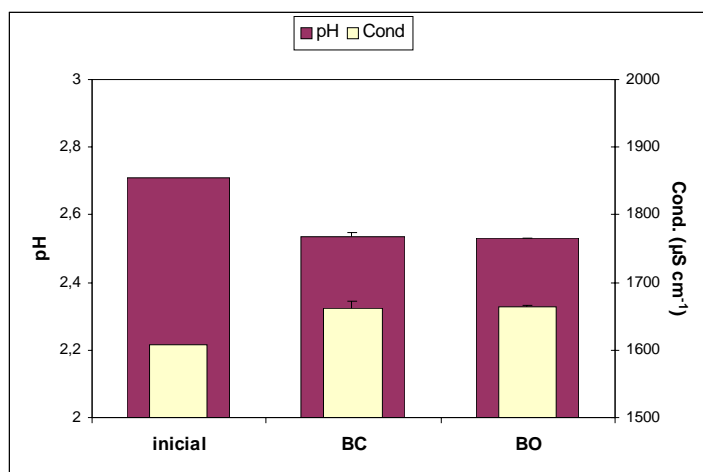


Figura 12: Promedio y desvío estándar del pH y la conductividad al inicio y al final del periodo de incubación dentro de las botellas, en la experiencia realizada en el Río Agrio Inferior. BC = botellas claras, BO = botellas oscuras.

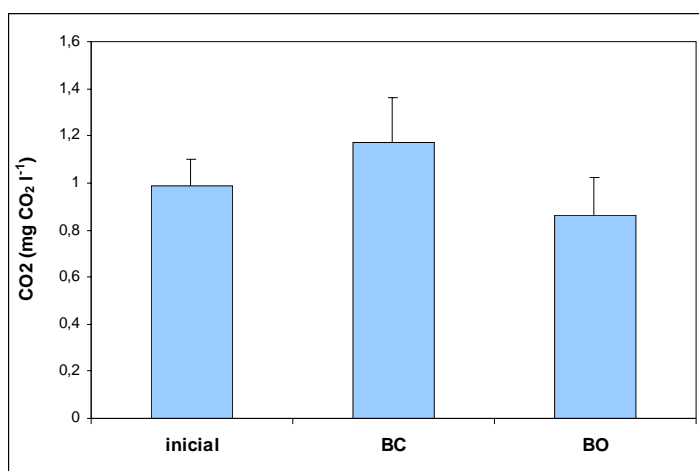


Figura 13: Concentración promedio y desvío estándar (n = 3) de CO_2 inicial y finales en la experiencia realizada en el Río Agrio Inferior. BC = botella clara, BO = botella oscura

incubación el pH dentro de las botellas descendió levemente en ambos tratamientos (Fig. 12) mientras que la conductividad aumentó levemente tanto en las botellas claras como en las oscuras (Fig. 12).

Por su parte, la concentración promedio de CO_2 en las botellas claras al final de la experiencia resultó mayor que la concentración inicial, mientras que en las oscuras fue menor (Fig. 13). Debido a que la cantidad de perifiton colocado en cada botella

no fue la misma, fue necesario corregir el valor de CO_2 medido por la biomasa respectiva. De esta manera, cuando se realizó la corrección por biomasa y tiempo de incubación se obtuvo que en las botellas claras hubo una menor cantidad de CO_2 que en las oscuras (Fig. 14). La tasa de fotosíntesis bruta resultó en consecuencia $0,023 \text{ mg CO}_2 (\text{mg clo. a})^{-1} \text{ h}^{-1}$.

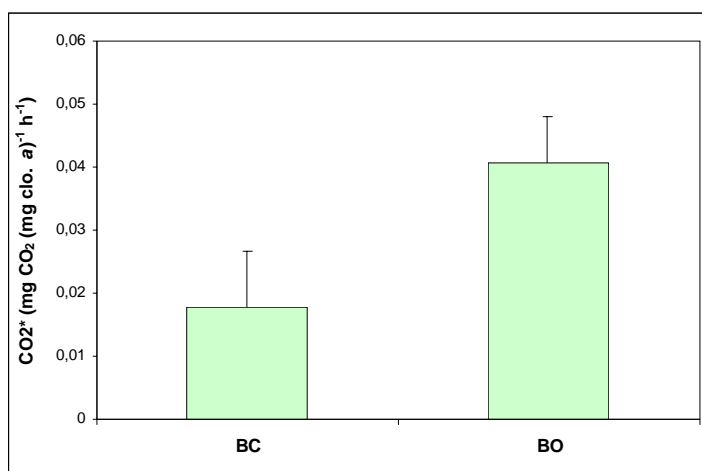


Figura 14: Promedio y desvío estándar ($n = 3$) de la concentración de CO_2 corregida por biomasa y tiempo de incubación del perifiton del Río Agrío Inferior. BC = botellas claras, BO = botellas oscuras.

Discusión

De acuerdo a la información disponible y a los resultados del presente estudio, está claro que el ion sulfato que proviene del ácido sulfúrico generado por el volcán, es el que controla la acidez del agua del Río Agrio Superior (Pedrozo *et al.*, 2001). Este río es un ambiente extremo no solo por el bajo valor de pH de sus aguas sino también por las altas concentraciones de metales pesados y las fluctuaciones de la temperatura y la conductividad, las cuales tienen un profundo efecto sobre la composición, la biomasa y la productividad algal.

Las concentraciones de metales pesados medidas en este estudio concuerdan con los valores dados en la literatura para cuerpos de agua ácidos en áreas volcánicas (Sheat *et al.*, 1982) pero, en general, son mayores que los valores registrados en lagos de minas y drenajes de minas (Nixdorf & Kapfer, 1998; Lessmann *et al.*, 1999; Niyogi *et al.*, 1999). Si se comparan las concentraciones encontradas en el Río Agrio Superior con la media de las concentraciones para lagos patagónicos neutros (Markert *et al.*, 1997) las mismas resultan mucho mayores (entre 20 y 2000 veces, dependiendo del elemento). Algunos metales pesados son micronutrientes esenciales para las algas, pero a altas concentraciones pueden resultar tóxicos. Las concentraciones de elementos (Cd, Zn, Ni, Al y Fe) medidas en este estudio caen en el rango que estimularía el crecimiento de *Euglena mutabilis* de acuerdo a Olaveson & Nalewajko (2000). Estos autores refieren a esta especie como muy tolerante de la toxicidad por metales. A pesar de las altas concentraciones de metales registradas, las poblaciones de *Gloeochrysis* sp y *Ulothrix* sp presentaron densidades elevadas ($> 1 \times 10^6$ células cm^{-2}).

En el Río Agrio Superior las concentraciones de N-NH₄ fueron tres veces mayores que las de N-NO₃. Seguramente la nitrificación está inhibida como consecuencia del bajo pH, algo que ha sido descrito para lagos y ríos acidificados (Schindler, 1985; Rudd *et al.*, 1988). Sin embargo, el Río Agrio Superior tiene una inusualmente alta concentración de P (principalmente disuelto, debido a la acidez) por lo que las algas estarían limitadas por N. Similar limitación ha sido sugerida para el Lago Caviahue por Beamud *et al.* (2007). La alta concentración de P es una consecuencia de la geología local (las rocas predominantes son andesitas) y de la actividad volcánica en la cuenca (Pedrozo *et al.*, 2001). La alta concentración de P y de amonio se originan en las nacientes del Río Agrio (Pedrozo *et al.*, 2001).

La superficie de los sedimentos del Río Agrio Superior estuvo dominada por *E. mutabilis*, la que ha sido reportada como el alga acidófila más ampliamente distribuida en lagos volcánicos y drenajes de minas (Lackey, 1939; Whitton & Diaz, 1981; Johnson, 1998). Los ambientes ácidos (naturales o contaminados) tienen en común una baja diversidad y una alta biomasa, generalmente, de las mismas especies (Whitton & Diaz, 1981; Sheat *et al.*, 1982; Lessmann *et al.*, 2000). Los euglenofitos son organismos móviles que se mueven activamente en los sedimentos. Movimientos dependientes de la luz fueron observados en experimentos con *E. gracilis* (Häder, 1986) y *E. proxima* (Kingston, 1999). A diferencia del sedimento de muchos lagos, la superficie del sedimento en un río poco profundo y de alta transparencia recibe la luz solar completamente, lo que puede conducir a fotoinhibición. La habilidad para moverse dentro del sedimento es una ventaja que les permitiría a estos organismos escapar de la luz directa del sol así como también, encontrar refugio en los mismos durante los eventos de crecida del río. Esta explicación se ajusta a las observaciones realizadas en campo.

En el caso del perifiton localizado sobre las piedras del Río Agrio Superior, el mismo estuvo dominado por la crisofita *Gloeoichrysis* sp. La identificación taxonómica de esta especie no concuerda con ninguna de las cuatro especies descritas para el género: *G. pyrenigera*, *G. turfosa*, *G. apyrenigera* y *G. montana* (Pascher, 1925, 1931; Geitler, 1967; Kalina, 1969). Solamente *G. turfosa* ha sido reportada creciendo en aguas ácidas (pH = 1,8) en asociación con materia orgánica en descomposición (Whitton & Diaz, 1981). La biomasa de crisofitas en el Río Agrio Superior resultó un orden de magnitud menor que la biomasa total de epilíton registrada en el lago 302S (ELA, Canadá) acidificado experimentalmente (pH = 5) (Turner *et al.*, 1991).

