

# Efecto de la fluctuación de nivel del agua en la biomasa, la diversidad y las estrategias del perifiton de los embalses

María Adela CASCO<sup>1</sup> y Julia TOJA<sup>2</sup>

<sup>1</sup> División Ficología, UNLP. Paseo del Bosque s/n. 1900. La Plata. Argentina

<sup>2</sup> Dep. Biología Vegetal y Ecología. Universidad de Sevilla. Apartado 1095. 41080. Sevilla, Spain

## RESUMEN

En este trabajo se analizan los efectos de la perturbación producida por la fluctuación del nivel del agua en la biomasa y la diversidad del embalse de La Minilla (SO, España) y se comparan las estrategias de las algas dominantes en este embalse (caracterizado por amplias fluctuaciones de rango variable, aperiódicas y con descensos máximos en verano) con las que desarrolla el perifiton del embalse Ezequiel Ramos Mexía (Patagonia, Argentina), caracterizado por fluctuaciones de pequeña amplitud, periódicas y con los máximos descensos en invierno. La biomasa que se desarrolla realmente en La Minilla (máximo de 30 mg·m<sup>-2</sup> de clorofila.a), es siempre inferior a la que se produciría si el nivel permaneciera constante (concentración máxima potencia de 79 mg·m<sup>-2</sup>), aunque el patrón de distribución de biomasa, tanto en profundidad como a lo largo del ciclo anual, es similar en ambas situaciones. Cuando los cambios de nivel son grandes y súbitos (tanto por aumento como por descenso), la diversidad real es, normalmente, inferior a la potencial. Cuando las fluctuaciones tienen escasa amplitud (1 a 2 m) pero son frecuentes (cada 2 o 3 días), la diversidad real (2.13 bits·indv<sup>-1</sup> de media) es superior a la potencial (1.16. bits·indv<sup>-1</sup> de media), de acuerdo con la hipótesis de la perturbación intermedia. La variación en la disponibilidad de luz, ligada sólo a veces a la fluctuación de nivel, también afecta a la diversidad, aumentándola si las variaciones son frecuentes. De acuerdo con Sandgreen (1988), las estrategias de las especies también cambian según las características de la fluctuación. En La Minilla la arquitectura es monoestrato y no se identifican estrategias reproductivas relacionadas con los cambios del nivel. La recolonización de sustrato es lenta, dependiendo de semillas externas. El descenso del nivel en verano es crítico para la supervivencia. Sin embargo, en Ezequiel Ramos Mexía, la comunidad suele ser multiestrato y las diferentes especies presentan ciclos de vida adaptados a la desecación o actuando como planctones que recolonizan rápidamente el sustrato. Las principales estrategias pueden ser el cambio del hábitat de los talos adultos, en la capacidad de adaptación fisiológica relacionada con la presencia de vainas mucilaginosas, o la acomodación de los ciclos de vida mediante la formación de elementos de reproducción.

Palabras clave: Perifiton, embalses, fluctuación de nivel, diversidad, biomasa algal.

## ABSTRACT

*This work analyzes the effects of the perturbation produced by the water level fluctuation on the biomass and diversity in the espacio La Minilla reservoir (SW, Spain), and the strategies of the dominant algae in this reservoir (characterized by wide fluctuations of variable range, non-periodic, and with maximum decreases during summer) are compared with those of the periphyton in the Ezequiel Ramos Mexia reservoir (Patagonia, Argentina) characterized by low amplitude fluctuations, periodic, and with maximum decreases in winter. The biomass that really develops in La Minilla (maximum of 30 mg·m<sup>-2</sup> of chlorophyll a), is always lower than the one that would occur should the water levels remain constant (maximum potential concentration of 79 mg·m<sup>-2</sup>), although the biomass distribution pattern in depth as well as along the annual cycle is similar in both situations. When changes in water level are big and sudden (in increase as well as decrease) the real diversity is, normally, lower than the potential one. But when the fluctuations are low in amplitude (1 to 2 m) but frequent (each 2 or 3 days) the real diversity (mean of 2.13 bits·indv<sup>-1</sup>) is higher than the potential one (mean of 1.16. bits·indv<sup>-1</sup>), in agreement with the intermediate perturbation theory. The variation in light availability, only sometimes linked to the variation in water level, it also affects diversity, increasing it if the variations are frequent. According to Sandgreen (1988), the species' strategies also change depending on the fluctuations' characteristics. In La Minilla, the architecture is single-strata, and reproductive strategies linked to changes in level cannot be identified. Substratum recolonization is low, relying on external seeding. The descent in level is critical for survivorship. However, in Ezequiel Ramos Mexia, the community is often multi-strata, and the different species present life cycles adapted to dehydration or acting as planktons that rapidly recolonize the substratum. The main strategies can be the change of habitat of the adult talus, the ability of physiologic adaptation related to the presence of slimy pods or life cycle accommodation through the formation of reproductive elements.*