Gloeoichrysis sp del Río Agrio Superior crece en asociación con hifas de hongos, lo cual favorecería el desarrollo de ambos organismos en este ambiente extremo. La asociación resultaría en un doble beneficio para el alga ya que se crea un microambiente con bajas concentraciones de metales (Nakatsu & Hutchinson, 1988) y altas concentraciones de CO₂ disponible para la fotosíntesis (Satake & Saijo, 1974; Turner *et al.*, 1987). El alga puede tomar directamente el CO₂ producido por el hongo, evitando de esta manera las pérdidas de C y otros nutrientes de la comunidad. Se sabe que muchas crisofitas son estrictamente autótrofas y en consecuencia solo usan CO₂ como fuente de C (Raven, 1995). Además, una fuente extra de C puede ser esperada de la descomposición de la materia orgánica y la respiración de los organismos. Los valores obtenidos en el Río Agrio confirman una mayor concentración de CO₂ en el ambiente, que la que naturalmente se obtendría como producto de la disolución del aire atmosférico. Como un ejemplo ilustrativo, esta concentración ambiental debería ser suficiente para *Chlorella* que necesita 0,13 mg C l⁻¹ para duplicar su biomasa en 38 minutos (Reynolds, 1997). De esta manera, es posible pensar que el perifiton del Río Agrio no se encuentra limitado por C sino que la limitación podría deberse al N, como consecuencia de su baja concentración y las bajas relaciones que este tiene con respecto al P y al C.

Durante julio de 2000 el volcán Copahue hizo erupción liberando gran cantidad de cenizas sobre toda la zona. Esta erupción tuvo un efecto negativo sobre el perifiton del Río Agrio Superior, ya que eliminó las poblaciones de autótrofos no registrándose algas durante enero y marzo de 2001, sin embargo, durante el muestreo de marzo de 2003 se registraron nuevamente algas aunque la nueva comunidad perifítica resultó levemente distinta a la anterior. *Gloeoichrysis* sp ya no dominaba la comunidad y fue reemplazada por *Euglena mutabilis*. Este evento catastrófico también tuvo consecuencias en la química del Río Agrio Superior, debido a que el pH que había sido siempre menor a 2 se vio incrementado levemente luego de la erupción (> 2). También se modificaron la conductividad (disminuyó) y las concentraciones de diversos iones y nutrientes (SO₄ disminuyó; Cl, Fe, Mn y Zn aumentaron; PT y PRS disminuyeron; NH₄ aumentó).

Como consecuencia del ingreso de tributarios de diversa composición química, el Río Agrio va cambiando a lo largo de su curso. El ingreso del Río Trolope en el Río Agrio Inferior, produce un profundo efecto en este último ya que desde éste punto y en adelante todo el lecho del río se cubre de un depósito color naranja, que si bien es muy evidente pareciera no ser contraproducente para el perifiton. De hecho pareciera ser beneficioso debido a que a partir de este punto se incrementa la producción de la comunidad, reflejándose en mayores biomásas y densidades celulares, así como también en el número de especies, la diversidad y la equitabilidad de la comunidad. Los precipitados de Fe, de acuerdo a lo encontrado por Niyogi *et al.* (1999), no

son deletéreos para *Ulothrix* sp. Por su parte, el ingreso del Río Ñorquín en el Agrio, también produce un efecto sobre el último siendo en este caso negativo, ya que disminuyen todos los descriptores de la comunidad perifítica empleados en este estudio. Nuevamente, se está de acuerdo con lo encontrado por Niyogi *et al.* (*op. cit.*), debido a que los precipitados producidos en este punto serían de Al y los mismos fueron señalados como deletéreos para el desarrollo de *Ulothrix* sp en un río contaminado por drenajes de minas. No está claro porqué la deposición de estos hidróxidos, Fe vs. Al, afecta de manera distinta al perifiton, pero una diferencia es que el Fe puede sufrir fotoreducción y el Al no. Los hidróxidos de Fe que se depositen sobre las algas pueden redisolverse a formas solubles del ion hierro si sufren fotoreducción, proceso que está producido por la luz y puede estar mediado por la materia orgánica (Maranger & Pullin, 2003). Las algas, en particular las especies filamentosas, tienen un buen acceso a la luz y podrán incluso producir sustancias orgánicas que por exudación ayuden a mediar el proceso de fotoreducción dando como resultado una menor sensibilidad a este tipo de deposición. Por el contrario, las deposiciones de Al no sufren ningún proceso fotoquímico que las redisuelva, significando para las algas una fuente de stress ya que para prosperar en ese ambiente necesitan crecer mucho más rápido que la tasa de deposición.

La ausencia de P disuelto (por debajo del límite de detección) a lo largo del Río Agrio Inferior a partir del ingreso del Río Trolope, no parece tener efecto sobre los desarrollos de perifiton, ya que los mismos son considerables y se mantienen constantes a lo largo de más de 20 Km de río (hasta el ingreso del Río Ñorquín). Estos desarrollos son comparables en aspecto, biomasa y densidad algal a los encontrados en el lago Nahuel Huapi en sitios considerados contaminados. La desaparición del P disuelto podría explicarse a través de la dinámica diaria del Fe en el Río Agrio. En un lago, el ion férrico (Fe^{3+}) puede unirse a los PO_4 y precipitar secuestrando P de la columna de agua, luego en los sedimentos y en condiciones anóxicas, estos precipitados sufren una reducción apareciendo ion ferroso (Fe^{2+}) en solución y liberando P a la columna de agua (parte del ciclo del P, Wetzel, 2001). La misma reducción puede ocurrir como consecuencia de la luz (reducción fotocatalizada, Maranger & Pullin, 2003). El Río Agrio es un ambiente bien oxigenado y expuesto a altas irradiancias (1600 m s.n.m.) por lo que a partir del Río Trolope se produce precipitación del Fe y fotoreducción. Parker & Gammons (2004) encontraron un ciclo diario $\text{Fe}^{3+}/\text{Fe}^{2+}$ en el sitio RA.Salto, en donde la concentración del ion ferroso se incrementaba durante el día y disminuía durante la noche, mientras que el ion férrico se comportaba de manera opuesta. Es de suponer entonces, que el P también muestre una dinámica diaria asociada al Fe estando más biodisponible durante el día lo que favorecería la captación fotosintética por parte de las algas. En un arroyo de drenaje de minas con baja concentración de P disuelto y ciclos diarios de Fe (fotoreducción), Tate *et al.* (1995) encontraron que *Ulothrix* era buena competidora en la captación del P frente a los procesos abióticos, desarrollando en consecuencia importantes biomasas.

Por otro lado, al ingresar el Río Ñorquín en el Río Agrio, también se produce una desaparición del P disuelto que proviene del primero, pero en este caso la explicación se encontraría en el Al. Este elemento a bajo pH se encuentra disuelto, pero en el rango de pH 5-6 precipita como hidróxidos de Al que pueden secuestrar PO_4 y que son prácticamente insolubles (Stumm & Morgan, 1981). La desaparición de PO_4 por esta causa fue señalada en un lago acidificado y con altas concentraciones de Al en sus aguas, lo que condicionaba la

producción fitoplanctónica limitándola y ocurriendo en consecuencia una "oligotrofización" del cuerpo de agua (Kopáček *et al.*, 2000 y 2001).

El ciclo diurno del Fe descrito anteriormente también contará con una componente estacional y anual, ya que los mayores o menores caudales del Río Agrío y sus tributarios así como también la cantidad de radiación recibida, modificarán sus condiciones. Por ejemplo, durante las épocas de menor caudal el Río Agrío se neutralizará más rápidamente que durante las épocas de caudal máximo, modificando considerablemente en algunos casos el medio ambiente en el que se desarrolla el perifiton. Asimismo, la fotoreducción del Fe será mínima durante el invierno y máxima durante el verano como consecuencia de la radiación solar. En una cuenca acidificada en USA, se relacionó la dinámica del P, el Fe y el Al con las variaciones de caudal como consecuencia de las precipitaciones, lo que condicionaba el estado trófico del agua (Reinhardt *et al.*, 2004). Puede pensarse entonces que el pH (como variable englobadora de muchos otros procesos) experimentará un corrimiento a lo largo del tiempo, lo que condicionará la distribución de los desarrollos perifíticos en el Río Agrío.

Desde el punto de vista biológico, el ingreso de los tributarios no produce grandes modificaciones en la flora del Río Agrío, ya que las especies algales encontradas antes y después del ingreso de los afluentes son prácticamente las mismas. Evidentemente, las especies que crecen en el Río Agrío (por ejemplo, *Ulothrix* spp), tienen ventajas competitivas (por ejemplo, mayor tolerancia a los metales pesados, mejor captación de P) frente a las que ingresan por el Río Trolope (diatomeas y cianobacterias), ya que no se establecen poblaciones estables de estas últimas. Una situación similar ocurre con el ingreso del Río Ñorquín.

Conclusiones

El perifiton responde rápidamente a la influencia de los nutrientes producidos por la cría intensiva de peces en jaulas como consecuencia de la alta biodisponibilidad de los mismos. Además, es capaz de detectar el impacto producido por esta actividad aún en las primeras etapas de contaminación. Esta demarcación temprana de los aportes contaminantes y la respuesta del perifiton, se identifican por primera vez por lo menos en Patagonia. La modificación de las relaciones N/P del agua, como consecuencia de la liberación de nutrientes en una piscicultura, condicionará el tipo de comunidad perifítica que se desarrolle, dominando las cianofitas si dicha relación es muy baja (< 4). Este valor de N/P se da por vez primera para la región y constituye un dato de suma importancia para evaluar la predicción trófica de lagos. Asimismo, en el caso del lago Nahuel Huapi, el aporte de nutrientes al cuerpo de agua implica en primer término un aumento de la biomasa de la comunidad perifítica, mientras que si los ingresos se prolongan en el tiempo (y en niveles altos) se produce además un cambio en la estructura comunitaria. En los sitios donde no se registra impacto, la comunidad está dominada por diatomeas y cianofitas, mientras que en los sitios con mayor impacto se registra un cambio hacia una dominancia de otras especies de diatomeas y una mayor representación de clorofitas. Para este cuerpo de agua fue posible establecer un valor umbral de $5 \text{ mg cl. } \mu \text{ m}^{-2}$ en verano como representativo de sitios sin impacto. Cuando surge impacto por actividades antrópicas este valor se supera dependiendo de la magnitud del aporte. En Argentina, no se tienen registros de que exista un valor umbral de contaminación detectada a través del perifiton.

En el caso del oleaje (como consecuencia de los vientos que se registran en la región) como otro factor controlador del perifiton, se determinó que tiene influencias sobre los desarrollos de la comunidad en las costas del lago Nahuel Huapi. Principalmente afecta la estabilidad del sustrato y produce el desprendimiento directo de partes de la comunidad. Es un factor primario de control en condiciones naturales que pierde importancia en los sitios que reciben ingreso de nutrientes, como consecuencia de las actividades del hombre. Es la primera vez que se estudia este factor como control del perifiton en la Región Patagónica.

En el sistema ácido del Río Agrío, el bajo pH condiciona altas concentraciones de metales pesados y si bien estos valores no impiden importantes desarrollos de perifiton, sí condicionan la diversidad de la comunidad, ya que esta es baja y aparecen especies que no se encuentran en ambientes neutros. Con respecto a los nutrientes, el P disuelto se halla en concentraciones muy elevadas (debido al bajo pH) lo cual no es frecuente en condiciones naturales, y se sugiere que el perifiton en este sistema estaría limitado por N a diferencia de otros ambientes ácidos en los que la limitación es por C. A medida que el pH del Río Agrío aumenta, como consecuencia del ingreso de tributarios neutros o alcalinos, los desarrollos de perifiton se ven afectados por los mismos (tanto en biomasa como en densidad) produciéndose en cada caso situaciones particulares. En los sitios en donde hay precipitación de hidróxidos de Fe ($\text{pH} > 3$), el perifiton presenta desarrollos comparables (en biomasa y densidad) a sitios contaminados del lago Nahuel Huapi, sugiriendo que estos precipitados no resultan perjudiciales para la comunidad. Además, el ciclo diario que presenta el Fe en estos sitios (fotorreducción) tendría influencia sobre la biodisponibilidad del P disuelto. Por su parte, cuando los precipitados son de

hidróxidos de Al ($\text{pH} > 5$), la comunidad se ve afectada adversamente ya que disminuye de manera considerable la biomasa y la densidad. Este estudio destaca por primera vez para la región la influencia sobre el perifiton de un sistema con alta carga de nutrientes naturales.

De tal modo, regresando a la pregunta original que dió lugar a este estudio, puede decirse que la presencia del perifiton está condicionada por los aportes de nutrientes y existen otros factores en el ambiente, tales como el oleaje (lago Nahuel Huapi), o el control geoquímico (Río Agrio), que determinan la abundancia y la composición de la comunidad perifítica. La presencia de desarrollos masivos de perifiton puede también verificarse en situaciones libres de contaminación antrópica pero con alto aporte de nutrientes naturales.

Agradecimientos

Deseo expresar mi agradecimiento a las siguientes personas por su colaboración con mi trabajo:

Al Dr. Fernando Pedrozo por su dirección.

Al grupo de trabajo, cuyos integrantes me dieron ayuda: Mónica Díaz, Pedro Temporetti y Guadalupe Beamud.

A quienes en distintos momentos me dieron una mano: Adriana Díaz, Horacio Zagarese, Lucía Roselli, Alberto Taiano, Luis Mansilla, Walter Lopez, Pablo Gonzalez.

A la Dra. Nora Baccalá por su ayuda con las cuestiones estadísticas.

A mis amigos por estar siempre: Gustavo Viozzi, Javier Banyuls, Cacho y Anita y los chicos, Mario, Daniela, Pola y Sonia.

A Liliana por su incentivo y apoyo durante todo este tiempo.

Partes del capítulo 1 fueron financiadas por medio de un subsidio de la Comunidad Económica Europea (contrato TS3-CT93-0203) al proyecto “Sustainable development of intensive aquaculture in the Andean-Patagonian Region: Environmental impact and agricultural reutilization of fish farming wastes”.

Partes del capítulo 2 se realizaron en el marco del convenio entre el Departamento Provincial de Aguas (Río Negro), la Autoridad Interjurisdiccional de las Cuencas de los Río Limay, Neuquén y Negro y la Universidad Nacional del Comahue, el cual aportó financiación para el estudio “Evaluación y vigilancia de la calidad del agua del lago Nahuel Huapi – I y II Etapa”.

Partes del capítulo 3 se realizaron por medio de subsidios de la Fundación Antorchas, Fundación Andes (Chile), International Bureau (Alemania), British Council (Reino Unido), Fundación Alexander von Humbolt (Alemania), Fundación Volkswagen (Alemania) y la Universidad Nacional del Comahue.

Deseo agradecer al Lic. Carlos Bustos de la Estación Bariloche (INTA) por facilitarme los datos de velocidad de viento utilizados en el capítulo 2. Los mismos son propiedad del INTA y se usan con permiso, debiendo dirigirse cualquier consulta al respecto al arriba mencionado.

Este trabajo fue realizado por medio de becas de la Universidad Nacional del Comahue (graduado y perfeccionamiento) y CONICET (perfeccionamiento).

La redacción final fue realizada mediante un subsidio de la Fundación Antorchas (Proyecto 13956-12) a quien expreso mi agradecimiento.

Bibliografía

- Aizaki, M. & Sakamoto, K. 1988. Relationship between water quality and periphyton biomass in several stream in Japan. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, **23**: 1511-1517.
- Alcalde, R.; Manuel, M.; Pedrozo, F.; López, W.; Satti, P. & Roselli, L. 1994. *Programa de Evaluación y Vigilancia de la calidad del agua del lago Nahuel Huapi*. Convenio Centro Regional Universitario Bariloche y Dirección Provincial de Aguas de la Provincia de Río Negro.
- APHA 1985. *Standard methods for the examination of water and wastewaters*. 16th edition. American Public Health Association, Washington, DC.
- Baffico, G. D. 1993. *El perifiton como indicador de la calidad de agua de limnótopos andino patagónicos*. Seminario de Licenciatura. Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue. 65 pp.
- Beamud, S. G. 2001. *Influencia de los aportes de nutrientes sobre la calidad del agua de un lago ácido: Lago Caviahue*. Seminario de Licenciatura. Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue. 120 pp.
- Beamud, S. G.; Diaz, M. M. & Pedrozo, F. L. 2007. Summer phytoplankton composition and nitrogen limitation of the deep, naturally-acidic (pH~2.2) Lake Caviahue, Patagonia, Argentina. *Limnologica*, **37**: 37-48.
- Bergheim, A. & Asgard, T. 1996. Waste production from aquaculture. En: Baird, Beveridge, Kelly & Muir (eds.), *Aquaculture and Water Resource Management*. Blackwell Science, p. 50-80.
- Beveridge, M. C. 1986. Piscicultura en jaulas y corrales. Modelos para calcular la capacidad de carga y las repercusiones en el ambiente. *FAO Doc. Téc. Pesca*, **255**: 1-100.
- Biggs, B. J. F. & Close, M. E. 1989. Periphyton biomass dynamics in gravel bed rivers: the relative effects of flows and nutrients. *Freshwat. Biol.*, **22**: 209-231.
- Biggs, B. & Gerbeaux, P. 1993. Periphyton development in relation to macro-scale (geology) and micro-scale (velocity) limiters in two gravel-bed rivers, New Zealand. *N. Z. J. Mar. Freshwat. Res.*, **27**: 39-53.
- Biggs, B. J. F.; Smith, R. A. & Duncan, M. J. 1999. Velocity and sediment disturbance of periphyton in headwater streams: biomass and metabolism. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, **18**: 222-241.
- Booth, B. 1993: Estimating cell concentration and biomass of autotrophic plankton using microscopy. En: P. Kemp, B. Sherr, E. Sherr, and J.J. Cole (eds.), *Handbook of methods in aquatic microbial ecology*. CRC Press, Inc., Florida.
- Bothwell, M. 1988. Growth rate responses of lotic periphytic diatoms to experimental phosphorus enrichment: the influence of temperature and light. *Can. J. Fish Aquat. Sci.*, **45**: 261-270.
- Bothwell, M.; Sherbot, D.; Roberge, A. & Daley, R. 1993. Influence of natural ultraviolet radiation on lotic periphytic diatom community growth, biomass accrual, and species composition: short-term versus long-term effects. *J. Phycol.*, **29**: 24-35.
- Bourrelly, P. 1972. *Les Algues d'eau douce. Algues vertes*. Éditions N. Boubée & Cie, Paris, France.