*Keywords: Periphyton, reservoirs, level fluctuation, diversity, algae biomass.*

## INTRODUCCIÓN

La mayoría de los trabajos sobre algas asociadas al bentos (fijas o no sobre un sustrato) se han realizado en lagos y ríos. Hay estudios descriptivos, tanto a nivel de especie como de comunidad, desde hace mucho tiempo. Sin embargo, es escasa la investigación sobre las causas que determinan la presencia, colonización y crecimiento del perifiton (Hillbricht-Ilkowska *et al.*, 1972; Marcus, 1980; Roos, 1983; Austin & Deniseger, 1985; Kairesalo *et al.*, 1985; Kairesalo & Koskimies, 1987; Sandgren, 1988), así como sobre medidas *in situ* de su producción (Wetzel, 1963; Hillbricht-Ilkowska, *et al.*, 1972; Davis Brown, 1976; Cattaneo y Kalff, 1979; Aizaki, 1979; Apesteguía y Marta, 1979; Rogers & Breem, 1981; Carignan & Kalff, 1982; Fontaine & Nigh, 1983; Kairesalo, 1983; Debecque, 1983; Button, 1986; Antonetti *et al.*, 1987; Casco, 1990; Toja y Casco, 1991; Gafny & Gasith, 2000). Y, sobre todo, hay poquísimos trabajos que estudien al mismo tiempo el fitoplancton y el perifiton de un ecosistema (Casco, 1990; Toja y Casco, 1991a y b; Casco y Toja, 1994; Sagunan, 2000). Y, además, muy pocos de estos trabajos se centran en embalses.

Según Sandgren (1988), se reconocen distintos tipos morfológicos fisiológicos y reproductivos de algas, tanto en su estado vegetativo (diferenciándose según la complejidad morfológica, la resistencia al pastoreo, la competencia por los recursos), como reproductivo, en particular con respecto a las esporas de resistencia (según los requisitos de germinación, tasa de supervivencia, etc.). Distintas combinaciones de estrategias representarían soluciones evolutivas dadas para la supervivencia en hábitats no estresados. En el litoral de embalses se produce una perturbación que, según sus características, puede impedir el desarrollo de todas o alguna de las estrategias.

Las amplias fluctuaciones de nivel que ocurren en los embalses se han considerado siempre como desfavorables para el desarrollo de comunidades bentónicas bien estructuradas, sobre todo en aquéllos situados en regiones áridas o semiáridas, como ocurre en la cuenca

mediterránea, donde está situada la mayoría de los embalses españoles. Por ello, su contribución a la producción total del sistema es poco importante (Margalef, 1983), aproximadamente entre el 2.5 y el 5% (Toja y Casco, 1991a). Sin embargo, el estudio de las algas de la zona litoral puede permitir conocer las distintas estrategias que pueden usar las especies para adaptarse al estrés causado por las perturbaciones, como son los cambios en el nivel del agua.

Las perturbaciones son comunes en muchos y diferentes sistemas. Su efecto se manifiesta a escala tanto temporal como espacial. Según Picket & White (1985), su estudio debe identificar las variables de magnitud (rango de variación o amplitud del cambio), la frecuencia (tiempo transcurrido entre el cambio) y la dispersión (momento del cambio y periodicidad o aperiodicidad del mismo). En función de la frecuencia de la perturbación, se pueden hacer dos generalizaciones principales. Una concerniente a la hipótesis de la perturbación intermedia y otra al principio de exclusión competitiva. Aunque hay muchos trabajos sobre los efectos de las perturbaciones en diferentes poblaciones, comunidades y ecosistemas pocos de ellos estudian el efecto de las fluctuaciones del nivel del agua. Algunos estudian este efecto en fanerógamas del litoral de lagos y ríos (Johanson & Nilson, 1993; Hill *et al.*, 1998; Yabe & Onimaru, 1997; Jutila, 1999), otros en la fauna (Palomaki, 1994; Laron, 1997), otros en la remoción de nitrógeno (Tanner *et al.*, 1999) y, desde luego, hay pocos que traten del perifiton (Gafny & Gasith, 2000; Sugunal, 2000).

Los embalses con régimen mediterráneo pueden sufrir fuertes e impredecibles fluctuaciones del nivel del agua. Se pueden presentar diversas situaciones: 1) rápidos descensos del nivel del agua que dejan secas amplias zonas litorales; 2) rápidos incrementos del nivel que inundan áreas litorales previamente secas; 3) Fluctuaciones de amplitud moderada (1 - 2 m) pero que se suceden con frecuencia. Además, el régimen de luz puede cambiar y estos cambios pueden o no estar en relación con la fluctuación del nivel del agua. Estas perturbaciones pueden modificar tanto a la

biomasa como a la diversidad de las comunidades de perifiton. Sólo las especies que pueden desarrollar estrategias de supervivencia pueden soportar estas perturbaciones. Estas estrategias tienen que ser diferentes de las de las especies que colonizan ecosistemas en los que las fluctuaciones del nivel del agua son periódicas y predecibles (Casco, 1994; Gafny y Gasith, 2000).

El objetivo de este trabajo es estudiar el efecto de la fluctuación de nivel en la microflora perifítica de dos embalses de características contrastadas: 1) La Minilla, situado en Andalucía (España), en una zona de régimen mediterráneo, con cambios en el nivel de rango variable, aperiódicos y con el máximo descenso generalmente en verano y 2) Ezequiel Ramos Mexía, situado en el norte de la Patagonia Argentina, con cambios de 2 a 5 m de rango, periódicos y con el máximo descenso en el invierno. Tomando en consideración que: a) las tendencias en la distribución general de los organismos responden a las interacciones entre las especies y los componentes bióticos y abióticos del sistema y b) que estas tendencias se reconocen tanto a nivel de grupo taxonómico como de tipo morfológico, se intenta analizar la presencia, abundancia y dinámica del ficoperifiton discriminando las estrategias desarrolladas por las algas.

Las características limnológicas de estos embalses son bien conocidas, existiendo varias publicaciones tanto de La Minilla (Toja, 1976; 1980a; 1980b; 1982; 1983; 1984; Toja *et al.*, 1983; Toja *et al.*, 1992; Sancho & Granado, 1988; Gabellone y Guisande, 1989; Armengol *et al.*, 1994) como de Ezequiel Ramos Mexía (Gabellone, 1986; Gabellone y Kaisin, 1987; Kaisin, 1989; Mariazzi *et al.*, 1991). Diversos aspectos sobre el perifiton de ambos embalses han sido previamente descritos (Casco, 1986; 1990; 1994; Casco y Toja, 1991a; 1991b; Toja y Casco, 1991a y 1991b).

## DESCRIPCIÓN DE LOS EMBALSES EN ESTUDIO

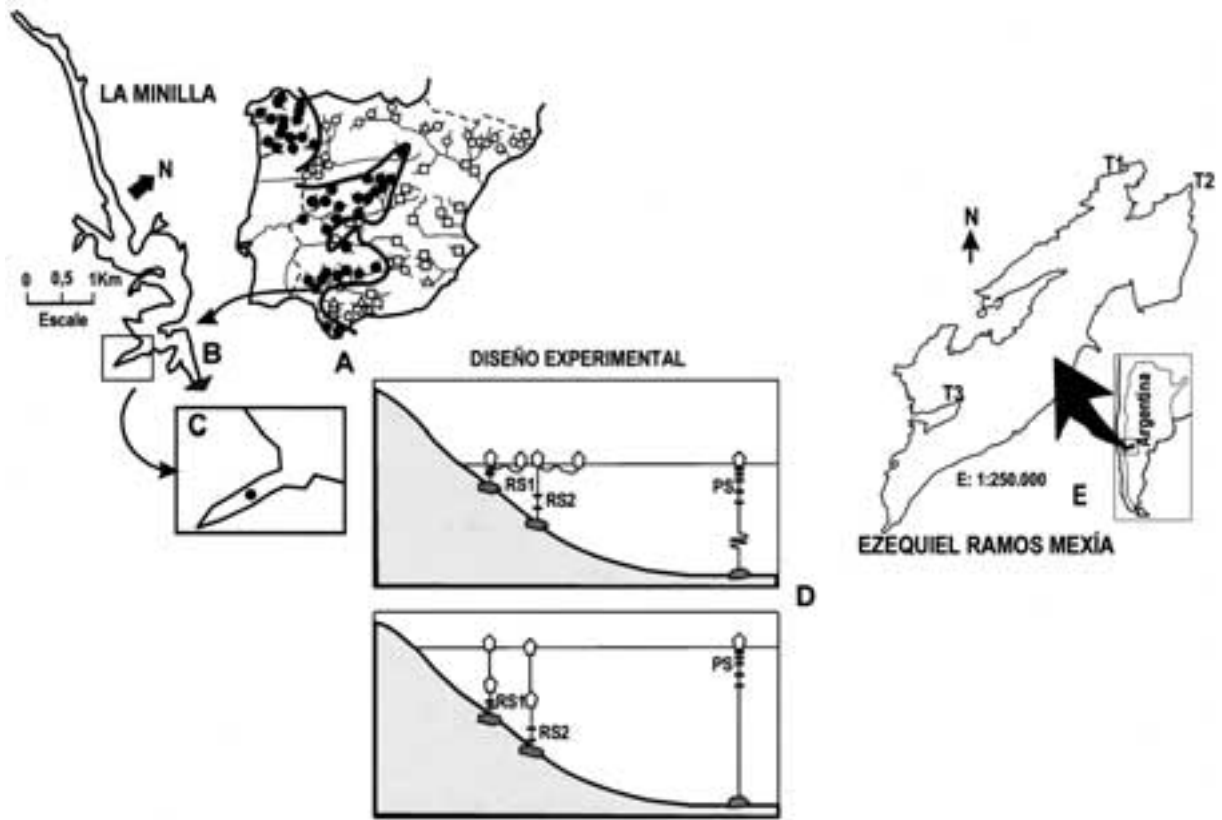
El embalse de La Minilla, destinado al abastecimiento de agua potable a Sevilla, está situado en