- Bowden, W.; Peterson, B.; Finlay, J. & Tucker, J. 1992. Epilithic chlorophyll *a*, photosynthesis, and respiration in control and fertilized reaches of a tundra stream. *Hydrobiologia*, **240**: 121-131.
- Brion, C.; Puntieri, J.; Grigera, D. & Calvelo, S. 1988. *Flora de Puerto Blest y sus alrededores*. Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue. Argentina. 201 pp.
- Brylinsky, M. & Mann, K.H. 1973. An analysis of factors governing productivity in lakes and reservoirs. *Limnol. Oceanogr.*, **18**:1-14
- Bushong, S. & Bachmann, R. 1989. In situ nutrient enrichment experiments with periphyton in agricultural streams. *Hydrobiologia*, **178**: 1-10.
- Casco, M. A. 1994. Variación espacio temporal del ficoperifiton epilítico del embalse Ezequiel Ramos Mexía (Argentina). *Tankay*, **1**: 192-194.
- Cattaneo, A. & Kalff, J. 1980. The relative contribution of aquatic macrophytes and their epiphytes to the production of macrophyte beds. *Limnol. Oceanogr.*, **25**: 280-289.
- Cattaneo, A. & Kalff, J. 1986. The effect of grazer size manipulation on periphyton communities. *Oecologia*, **69**: 612-617.
- Chessman, B.; Hutton, P. & Burch, J. 1992. Limiting nutrients for periphyton growth in sub-alpine, forest, agricultural and urban streams. *Freshwat. Biol.*, **28**: 349-361.
- Cope, W. & Rada, R. 1992. Accumulation of mercury by *Aufwuchs* in Wisconsin Seepage Lakes: Implications for monitoring. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.*, **23**: 172-178.
- Cordini, J. R. 1950. Algunas características limnológicas del lago Nahuel Huapi. *Anales del Museo Nahuel Huapi Dr. Francisco P. Moreno*, **2**: 113-127.
- DeLong, M. D. & Brusven, M. A. 1992. Patterns of periphyton chlorophyll *a* in an agricultural nonpoint source impacted stream. *Wat. Res. Bull.*, **28(4)**: 731-741.
- Delpino, D.; Varekamp, J. & Bermudez, A. 1997. Influencia de un sistema volcánico activo sobre un lago de origen glacial: Lago Caviahué, Neuquén, Argentina. *VII Conferencia Internacional sobre Conservación y Gestión de Lagos. Lacar '97*. San Martín de los Andes, Argentina.
- Descy, J. 1979. A new approach to water quality estimation using diatoms. *Nova Hedwigia*, **64**: 305-323.
- Descy, J. P. & Micha, J. C. 1988. Use of biological indices of water quality. *Statistical J. of United Nations ECE*, **5**: 249-261.
- Desikachary, T. V. 1959. *Cyanophyta*. Indian Council of Agricultural Research, New Delhi, India.
- Díaz, M.; Temporetti, P. & Pedrozo, F. 2001. Response of the phytoplankton community to nutrients from waste fishfarm. *Lakes & Reservoirs: Research & Management*, **6**: 151-158.
- Díaz, M. & Wenzel, T. 1993. Cianofitas del Parque Nacional Nahuel Huapi. I. -Cuenca del Río Manso Superior. *Darwiniana*, **32(1-4)**: 279-291.
- Díaz Villanueva, V. 1996. *Diatomeas estivales del lago Pulmarí (provincia de Neuquén)*. Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. 97 pp.
- Díaz Villanueva, V. & Maidana, N. 1999. Diatoms (Bacillariophyceae) from Pulmarí lake (Neuquén, Argentina). *Biologia, Bratislava*, **54(1)**: 1-10.

- Economou-Amilli, A. 1980. Periphyton analysis for the evaluation of water quality in running waters of Greece. *Hydrobiologia*, **74**: 39-48.
- Elwood, J. & Mulholland, P. 1989. Effects of acidic precipitation on stream ecosystems. En: D. Adriano & A. Johnson (eds.), *Acid precipitation*. Springer. p. 85-135.
- Fairchild, G. W.; Lowe, R. L. & Richardson, W. B. 1985. Algal periphyton growth on nutrient-diffusing substrates: an in situ bioassay. *Ecology*, **66(2)**: 465-472.
- Fairchild, G.; Sherman, J. & Acker, F. 1989. Effects of nutrient (N, P, C) enrichment, grazing and depth upon littoral periphyton of a softwater lake. *Hydrobiologia*, **173**: 69-83.
- Frenguelli, J. 1942. Diatomeas del Neuquén (Patagonia). *Rev. Museo La Plata (nueva serie) Botánica*, **5(20)**: 73-116.
- Friese, K.; Mages, M.; Wendt-Potthoff, K. & Neu, T. 1997. Determination of heavy metals in biofilms of the River Elbe by total reflection X-ray fluorescence spectrometry. *Spectrochim. Acta B*, **5**: 1019-1025.
- Frost, T.; Montz, P.; Kratz, T.; Badillo, T.; Brezonik, P.; Gonzalez, M.; Rada, R.; Watras, C.; Webster, K.; Wiener, J.; Williamson, C. & Morris, D. 1999. Multiple stresses from a single agent: Diverse responses to the experimental acidification of Little Rock Lake, Wisconsin. *Limnol. Oceanogr.*, **44**: 784-794.
- Fukami, K.; Nishijima, T. & Ishida, Y. 1997. Stimulative and inhibitory effects of bacteria on the growth of microalgae. *Hydrobiologia*, **358**: 185-191.
- Gaglioti, P. V. 1992. Variación espacial y estacional en la estructura de las comunidades de diatomeas epilíticas de un arroyo andino. Su relación con factores abióticos. *Ecología Austral*, **2**: 77-86.
- Gaglioti, P. V. 1994. Estudio experimental sobre el efecto del pastoreo de larvas de Tricópteros en el perifiton. *Tankay*, **1**: 155-156.
- Gaglioti, P. V. 1995. Secuencia de colonización de diatomeas adheridas sobre sustratos artificiales en un arroyo andino. *Medio Ambiente*, **12**: 67-75.
- Geitler, L. 1932. *Cyanophyceae*. Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H., Leipzig, Germany.
- Geitler, L. 1967. *Gloeochrysis apyrenigera* n. sp. und der Chromatophor von *Phaeodermatium*. *Österr. Botan. Zeitschrift*, **114**: 115-118.
- Geller W., Klapper, H. & Salomons, W. 1998. *Acidic mining lakes: acid mine drainage, limnology and reclamation*. Springer, Berlin.
- Genter, R. 1996. Ecotoxicology of inorganic chemical stress to algae. En: R. Stevenson et al. (eds.), *Algal ecology: Freshwater benthic ecosystems*. Academic. p. 403-468.
- Germain, H. 1981. *Flore des diatomées. Eaux douces et saumâtres*. Société Nouvelle des Éditions Boubée, Saint-Michel, Paris, France.
- Goldsborough, L. & Robinson, G. 1986. Changes in periphytic algal community structure as a consequence of short herbicide exposures. *Hydrobiologia*, **139**: 177-192.
- Golterman, H. L.; Clymo, R. & Ohnstad, M. 1978. *Methods for physical and chemical analysis of freshwater*. IBP Handbook N° 8, Blackwell, London.
- Golterman, H. L. & Kouwe, F. 1980. Chemical budgets and nutrient pathways. En: E. Le Cren & Lowe-Mc

- Connell (eds). *The functioning of freshwater ecosystems*. IBP 22. Cambridge University Press, Cambridge. p. 85-140.
- Hagerthey, S. & Kerfoot, C. 1998. Groundwater flow influences the biomass and nutrient ratios of epibenthic algae in a north temperate seepage lake. *Limnol. Oceanogr.*, **43**: 1227-1242.
- Häder, D.-P. 1986. Effects of solar and artificial UV irradiation on motility and phototaxis in the flagellate, *Euglena gracilis*. *Photochem. Photobiol.*, **44**: 651-656.
- Håkanson, L.; Ervik, A.; Makinen, T. & Moller, B. 1988. *Basic concepts concerning assessments of environmental effects of marine fish farms*. Nordic Council of Minister, Copenhagen, Denmark, 103 pp.
- Hawes, I. & Smith, R. 1992. Effect of localised nutrient enrichment on the shallow epilithic periphyton of oligotrophic Lake Taupo. *N. Z. J. Mar. Freshwat. Res.*, **27**: 365-372.
- Hecky, R. E. & Kilham, P. 1988. Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: A review of recent evidence on effects of enrichment. *Limnol. Oceanogr.*, **33**: 796-822.
- Heinonen, P. 1984. Early warning of eutrophication in rivers by analysis of periphyton chlorophyll a. En: D. Pascoe & R.W. Edwards (eds.), *Freshwater Biological Monitoring*. Pergamon Press, New York. p. 45-52.
- Heinonen, P. & Herve, S. 1984. A rapid biological method for the monitoring of eutrophication. *Arch. Hydrobiol.*, **101**: 135-142.
- Hidronor. 1989. *Salmonicultura comercial en Alicura. Potencialidad del embalse para la instalación de jaulas flotantes*. Informe Técnico Hidronor, 60 pp.
- Hill, W.; Dimick, S.; McNamara, A. & Branson, C. 1997. No effects of ambient UV radiation detected in periphyton and grazers. *Limnol. Oceanogr.*, **42**: 769-774.
- Hill, W. & Harvey, B. 1990. Periphyton responses to higher trophic levels and light in a shaded stream. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **47**: 2307-2314.
- Hill, W. & Napolitano, G. 1997. PCB congener accumulation by periphyton, herbivores, and omnivores. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.*, **32**: 449-455.
- Hoagland, K.; Roemer, S. & Rosowski, J. 1982. Colonization and community structure of two periphyton assemblages, with emphasis on the diatoms (Bacillariophyceae). *Amer. J. Bot.*, **69**: 188-213.
- Hobbie, J.E.; Daley, R. J. & Jasper, S. 1977. Use of Nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Appl. Environ. Microbiol.*, **33**: 1225-1228.
- Holby, O. 1991. *Biogeochemical processes in fish farm deposits and wedell sea sediments*. Tesis doctoral, Chalmers University of Technology, University of Goteborg, 40 pp.
- Holby, O. & Hall, P. O. 1991. Chemical fluxes and mass balances in a marine fish cage farm. II Phosphorus. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **70**: 263-272.
- Holopainen, A. L. & Huttunen, P. 1992. Effects of forest clear-cutting and soil disturbance on the biology of small forest brooks. *Hydrobiologia*, **243/244**: 457-464.
- Honkanen, T. & Helminen, H. 2000. Impacts of fish farming on eutrophication: Comparisons among different characteristics of ecosystem. *Internat. Rev. Hydrobiol.*, **85**: 673-686.
- Horne, A. J. & Goldman, C. R. 1994. *Limnology*. 2nd Edition. McGraw Hill, Inc, New York. pp. 576.