el río Rivera de Huelva, afluente del Guadalquivir, en las coordenadas 37°43'58"N y 6°9'56"W (Fig. 1A). Su capacidad máxima es de 60 hm<sup>3</sup>. La profundidad máxima es de 38 m y la profundidad media de 20.83 m. El perímetro a máxima capacidad es de 44.5 km. Está incluido en el grupo de embalses españoles caracterizado por la baja concentración de sales disueltas (< 250 mg L<sup>-1</sup>) con una composición aniónica equilibrada (CO<sub>3</sub><sup>=</sup>=SO<sub>4</sub><sup>=</sup>=Cl<sup>-</sup>). La concentración relativa de silicato es alta y la capacidad de tamponamiento baja (Margalef *et al.*, 1976; Armengol *et al.*, 1991). El embalse se puede calificar como oligo-mesotrófico (Toja, 1984; Toja y Casco, 1991a).

Este embalse tiene una serie de características que le hacen muy desfavorable para el desarrollo del perifiton: 1) amplias y frecuentes fluctuaciones del nivel del agua (máximo rango en 1987 17 m y en 1988 12 m); 2) escasez de nutrientes (entre 0.93 y 120 µg-at.L<sup>-1</sup> de N-NO<sub>3</sub>, con un máximo de 30 en el epilimnion y entre 0 y 1.8 µg-at.L<sup>-1</sup> de P-PO<sub>4</sub>, máximo de 0,5 en el epilimnion); 3) escasa transparencia debido al seston inorgánico y 4) inestabilidad del sustrato debido a la fuerte pendiente de las orillas.

El embalse de Ezequiel Ramos Mexía, destinado a la producción hidroeléctrica, está localizado en el río Limay, a 39°50'S y 69°20'W en el noreste de la Patagonia, Argentina (Fig. 1E). El sustrato está constituido, principalmente por areniscas rojas del Cretácico. A cota máxima la superficie es de 816 km<sup>2</sup>, con una profundidad máxima de 60 m y una profundidad media de 24.7 m. La capacidad máxima es de 20 200 hm<sup>3</sup>. El desarrollo de la línea de costa es de 3.4. Los vientos predominantes son fuertes, proceden del oeste y cruzan el eje principal, dificultando la estratificación. El embalse está caracterizado como oligo-mesotrófico, hypohalino, neutro o ligeramente alcalino y los iones mayoritarios son el bicarbonato y el calcio (Mariazzi, *et al.*, 1991).

Las mayores entradas de agua por el río Limay se producen en verano (debido al deshielo) y en el tránsito del invierno a la primavera (debido a las lluvias). El embalse se utiliza para la producción hidroeléctrica. El tiempo medio



**Figura 1.** A) Localización del embalse de La Minilla y situación en la tipología de los embalses españoles de acuerdo al total de sales disueltas (TDS) (Armengol *et al.*, 1991): (●) bajo TDS con altas concentraciones de silicato; (○) aguas bicarbonatadas con TDS intermedio; (□) aguas sulfatadas con alto TDS y (△) aguas cloruradas con TDS muy alto. B) Embalse de la Minilla con la localización de la bahía donde se realizó la experiencia. C) Detalle de la Bahía con la localización del punto en que se colocaron los muestreadores potenciales (PS); D) Representación diagramática de la colocación de los sustratos experimentales. Las fluctuaciones del nivel del agua modifican la posición de los muestreadores reales (RS) con respecto a la superficie del agua y de los potenciales (PS) con respecto al fondo. E) Localización del embalse de Ezequiel Ramos Mexía en Argentina y localización en el mismo de los 3 transectos estudiados T1, T2 y T3). A) Location of La Minilla reservoir and its situation in the typology of Spanish reservoirs according to total dissolved salts (TDS) (Armengol *et al.*, 1991): (●) Low TDS with high silicate concentrations; (○) bicarbonate waters with intermediate TDS; (□) Sulfate waters with high TDS and (△) Chloride waters with very high TDS. B) location in La Minilla reservoir of the bay in which the experience was carrying. C) Detail of the bay with the location of the point where the potential samplers were placed. D) Diagramatic representation of the experimental sampling substrata. The water level fluctuations modify the position of the real samplers (RS) with respect to the water surface and the potential ones (PS) with respect to the bottom. E) Location of the Ezequiel Ramos Mexía reservoir in Argentina and location in it of the 3 studied transects (T1, T2 and T3).

de residencia es de 365 días (Mariazzi *et al.*, 1991). Durante el periodo de estudio, la amplitud máxima de la fluctuación del nivel del agua fue de 2.5 m (Kaisin, 1989), presentando el máximo en verano y el mínimo en primavera. Este patrón se repite todos los años, aunque puede variar algo la amplitud de la fluctuación (entre 1.9 y 4.7 m).

## MATERIAL Y MÉTODOS

En La Minilla el estudio se realizó en una bahía (Fig. 1B y 1C) cruzada por un transecto definido por un estudio intensivo previo de la comunidad de algas bentónicas del embalse (Casco & Toja, 1991a), en la misma zona en la que se llevó a cabo un estudio comparativo entre la

producción del fitoplancton y la del perifiton (Toja & Casco, 1991).

El diseño experimental se orientó a comparar el crecimiento real del perifiton con el crecimiento potencial que tendría si no existieran fluctuaciones del nivel del agua. (Fig. 1D). Se utilizaron sustratos artificiales (portaobjetos esmerilados). Se usó este tipo de sustratos experimentales para reducir al mínimo las fuentes de variabilidad (Pickett & White, 1985). Aunque el crecimiento del perifiton en sustratos artificiales es menor que en sustratos naturales - lo que también se había detectado en este embalse (Casco, 1989) - en determinados trabajos se continúa recomendando el uso de portaobjetos esmerilados, debido a su replicabilidad. (Barbiero, 2000).

El crecimiento potencial se testó utilizando los llamados muestreadores potenciales (PS), compuestos por un flotador del que se suspendían los sustratos a 5 profundidades diferentes (0.5, 1, 1.5, 2.5 y 3.5 m). El crecimiento real se testó usando los llamados muestreadores reales (RS), dispuestos en dos series compuestas cada una por sustratos colocados a 2 profundidades (RS1: a 1 y 1.5m y RS2: a 2.5 y 3.5 m de profundidad con respecto a la superficie del agua). En contraste con los sustratos PS, la distancia con respecto al fondo de los sustratos RS se mantenía constante durante el periodo de exposición, independientemente de los cambios del nivel del agua.

La extinción de la luz se midió con un disco de Secchi de 30 cm. El coeficiente de extinción se calculó usando la ecuación  $k=1.7/D_m$  (Margalef, 1983; Toja y Casco, 1991).

Los sustratos se recogieron con periodicidad aproximadamente mensual, desde septiembre de 1987 a Agosto de 1988, reemplazando siempre los muestreadores RS en las profundidades mencionadas anteriormente. En cada profundidad se colocaron los suficientes sustratos como para obtener muestras duplicadas tanto para la identificación y recuento de las especies como para la determinación de biomasa y de la concentración de pigmentos fotosintéticos.

Para determinar la composición florística, las muestras se fijaron con formol al 4%. Una de

las caras de cada portaobjetos se limpiaba y el material recogido se utilizaba para una primera determinación taxonómica. La otra cara del portaobjetos se observaba directamente a 400x bajo microscopio óptico, para confirmar la identificación previa, observar las asociaciones algales y contar el número de individuos. Las colonias, los cenobios y los filamentos se consideraron como individuos. El índice de diversidad se calculó según Shannon & Weaver (1963).