- Horner, R. R. & Welch, E. B. 1981. Stream periphyton development in relation to current velocity and nutrients. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **38**: 449-457.
- Horner, R. R.; Welch, E. B. & Veenstra, R. B. 1983. Development of nuisance periphytic algae in laboratory streams in relation to enrichment and velocity. En: R.G. Wetzel (ed.), *Periphyton of Freshwater Ecosystems*. Dr W. Junk, The Hague. p. 121-134.
- Hutchinson, G. E. 1957. *A treatise on Limnology. Vol. I. Geography, Physics and Chemistry*. John Willey & Sons, Inc. pp. 1115.
- Johnson, D. B. 1998. Biodiversity and ecology of acidophilic microorganisms. *FEMS Microbiology Ecology*, **27**: 307-317.
- Jowett, I. & Biggs B. 1997. Flood and velocity effects on periphyton and silt accumulation in two New Zealand rivers. *N. Z. J. Mar. Freshwat. Res.*, **31**: 287-300.
- Kalina, T. 1969. *Gloeochrysis montana* n. sp. und *Poterioochromonas stipitata* Scherffel (Chrysophyceae) aus Krkonoše (Riesengebirge). *Österr. Bot. Z.*, **117**: 139-145.
- Kann, J. & Falter, C. M. 1989. Periphyton as indicators of enrichment in Lake Pend Oreille, Idaho. *Lake and Reservoir Management*, **5(2)**: 39-48.
- Kaplan, L. & Bott, T. 1989. Diel fluctuations in bacterial activity on streambed substrata during vernal algal blooms: Effects of temperature, water chemistry, and habitat. *Limnol. Oceanogr.*, **34**: 718-733.
- Kelly, M. & Whitton, B. 1995. The Trophic Diatom Index: a new index for monitoring eutrophication in rivers. *Journal of Applied Phycology*, **7**: 433-444.
- Kilham, S. S. 1986. Dynamics of Lake Michigan natural phytoplankton communities in continuous cultures along a Si:P loading gradient. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43**: 351-360.
- Kingston, M. B. 1999. Effects of light on vertical migration and photosynthesis of *Euglena proxima* (Euglenophyta). *J. Phycol.*, **35(2)**: 245-253.
- Kopáček, J.; Hejzlar, J.; Borovec, J.; Porcal, P. & Kotorová, I. 2000. Phosphorus inactivation by aluminum in the water column and sediments: Lowering of in-lake phosphorus availability in an acidified watershed-lake ecosystem. *Limnol. Oceanogr.*, **45**: 212-225.
- Kopáček, J.; Ulrich, K.-U.; Hejzlar, J.; Borovec, J. & Stuchlík, E. 2001. Natural inactivation of phosphorus by aluminum in atmospherically acidified water bodies. *Wat. Res.*, **35**: 3783-3790.
- Labollita, H. & Pedrozo, F.L. 1997. Factors controlling trophic state of reservoirs at the basins of Limay, Neuquen and Negro rivers (Argentina). 7th Int. Conf. Lakes Conservation and Management. S.M.Andes, Neuquén, Argentina, 27-31/10/97.
- Lackey, J. B. 1939. Aquatic life in waters polluted by acid mine waste. *Pub. Health Rep.*, **54**: 740-746.
- Lalonde, S. & Downing, J. 1991. Epiphyton biomass is related to lake trophic status, depth, and macrophyte architecture. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **48**: 2285-2291.
- Lamberti, G.; Ashkenas, L.; Gregory, S. & Steinman, A. 1987. Effects of three herbivores on periphyton communities in laboratory streams. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, **6**: 92-104.
- Lampert, W. & Sommer, U. 1997. *Limnoecology*. Oxford University Press, New York. pp.382.

- Lange-Bertalot, H. 1979. Pollution tolerance of diatoms as a criterion for water quality estimation. *Nova Hedwigia*, **64**: 285-304.
- Leland, H. V. 1995. Distribution of phytobenthos in the Yakima River basin, Washington, in relation to geology, land use, and other environmental factors. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **52**: 1108–1129.
- Lessmann, D.; Deneke, R.; Ender, R.; Hemm, M.; Kapfer, M.; Krumbeck, H.; Wollmann, K. & Nixdorf, B. 1999. Lake Plessa 107 (Lusatia, Germany) – an extremely acidic shallow mining lake. *Hydrobiologia*, **408/409**: 293-299.
- Lessmann, D.; Fyson, A. & Nixdorf, B. 2000. Phytoplankton of the extremely acidic mining lakes of Lusatia (Germany) with pH < 3. *Hydrobiologia*, **433**: 123-128.
- Loeb, S. L. 1986. Algal biofouling of oligotrophic lake Tahoe: causal factors affecting production. En: L.V. Evans & K.D. Hoagland (eds), *Algal Biofouling*. Elsevier Science, Amsterdam. p. 159-173.
- Loeb, S. & Reuter, J. 1981. The epilithic periphyton community: a five-lake comparative study of community productivity, nitrogen metabolism and depth-distribution of standing crop. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, **21**: 346-352.
- Loeb, S. L.; Reuter, J. E. & Goldman, C. R. 1983. Littoral zone production of oligotrophic lakes. En: R.G. Wetzel (ed.), *Periphyton of Freshwater Ecosystems*. Dr W. Junk, The Hague. p. 161-167.
- Lopez, D. & Buchmann, A. 1991. Acuicultura: Beneficios y riesgos ambientales de una actividad que se expande. *Ambiente y Desarrollo*, **7**: 109-115.
- Luchini, L. 1973. Contribución al estudio de la flora perifítica diatómica del lago Mascardi (Prov. Río Negro). *Physis*, **32(85)**: 223-242, Sec. B.
- Luchini, L. 1974. Diatomeas epifíticas de algunas macrófitas del lago Situación (Prov. Chubut). *Physis*, **33(86)**: 127-139.
- Mackereth, F. J. H.; Heron, J. & Talling, J. 1978. *Water analysis: Some revised methods for limnologists*. Freshwater Biological Association, Scientific Publication N°36, 120 pp.
- Maidana, N. 1996. Diatomeas fósiles nuevas o poco conocidas para la Argentina: Lago Nahuel Huapi (Brazo Campanario), Prov. de Río Negro. *Bol. Soc. Argent. Bot.*, **31**: 177-191.
- Maranger, R. & Pullin, M.J. 2003. Elemental complexation by dissolved organic matter in lakes: Implications for Fe speciation and the bioavailability of Fe and P. En: S.E.G.Findlay & R.L.Sinsabaugh (eds.), *Aquatic Ecosystems: Interactivity of dissolved organic matter*. Academic Press, San Francisco. p. 185-214.
- Marcus, M. D. 1980. Periphytic community response to chronic nutrient enrichment by a reservoir discharge. *Ecology*, **61(2)**: 387-399.
- Markager, S. & Vincent, W. 2000. Spectral light attenuation and the absorption of UV and blue light in natural waters. *Limnol. Oceanogr.*, **45**: 642-650.
- Markert, B.; Pedrozo, F.; Geller, W.; Friese, K.; Korhammer, S.; Baffico, G.; Diaz, M. & Wölfl, S. 1997. A contribution to the study of the heavy-metal and nutritional element status of some lakes in the southern Andes of Patagonia (Argentina). *The Science of the Total Environment*, **206**: 1-15.
- Margalef, R. 1974. *Ecología*. Omega, Barcelona. 951 pp.

- Mazumder, A.; Taylor, W.; McQuenn, D. & Lean, D. 1989. Effects of nutrients and grazers on periphyton phosphorus in lake enclosures. *Freshwat. Biol.*, **22**: 405-415.
- McCormick, P. V. & O'Dell, M. 1996. Quantifying periphyton responses to phosphorus in the Florida Everglades: a synoptic-experimental approach. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, **15**: 450-468.
- McCormick, P. V.; Rawlik, P. S.; Lurding, K.; Smith, E. P. & Sklar, F. H. 1996. Periphyton-water quality relationships along a nutrient gradient in the northern Florida Everglades. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, **15**: 433-449.
- McCormick, P. & Stevenson, R. 1991. Mechanisms of benthic algal succession in lotic environments. *Ecology*, **72**: 1835-1848.
- McKnight, D. & Feder, G. 1984. The ecological effect of acid conditions and precipitation of hydrous metal oxides in a Rocky Mountain stream. *Hydrobiologia*, **119**: 129-138.
- Mermoz, M. & Martín, C. 1986. *Mapa de vegetación del Parque y de la Reserva Nacional Nahuel Huapi*. Administración de Parques Nacionales. 22 pp.
- Miettinen, V. & Heinonen, P. 1988. Use of biocoenosis data in water quality monitoring. *Statistical J. of the United Nations ECE*, **5**: 263-270.
- Mulholland, P.; Steinman, A.; Palumbo, A. & Elwood, J. 1991. Role of nutrient cycling and herbivory in regulating periphyton communities in laboratory streams. *Ecology*, **72**: 966-982.
- Nakatsu, C. & Hutchinson, T. 1988. Extreme metal and acid tolerance of *Euglena mutabilis* and an associated yeast from Smoking Hills, Northwest Territories, and their apparent mutualism. *Microb. Ecol.*, **16**: 213-231.
- Newman, M. C. & McIntosh, A. W. 1989. Appropriateness of aufwuchs as a monitor of bioaccumulation. *Envir. Pollut.*, **60**: 83-100.
- Nixdorf, B. & Kapfer, M. 1998. Stimulation of phototrophic pelagic and benthic metabolism close sediments in acidic mining lakes. *Wat. Air Soil Pollut.*, **108**: 317-330.
- Nixdorf, B.; Mischke, U. & Lessmann, D. 1998. Chrysophytes and chlamydomonads: pioneer colonists in extremely acidic mining lakes (pH<3) in Lusatia (Germany). *Hydrobiologia*, **369/370**: 315-327.
- Niyogi, D.; McKnight, D. & Lewis, W. 1999. Influences of water and substrate quality for periphyton in a montane stream affected by acid mine drainage. *Limnol. Oceanogr.*, **44**: 804-809.
- Odum, E. 1972. *Ecología*. Interamericana, México. 639 pp.
- Oertel, N. 1991. Heavy metals in the River Danube: water, suspended matter, periphyton. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, **24**: 1961-1964.
- Olaveson, M. & Nalewajko, C. 2000. Effects of acidity on the growth of two *Euglena* species. *Hydrobiologia*, **433**: 39-56.
- Parker, S. & Gammons, C.H. 2004. Diel concentration cycles of major and trace elements in the Río Agrio, Argentina. Proceedings 6th Meeting of the IAVCEI Committee on volcanic lakes (CVL), Caviahue, Argentina. 21-23 noviembre, 2004.
- Pascher, A. 1925. Die braune Algenreihe der Chrysophyceen. *Archiv für Protistenkunde*, **52**: 489-564.
- Pascher, A. 1931. Eine braune, aërophile Gallertalge und ihre Einrichtungen für die Verbreitung durch den