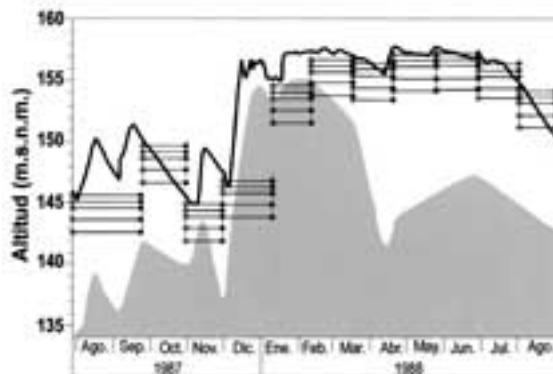
La estimación de la biomasa se realizó por dos vías: 1) Determinación del peso seco libre de cenizas (PSLC) y 2) Determinación de la concentración de clorofila.a. Para el análisis de la concentración de clorofila los portaobjetos se sumergieron en metanol, realizándose la extracción en oscuridad, en congelador por menos de 10 días. Posteriormente, los extractos se filtraron a través de filtros WATMAN GF/C, midiéndose la absorbancia en un espectrofotómetro PERKIN ELMER 550 SE UV/VIS. Para calcular la concentración de clorofila.a se utilizó la fórmula de Talling & Driver (Vollenweider, 1969). También se midió la absorbancia a 750 y 665 nm después de la acidificación con 0.35  $\mu$ L de HCl 0.4N para la corrección de los feopigmentos (Lorenzen, 1967; Varela, 1981). La evolución de las concentraciones de clorofila obtenidas tanto según Talling & Driver como según Lorenzen, mostraron un patrón similar ( $r=0.92$ ,  $P<0.01$ ). Sin embargo, había algunas diferencias. En la mayoría de las muestras los valores obtenidos según Lorenzen fueron mayores que los obtenidos según Talling & Driver, pero en otras era menor, sin que se encontrara ningún patrón definido. Keskitalo (1976) encontraba resultados similares cuando las concentraciones de feopigmentos eran bajas. Es posible que esto se deba a la formación de dicaciones como consecuencia de la fuerte acidificación, debido a que las soluciones en metanol son inestables (Cabrera, 1983). La transformación de los monocaciones de feofitina en sus dicaciones ocurre a  $\text{pH}<2$  en metanol. Se hizo un estudio previo (Casco, 1990), para determinar la cantidad de HCl necesaria para no alcanzar un pH

de 2.6-2.8, al que es posible prevenir la formación de dicaciones (Marker & Jinks, 1982; Varela, 1981). Sin embargo, en este trabajo sólo se consideran los resultados obtenidos según Talling & Driver ya que la variabilidad obtenida después de la acidificación se ha considerado demasiado alta. Para la determinación del PSLC, se obtuvieron dos réplicas, raspando cada portaobjetos en un poco de agua procedente del propio embalse, previamente filtrada para eliminar el plancton. Las suspensiones se filtraron a través de filtros WATMAN G/F previamente calcinados y pesados (Hudon *et al.*, 1987). De cada filtro se retiró la macro y microfauna, bajo microscopio estereoscópico. Posteriormente, los filtros se secaron a 105°C (Lund & Talling, 1957; Romero Martinengo, 1984) durante 24 horas (Vaquer, 1984) para obtener el peso seco y, posteriormente se calcinaron a 510°C durante 5 horas (McIntire, 1966; APHA, 1985).

El perifiton del embalse de Ezequiel Ramos Mexía se muestreó mensualmente desde enero de 1985 hasta febrero de 1986. Se seleccionaron 3 zonas de diferente pendiente y exposición (Fig. 1E). Se tomaron muestras para la identificación de perifiton a diferentes profundidades, directamente por raspado de la roca o, en algunas casos, mediante draga Ponar. Las muestras se fijaron con formol al 4% y se examinaron alícuotas bajo microscopio óptico a 400x. La frecuencia de aparición de las especies se estimó mediante una escala de 7 niveles.

## RESULTADOS

En la figura 2 se observa la variación del nivel del agua y de la profundidad del límite de compensación de la luz en el embalse de La Minilla durante todo el periodo de estudio. Así mismo se indica la posición de los RS (desde su colocación hasta su retirada) con respecto a la superficie del agua y al límite de la zona fótica. Las fuertes lluvias ocurridas durante el otoño-invierno de 1987-88, llenaron el embalse casi completamente. El nivel del agua comenzó a descender



**Figura 2.** Variación del nivel del agua en La Minilla durante el periodo de estudio. Se ha marcado la localización, con respecto a la superficie del agua, de los muestreadores reales (RS) en el momento de su instalación (puntos blancos) y su recogida (puntos negros). Se han sombreado las profundidades sin luz. *Variation of the water level in La Minilla during the study period. The location of the periphyton real samplers (RS) at the moment of their installation (white dots) and removal (black dots) have been marked with respect to the water surface. The depths without light have been shadowed.*

sólo durante julio y Agosto de 1988. Durante este verano, la cota más baja detectada fue más alta que en el verano de 1987, (cuando el descenso del nivel del agua fue superior a 17 m. La amplitud total de la fluctuación del nivel durante del periodo de estudio fue de 14 m. Las fuertes lluvias también produjeron un alto incremento en la cantidad de seston inorgánico, durante Diciembre, Enero y Febrero, limitando el espesor de la zona fótica a menos de 2.5 m.

La figura 2 también muestra la existencia de 4 situaciones del nivel del agua que pueden afectar a la comunidad perifítica. Tres de ellas se corresponden con situaciones previamente esperadas. 1) Incrementos rápidos del nivel, inundando áreas previamente secas (Noviembre de 1987 y Enero-Febrero de 1988); 2) Pronunciados descensos del nivel que dejaron seca gran parte del litoral (esto ocurrió en Septiembre-Octubre de 1987 y en Julio-Agosto de 1988); 3) Fluctuaciones de amplitud moderada (1-2 m) aunque muy frecuentes (cada 2-3 días) como ocurrió en Marzo de 1988; 4) nivel del agua más o menos constante o descendiendo lentamente, como ocurrió de Abril a Junio de 1988.

El régimen de luz mostró una evolución diferente aunque, a veces, su efecto en los sustratos RS estuvo ligado a las fluctuaciones del nivel. En situaciones de rápido aumento del nivel, en algunas ocasiones, las áreas nuevamente inundadas quedaron dentro de la zona fótica (Agosto-Octubre de 1987), o sólo los RS más profundos pudieron estar temporalmente fuera de la zona (Noviembre 1987). Pero, en otras ocasiones, la transparencia del agua fue muy baja y la luz apenas llegaba a 1 o 2 m de profundidad (Diciembre-Febrero, 1988).

La Figura 3 muestra la variación en el tiempo de la biomasa, estimada por la concentración de clorofila (A y B) y el PSLC (B y C), tanto en los PS como en los RS. Se han usado las dos formas de estimar la biomasa, ya que la concentración de clorofila es un buen descriptor de la producción primaria, pero el PSLC es mejor para informar sobre la biomasa disponible para otros niveles tróficos, del número de individuos (E y F) y de la diversidad (G y H), tanto en los PS como en los RS. La figura 3 también muestra la evolución del número total de individuos (E y F) y de la diversidad (G y H).