- Wind. *Beiheften zum Botanischen Centralblatt*, **47**: 325-345.
- Patrick, R. & Reimer, C. W. 1966. *The diatoms of the United States. Vol. I.* Academy of Natural Sciences of Philadelphia. Monogr. No. 13. Philadelphia, Pennsylvania, USA.
- Patrick, R. & Reimer, C. W. 1975. *The diatoms of the United States. Vol. II. pt. 1.* Academy of Natural Sciences of Philadelphia. Monogr. No. 13. Philadelphia, Pennsylvania, USA.
- Paul, B. & Duthie, H. 1989. Nutrient cycling in the epilithon of running waters. *Can. J. Bot.*, **67**: 2302-2309.
- Pedrozo, F., Alcalde, R. & Manuel, M. 1997. Estado trófico del lago Nahuel Huapi y estimación preliminar de su posible evolución. Centro Regional Universitario Bariloche – Departamento Provincial de Aguas de Río Negro.
- Pedrozo, F.; Chillrud, S.; Temporetti, P. & Diaz, M. 1993b: Chemical composition and nutrient limitation in rivers and lakes of northern Patagonian Andes (39.5° - 42°S; 71°W) (Rep. Argentina). *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, **25**: 207-214.
- Pedrozo, F.; Kelly, L.; Diaz, M.; Temporetti, P.; Baffico, G.; Kringel, R.; Friese, K.; Mages, M.; Geller, W. & Woelfl, S. 2001. First results on water chemistry, algae and trophic status of an andean acidic lake system of volcanic origin in Patagonia (Lake Caviahue). *Hydrobiologia*, **452**: 129-137.
- Pedrozo, F.; Lopez, W.; Temporetti, P.; Roselli, L.; Diaz, M., Macchi, P. & Baffico, G. 1993a. Red de Muestreo de la Cuenca del Arroyo Pocahullo y Lago Lácar. Segundo Informe Técnico. CRUB-UNC, 32 págs.
- Pedrozo, F. & Vigliano, P. 1995. Lago Nahuel Huapi. En: A. Calcagno, M.J. Fioriti, F.L. Pedrozo, P.H. Vigliano, H. Lopez, C. Rey, M.C. Razquin & R. Quirós (eds.), *Catálogo de Lagos y Embalses de la Argentina*. Ministerio Economía, Obras y Servicios Públicos, Secretaría de Obras Públicas, Subsecretaría de Recursos Hídricos.
- Pesce, A. H. 1989. Evolución volcano-tectónica del complejo efusivo Copahue-Caviahue y su modelo geotérmico preliminar. *Asoc. Geol. Arg.*, **44(1-4)**: 307-327.
- Peterson, B.; Hobbie, J.; Hershey, A.; Lock, M.; Ford, T.; Vestal, J.; McKinley, V.; Hullar, M.; Miller, M.; Ventullo, R. & Volk, G. 1985. Transformation of a tundra river from heterotrophy to autotrophy by addition of phosphorus. *Science*, **229**: 1383-1386.
- Peterson, C. & Grimm, N. 1992. Temporal variation in enrichment effects during periphyton succession in a nitrogen-limited desert stream ecosystem. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, **11**: 20-36.
- Peterson, C. & Stevenson, J. 1992. Resistance and resilience of lotic algal communities: Importance of disturbance timing and current. *Ecology*, **73**: 1445-1461.
- Pettersson, K. 1988. The mobility of phosphorus in fish-foods and fecals. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, **23**: 200-206.
- Planas, D.; Lapierre, L.; Moreau, G. & Allard, M. 1989. Structural organization and species composition of a lotic periphyton community in response to experimental acidification. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **46**: 827-835.
- Ramelow, G. J.; Biven, S. L.; Zhang, Y.; Beck, J. N.; Young, J. C.; Callahan, J. D. & Marcon, M. F. 1992. The identification of point sources of heavy metals in an industrially impacted waterway by periphyton and surface sediment monitoring. *Wat. Air Soil Pollut.*, **65**: 175-190.

- Rast, W. & Lee, G. F. 1983. Nutrient loading estimates for lakes. *J. of Environmental Engineering*, **109**: 502-517.
- Raven, J. A. 1995. Comparative aspects of chrysophyte nutrition with emphasis on carbon, phosphorus and nitrogen. En: D. Sandgren, J. Smol & J. Kristiansen (eds), *Chrysophyte algae: ecology, phylogeny, and development*. Cambridge University Press. p. 95-118.
- Reinhardt, R.L.; Norton, S.A.; Handley, M. & Amirbahman, A. 2004. Dynamics of P, Al, and Fe during high discharge episodic acidification at the Bear Brook Watershed in Maine, U.S.A. *Water, Air, and Soil Pollution: Focus*, **4**: 311-323.
- Reuter, J; Loeb, S. & Goldman, C. 1983. Nitrogen fixation in periphyton of oligotrophic Lake Tahoe. En: R.G. Wetzel (ed.), *Periphyton of Freshwater Ecosystems*. Dr W. Junk, The Hague. p. 101-109.
- Reuter, J. E.; Loeb, S. L. & Goldman, C. R. 1986. The physiological ecology of nuisance algae in an oligotrophic lake. En: L.V. Evans & K.D. Hoagland (eds), *Algal Biofouling*. Elsevier Science, Amsterdam. p. 115-127.
- Reynolds, C. S. 1997. *Vegetation processes in the pelagic; a model for ecosystem theory*. Ecology Institute, Oldendorf. 371 pp.
- Ringuelet, R. A. 1962. *Ecología acuática continental*. Editorial Universitaria de Buenos Aires (Eudeba), Buenos Aires. 138 pp.
- Risgaard-Petersen, N.; Rysgaard, S.; Nielsen, L. & Revsbech, N. 1994. Diurnal variation of denitrification and nitrification in sediments colonized by benthic microphytes. *Limnol. Oceanogr.*, **39**: 573-579.
- Rudd, J.; Kelly, C.; Schindler, D. & Turner, M. 1988. Disruption of the nitrogen cycle in acidified lakes. *Science*, **240**: 1515-1517.
- Rushforth, S. R. & Brock, J. T. 1991. Attached diatom communities from the lower Truckee River, summer and fall, 1986. *Hydrobiologia*, **224**: 49-64.
- Sand-Jensen, K. 1983. Physical and chemical parameters regulating growth of periphytic communities. En: R.G. Wetzel (ed.), *Periphyton of Freshwater Ecosystems*. Dr W. Junk, The Hague. p. 63-71.
- Satake, K. & Saijo, Y. 1974. Carbon dioxide content and metabolic activity of microorganisms in some acid lakes in Japan. *Limnol. Oceanogr.*, **19**: 331-338.
- Schelske, C.L. 1984. *In situ* and natural phytoplankton assemblage bioassays. En: L. E. Shubert (ed.), *Algae as ecological indicators*. Academic Press, London. p. 15-47.
- Schimmele, M. 2000. *Probe measurements (T°, pH, O₂, e-conductivity) in Copahue-Río Agrio-Lago Caviahue catchment*. Informe final del proyecto A13669/1-4, "Mecanismos de control de la composición química, el plancton y el estado trófico del lago ácido Caviahue en relación con su geoquímica y la descarga de residuos urbanos". Fundación Antorchas - Alexander von Humboldt. 6 pp.
- Schindler, D. 1985. The coupling of elemental cycles by organisms: evidence from whole-lake chemical perturbations. En: W. Stumm (ed.), *Chemical processes in lakes*. Wiley, New York. p. 225-250.
- Schindler, D. & Holmgren, S. 1971. Primary production and phytoplankton in the Experimental Lakes Area, northwestern Ontario, and other low carbonate waters, and a liquid scintillation method for determining ¹⁴C

- activity in photosynthesis. *J. Fish. Res. Board Can.*, **28**: 189-201.
- Schwenke, H.; Beaven, P. A. & Knoth, J. 1999. Applications of total reflection X-ray fluorescence spectrometry in trace element and surface analysis. *Fresenius J. Anal. Chem.*, **365**: 19-27.
- Sheath, R.; Havas, M.; Hellebust, J. & Hutchinson, T. 1982. Effects of long-term natural acidification on the algal communities of tundra ponds at the Smoking Hills, N.W.T., Canada. *Can. J. Bot.*, **60**: 58-72.
- Sheldon, S. & Skelly, D. 1990. Differential colonization and growth of algae and ferromanganese-depositing bacteria in a mountain stream. *J. Freshwater Ecol.*, **5**: 475-485.
- Smith, J.; Ward, A. K. & Stock, M. S. 1992. Quantitative estimation of epilithic algal patchiness caused by microtopographical irregularities of different rock types. *Bull. North. Am. Benthol. Soc.*, **9**: 148.
- Smith, V. H. 1979. Nutrient dependence of primary production in lakes. *Limnol. Oceanogr.*, **24**: 1051-1064.
- Snoeijs, P. & Snoeijs, F. 1993. A simple sampling device for taking quantitative microalgal samples from stone surfaces. *Arch. Hydrobiol.*, **129**: 121-126.
- Sommer, U. 1988. Growth and survival strategies of planktonic diatoms. En: C. R. Sandgren (ed.), *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge. p. 227-260.
- Sommer, U.; Gliwicz, Z.; Lampert, W. & Duncan, A., 1986: The PEG model of seasonal succession of planktonic events in freshwaters. *Arch. Hydrobiol.*, **106**: 433-471.
- Steinman, A.; Mulholland, P. & Kirschtel, D. 1991. Interactive effects of nutrient reduction and herbivory on biomass, taxonomic structure, and P uptake in lotic periphyton communities. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **48**: 1951-1959.
- Stumm, W. & Morgan, J.J. 1981. *Aquatic Chemistry*. John Wiley & Sons, New York.
- Stumm, W. & Schnoor, J. 1995. Atmospheric deposition: Impact of acids on lakes. En: A. Lerman *et al.* (eds.), *Physics and chemistry of lakes*. Springer-Verlag. p. 185-215.
- Tate, C.M.; Broshears, R.E. & McKnight, D.M. 1995. Phosphate dynamics in an acidic mountain stream: Interactions involving algal uptake, sorption by iron oxide, and photoreduction. *Limnol. Oceanogr.*, **40**: 938-946.
- Tell, G. 1979. Chlorophyceae epifíticas y epizoicas de agua dulce de Tierra del Fuego. Algunas características ecológicas. *Ecosur*, **6(11)**: 1-23.
- Temporetti, P. 1998. *Dinámica del fósforo en cuerpos de agua con cría intensiva de salmónidos*. Tesis de doctorado, Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue. 171 pp.
- Tilman, D.; Kiesling, R.; Sterner, R.; Kilham, S. S. & Johnson, F. A. 1986. Green, bluegreen and diatom algae: Taxonomic differences in competitive ability for phosphorus, silicon and nitrogen. *Arch. Hydrobiol.*, **106**: 473-485.
- Toja, J. & Casco, M. A. 1991. Efecto de la fluctuación del nivel del agua sobre la colonización y el desarrollo del perifiton. *Biología Acuática*, **15(2)**: 242-243.
- Trevisan, R. 1978. Nota sull'uso dei volumi algali per la stima della biomassa. *Riv. di Idrobiol.*, **17(3)**: 345-357.
- Turner, M.; Howell, E.; Summerby, M.; Hesslein, R.; Findlay, D. & Jackson, M. 1991. Changes in epilithon and epiphyton associated with experimental acidification of a lake to pH 5. *Limnol. Oceanogr.*, **36**: 1390-1405.

- Turner, M.; Jackson, M.; Findlay, D.; Graham, R.; DeBruyn, E. & Vandermeer, E. 1987. Early responses of periphyton to experimental lake acidification. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **44**: 135-149.
- Vinebrooke, R. & Leavitt, P. 1996. Effects of ultraviolet radiation on periphyton in an alpine lake. *Limnol. Oceanogr.*, **41**: 1035-1040.
- Vinebrooke, R. & Leavitt, P. 1999. Differential responses of littoral communities to ultraviolet radiation in an alpine lake. *Ecology*, **80**: 223-237.
- Wallin, M. 1991. Ecometric analysis of factors regulating eutrophication effects in coastal waters. A case study of marine fish farm. *Acta Universitatis Upsaliensis*, **353**: 44 pp.
- Watanabe, T.; Asai, K. & Houki, A. 1986. Numerical estimation to organic pollution of flowing water by using the epilithic diatom assemblage – Diatom Assemblage Index (DAI_{po}) -. *The Science of the Total Environment*, **55**: 209-218.
- Wehr, J.D. & Sheath, R.G. 2003. *Freshwater algae of North America. Ecology and classification*. Academic Press, Amsterdam.
- Welch, E.; Quinn, J. & Hickey, C. 1992. Periphyton biomass related to point-source nutrient enrichment in seven New Zealand streams. *Wat. Res.*, **26**: 669-675.
- Welcomme, R. L. 1996. Aquaculture and World Aquatic Resources. En: Baird, Beveridge, Kelly & Muir (eds.), *Aquaculture and Water Resource Management*. Blackwell Science. p. 1-19.
- Wetzel, R. G. 2001. *Limnology*. Academic Press, San Diego.
- Wetzel, R. G. & Hough, R. A. 1973. Productivity and role of aquatic macrophytes in lakes. An assessment. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, **20**: 9-19.
- Wetzel, R. & Likens, G. 1991. *Limnological analysis*. W.B. Saunders (ed.), Philadelphia, USA. 391 pp.
- Whitton, B. & Diaz, B. 1981. Influence of environmental factors on photosynthetic species composition in highly acidic waters. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, **21**: 1459-1465.
- Zar, J. 1999. *Biostatistical Analysis*. Fourth Edition. Prentice-Hall, Inc. 662 pp.

Anexos

Tabla I

Análisis de variancia realizado sobre los datos de biomasa de perifiton del embalse de Alicura (* = diferencia significativa, 95% confianza).

ANOVA Clorofila			g.l.	C.M	F	Prob. F	
FECHA		1624,058	3	541,353	166,484	0,000	*
SITIO		672,605	1	672,605	206,848	0,000	*
FECHA SITIO		1517,933	3	505,978	155,605	0,000	*
Residual		84,544	26	3,252			
Total		4161,350	33	126,102			

Tabla II

Resultados de los test de Friedman realizados a las distintas variables registradas en el lago Nahuel Huapi durante el período de muestreo (* = diferencia significativa, 95% confianza; n.s.= diferencia no significativa, 95% confianza).

Nahuel Huapi - Primera Etapa**Anual**

Variable	n	Chi-cuadrado	g.l.	Significación
Clorofila a	11	18,7273	2	0,0001 *
Densidad	12	18,5	2	0,0001 *

Semanal

Variable	n	Chi-cuadrado	g.l.	Significación
Clorofila a	15	5,7333	2	0,0569 n.s.
Densidad	15	0,5333	2	0,7659 n.s.

Nahuel Huapi - Segunda Etapa**Anual**

Variable	n	Chi-cuadrado	g.l.	Significación
Temperatura	12	2,625	2	0,2691 n.s.
Conductividad	12	7,1667	2	0,0278 *
pH	12	2	2	0,3679 n.s.
OD	12	0,375	2	0,829 n.s.
PT	12	15,1667	2	0,0005 *
PRS	12	12,875	2	0,0016 *
NT	12	12,6667	2	0,0018 *
NNH ₄	12	10,1667	2	0,0062 *
NNO ₃ +NNO ₂	12	14	2	0,0009 *
Clorofila a	10	1,4	2	0,4966 n.s.
Densidad	10	2,4	2	0,3012 n.s.
Diversidad	10	0,8	2	0,6703 n.s.
Equitabilidad	10	0,2	2	0,9048 n.s.

Trimestral

Variable	n	Chi-cuadrado	g.l.	Significación
Temperatura	4	1,3929	5	0,9251 n.s.
Conductividad	4	9,7143	5	0,0837 n.s.
pH	4	1,8571	5	0,8685 n.s.
OD	4	2,8571	5	0,722 n.s.
PT	4	11	5	0,0514 n.s.
PRS	4	11,1429	5	0,0486 *
NT	4	11,5714	5	0,0412 *
NNH ₄	4	10,3214	5	0,0666 n.s.
NNO ₃ +NNO ₂	4	13,7143	5	0,0175 *
Clorofila a	3	10,619	5	0,0595 n.s.
Densidad	2	9,1429	5	0,1035 n.s.
Diversidad	2	3,1429	5	0,678 n.s.
Equitabilidad	2	1,5	5	0,9131 n.s.

Tabla III

Listado de especies presentes en las muestras de perifiton del lago Nahuel Huapi durante el muestreo 1995-1996.

Bacillariophyceae

Achnanthes exigua Grun.
A. lanceolata var. *omisa* Reim.
A. linearis (W. Sm.) Grun.
A. linearis var. *pusilla* Grun.
A. minutissima Kütz.
A. pinnata Hust.
Asterionella formosa Hass.
Aulacoseira granulata (Ehr.) Sim.
Ceratoneis arcus (Ehr.) Kütz.
Cyclotella stelligera Cl. et Grun.
Cymbella affinis Kütz.
C. cistula (Ehr.) Kirchn.
C. cymbiformis Ag.
C. minuta Hilse ex Rabh.
C. minuta var. *silesiaca* (Bleish ex Rabh.) Reim.
Diatoma tenue var. *elongatum* Lyngb.
Diploneis aff. *smithii* (Bréb. ex W. Sm.) Cl.
Epithemia muelleri Fricke
E. aff. turgida (Ehr.) Kütz.
Fragilaria pinnata Ehr.
F. vaucheriae (Kütz.) Peters.
Fragilaria sp
Gomphoneis herculeana (Ehr.) Cl.
Gomphonema acuminatum Ehr.
G. angustatum (Kütz.) Rabh.
G. simus Hohn & Hellerm.
Melosira varians Ag.
Navicula cincta (Ehr.) Ralfs
N. graciloides A. Mayer
N. gregaria Donk.
N. aff. luzonensis Hust.
N. vulpina Kütz.
Navicula sp
Neidium affine (Ehr.) Pfitz.
Nitzschia aff. *dissipata* (Kütz.) Grun.
N. gracilis Hant.
N. hantzschiana Rabh.
N. aff. inconspicua Grun.
N. palea (Kütz.) W. Smith
Nitzschia sp
Pinnularia biceps Greg.
P. maior (Kütz.) Rabh.
Synedra filiformis var. *exilis* Cl.-Eul.
S. goulardi Bréb.
S. rumpens Kütz.

S. rumpens var. *familiaris* (Kütz.) Hust.
S. rumpens var. *meneghiana* Grun.
S. ulna (Nitz.) Ehr.
S. ulna var. *contracta* Østr.
Synedra sp

Chlorophyceae

Bulbochaete sp
Chaetophora sp
Oedogonium sp
Chlorococcales esféricas (5 µm)
Chlorococcales esféricas (6,5 µm)
Chlorococcales esféricas (9 µm)
Chlorococcales colonia

Zygothryceae

Ulothrix sp1
Ulothrix sp2
Ulothrix sp3
Ulothrix sp4

Cyanophyceae

Calothrix braunii Born. et Flah.
C. brevissima G. S. West
C. epiphytica W. et G. S. West
C. fusca Born. et Flah.
C. aff. marchica Lemm.
C. stellaris Born. et Flah.
Calothrix sp
Lyngbya cryptovaginata Schkorbatow
L. dendrobia Bühl et Biswas
L. gardneri (Setchell et Gardner) Geitler
Lyngbya sp
Nostoc linckia (Roth) Born. et Flah.
Nostoc sp
Oscillatoria aff. *agardhii* Gom.
O. amoena Gom.
O. irrigua Kütz.
O. limosa Ag.
O. raoi De Toni
O. sancta Kütz.
O. aff. tenuis Ag.
O. vizagapatensis Rao
Oscillatoria sp
Synechocystis pevalekii Ercegovic

Tabla IV

Listado de las especies presentes en el verano de 1997 en N14 y N16, en el lago Nahuel Huapi.

Bacillariophyceae

Achnanthes clevei Grun.
A. lanceolata var. *omissa* Reim.
Asterionella formosa var. *gracillima* (Hantz.) Grun.
Ceratoneis arcus (Ehr.) Kütz.
Cocconeis disculus (Schum.) Cl.
Cymbella affinis Kütz.
C. cesatii (Rabh.) Grun. ex A.S.
C. cistula (Ehr.) Kirchn.
C. cymbiformis Ag.
Epithemia argus var. *longicornis* (Ehr.) Grun.
Fragilaria crotonensis aff. var. *oregona* Sov.
F. vaucheriae var. *capitellata* (Grun.) Patr. comb. nov.
Fragilaria sp
Gomphonema herculeana (Ehr.) Cl.
Gomphonema tergestinum (Grun.) Fricke
Navicula aikenensis Patr.
N. cincta (Ehr.) Ralfs
N. decussis Østr.
N. festiva Krasske
N. graciloides A. Mayer
N. viridula var. *linearis* Hust.
N. vulpina Kütz.
Nitzschia hantzschiana Rabh.
Synedra amphicephala Kütz.
S. goulardi Bréb.
S. rumpens Kütz.
S. ulna (Nitz.) Ehr.

Chlorophyceae

Chaetosphaeridium sp
Dyctiosphaerium sp
Oedogonium sp
Stigeoclonium sp

Zygothryx

Ulothrix sp

Cyanophyceae

Calothrix fusca Born. et Flah.
C. gracillia F.E. Fritsch
Entophysalis atrovioleacea Novacek
Gloeocapsa dermochroa Näg.
Lyngbya allorgei Frémy
L. cryptovaginata Schkorbatow
L. gardneri (Setchell et Gardner) Geitler
Lyngbya sp

Dynophyceae

Gymnodinium mirabile Penard

Tabla V

Análisis de variancia realizado sobre los datos de densidad y biomasa epilítica del sitio N14 en el lago Nahuel Huapi (* = diferencia significativa, 95% confianza; n.s.= diferencia no significativa, 95% confianza).

ANOVA Densidad						
		g.l.	C.M	F	Prob. F	
SCp=	6,8887E+13	2	3,44435E+13	2,049140631	0,144924724	
SCf=	9,20635E+14	10	9,20635E+13	5,477119561	9,20921E-05	
SCp.f=	1,09026E+15	20	5,45132E+13	3,243143244	0,001351011	*
error=	5,54689E+14	33	1,68088E+13			
Abriendo la interacción						
SCf_P1=	1,11369E+15	1	1,11369E+15	66,25661512	2,13856E-09	*
SCf_P2=	7,52399E+14	1	7,52399E+14	44,76233955	1,28343E-07	*
SCf_P3=	7,86154E+14	1	7,86154E+14	46,7704898	8,35673E-08	*
SCp_f1=	0	1	0	0	1	
SCp_f2=	5,09653E+13	1	5,09653E+13	3,032068959	0,090950573	n.s.
SCp_f3=	2,18043E+14	1	2,18043E+14	12,97199759	0,001025803	*
SCp_f4=	6,16098E+13	1	6,16098E+13	3,665341525	0,064258686	n.s.
SCp_f5=	5,34202E+13	1	5,34202E+13	3,178118536	0,083832945	n.s.
SCp_f6=	2,29283E+14	1	2,29283E+14	13,64068686	0,000796148	*
SCp_f7=	1,08183E+14	1	1,08183E+14	6,436122456	0,016093015	*
SCp_f8=	2,08427E+14	1	2,08427E+14	12,39990598	0,001278689	*
SCp_f9=	2,62317E+13	1	2,62317E+13	1,560600412	0,220366023	n.s.
SCp_f10=	1,38733E+14	1	1,38733E+14	8,253635231	0,007058737	*
SCp_f11=	5,72113E+13	1	5,72113E+13	3,403664274	0,074042913	n.s.
SCp_f12=	7,04294E+12	1	7,04294E+12	0,419004327	0,521912101	n.s.
ANOVA Clorofila						
		g.l.	C.M	F	Prob. F	
SCp=	162,5904428	2	81,2952214	1,646387206	0,208183936	
SCf=	3721,435361	10	372,1435361	7,536634331	4,21688E-06	
SCp.f=	5475,551865	20	273,7775932	5,544531634	8,0055E-06	*
error=	1629,472275	33	49,37794773			
Abriendo la interacción						
SCf_P1=	6113,815902	1	6113,815902	123,8167276	1,04461E-12	*
SCf_P2=	3735,396681	1	3735,396681	75,64908734	4,71836E-10	*
SCf_P3=	6146,137194	1	6146,137194	124,4712969	9,74727E-13	*
SCp_f1=	0	1	0	0	1	
SCp_f2=	618,7363174	1	618,7363174	12,53062037	0,001215545	*
SCp_f3=	396,5639986	1	396,5639986	8,031196452	0,00778565	*
SCp_f4=	74,39803376	1	74,39803376	1,506705669	0,228326966	n.s.
SCp_f5=	262,2372466	1	262,2372466	5,310817048	0,027625236	*
SCp_f6=	580,8895466	1	580,8895466	11,76414925	0,001640004	*
SCp_f7=	479,0805623	1	479,0805623	9,702318228	0,003792705	*
SCp_f8=	1141,046288	1	1141,046288	23,10841865	3,25287E-05	*
SCp_f9=	21,30022908	1	21,30022908	0,431371291	0,515871361	n.s.
SCp_f10=	748,1007474	1	748,1007474	15,15050304	0,000456206	*
SCp_f11=	701,8982923	1	701,8982923	14,21481298	0,000642642	*
SCp_f12=	613,8910449	1	613,8910449	12,43249412	0,001262625	*

Tabla VI

Análisis de variancia realizado sobre los datos de densidad y biomasa epilítica del sitio N16 en el lago Nahuel Huapi (* = diferencia significativa, 95% confianza; n.s.= diferencia no significativa, 95% confianza).

ANOVA Densidad						
		g.l.	C.M	F	Prob. F	
SCp=	1,73681E+14	2	8,68403E+13	29,19657159	2,91418E-08	
SCf=	5,7718E+14	11	5,24709E+13	17,64123926	2,46202E-11	
SCp.f=	3,04602E+14	22	1,38455E+13	4,655007773	2,33399E-05	*
error=	1,07076E+14	36	2,97433E+12			
Abriendo la interacción						
SCf_P1=	1,57785E+14	1	1,57785E+14	53,04888799	1,39935E-08	*
SCf_P2=	3,3623E+14	1	3,3623E+14	113,0437655	1,17769E-12	*
SCf_P3=	3,87767E+14	1	3,87767E+14	130,3711494	1,60199E-13	*
SCp_f1=	3,24295E+12	1	3,24295E+12	1,090310629	0,303363599	n.s.
SCp_f2=	6,6571E+11	1	6,6571E+11	0,223818154	0,639002038	n.s.
SCp_f3=	1,24969E+14	1	1,24969E+14	42,01583863	1,58487E-07	*
SCp_f4=	4,07463E+13	1	4,07463E+13	13,69932262	0,000713699	*
SCp_f5=	6,64128E+13	1	6,64128E+13	22,32863378	3,46729E-05	*
SCp_f6=	2,21643E+13	1	2,21643E+13	7,451858115	0,00974505	*
SCp_f7=	3,41974E+13	1	3,41974E+13	11,49748703	0,001704537	*
SCp_f8=	2,56025E+13	1	2,56025E+13	8,607807128	0,005793258	*
SCp_f9=	1,46365E+14	1	1,46365E+14	49,20921952	3,13811E-08	*
SCp_f10=	5,90408E+12	1	5,90408E+12	1,985010858	0,167442867	n.s.
SCp_f11=	3,77798E+12	1	3,77798E+12	1,270195627	0,26718633	n.s.
SCp_f12=	4,23489E+12	1	4,23489E+12	1,423812102	0,240581726	n.s.
ANOVA Clorofila						
		g.l.	C.M	F	Prob. F	
SCp=	276,7821186	2	138,3910593	11,93475112	0,000105619	*
SCf=	1596,51876	11	145,1380691	12,51660867	2,98704E-09	*
SCp.f=	392,1760925	22	17,82618602	1,537318196	0,123019003	n.s.
error=	417,4429852	36	11,59563848			

Publicaciones

Publicaciones

- BAFFICO, G.** y PEDROZO, F. 1996. Growth factors controlling periphyton production in a temperate reservoir in Patagonia used for fish farming. *Lakes & Reservoirs: Research and Management*, 2 (3/4): 243-249.
- BAFFICO, G.** 2000. Periphyton community of Lake Nahuel Huapi (Patagonia, Argentina) in relation to environmental factors. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 27: 211-215.
- BAFFICO, G.** 2001. Variations of periphytic community structure and dynamics in lake Nahuel Huapi (Patagonia, Argentina). *Hydrobiologia*, 455: 79-85.
- BAFFICO, G.;** DIAZ, M.; WENZEL, M.; KOSCHORRECK, M.; SCHIMMELE, M.; NEU, T. and PEDROZO, F. 2004. Community structure and photosynthetic activity of epilithon from a highly acidic (pH \leq 2) mountain stream in Patagonia, Argentina. *Extremophiles*, 8: 463-473.