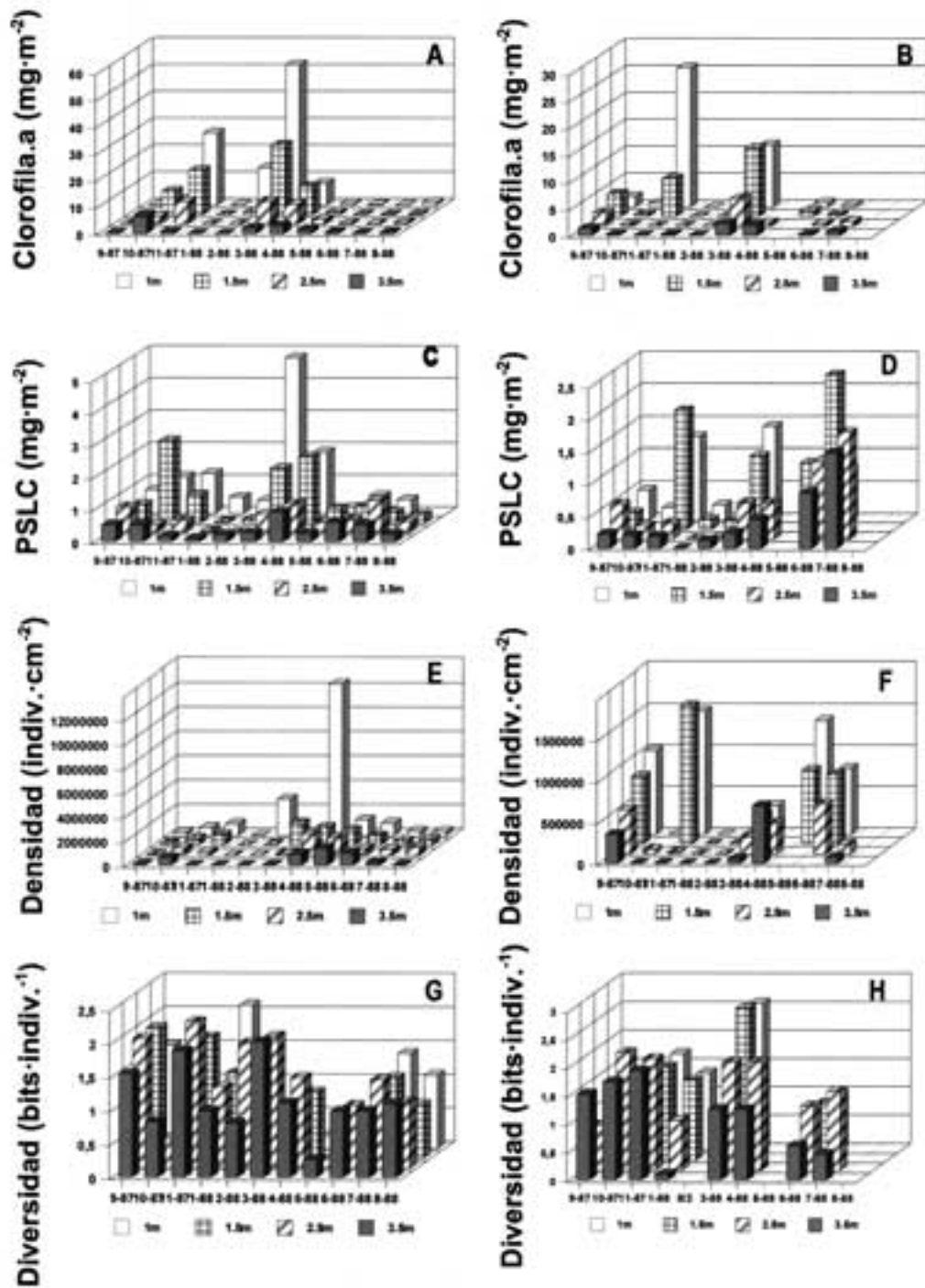
No hay correlación entre el PSLC y la concentración de clorofila ( $r = -0.05$ , n.s. para PS y  $r = -0.02$ , n.s. para RS). Varios factores pueden afectar a estos valores: disponibilidad de nutrientes, composición algal, abundancia de pedúnculos y vainas, etc. Tampoco hay relación entre el número de individuos y los otros parámetros. Una causa de esto puede ser que se contaron individuos y no células y, aunque la mayor parte de las especies identificadas eran unicelulares, algunas de las dominantes eran multicelulares. Por ejemplo, en Noviembre de 1987, en PS, con concentraciones relativamente altas de clorofila, sólo se contaron del orden de 900 000 individuos·cm<sup>-2</sup>, mientras que los máximos números de Abril (más de 12 millones) tuvieron concentraciones de clorofila muy bajas, probablemente porque en este caso dominaban completamente dos especies de muy pequeño tamaño (*Achnanthes minutissima* y *A. linearis*). Pero, que no hubiera correlación entre los tres parámetros es también debido a la distinta composi-

ción florística (que hace variar tamaño de los individuos) y a la existencia de diversas estructuras como mucílagos y pedúnculos. En el caso del PSLC tampoco puede excluirse que parte del material corresponda a organismos heterótrofos, como animales de pequeño tamaño, que pasaron desapercibidos y no pudieron separarse antes de la calcinación. En caso de los muestreadores reales, la colonización por la fauna siempre fue mayor, posiblemente por la mayor accesibilidad de los sustratos.

Los PS no fueron afectados por las fluctuaciones del nivel, pero sí por la turbidez (Fig. 2) y la disponibilidad de nutrientes. La clorofila aumentó desde Agosto a Noviembre de 1987 (alcanzando 63 mg m<sup>-2</sup> a 0,5 m de profundidad), debido al incremento de nutrientes provocado por la entrada de agua de las primeras lluvias. Posteriormente, la masiva entrada de agua de lluvia en invierno, que aumentó mucho la turbidez, produjo un descenso en el crecimiento, limitándose la producción a las capas más superficiales. Las mayores concentraciones de clorofila se detectaron en Marzo y Abril (hasta 79 mg m<sup>-2</sup> de clorofila *a*) como respuesta tanto al aumento de nutrientes como al incremento de la zona fótica. Se observó un drástico descenso en el mes de Mayo, producido tanto por la baja disponibilidad de nutrientes como por la posible fotoinhibición de la comunidad perifítica.

La respuesta más común a la fluctuación del nivel del agua fue un descenso en la biomasa. Los RS siempre presentaron un menor crecimiento que los PS (máximo de 30 mg m<sup>-2</sup> de clorofila *a*), aunque siguieron una evolución similar. Sin embargo, la composición florística fue variable de acuerdo con cada situación. Hay que hacer notar, de todas formas, que los RS de las profundidades 1 y 1.5 m del mes de Abril de 1987 se encontraron secos y que los correspondientes a las profundidades de 2.5 y 3.5 de Mayo de 1988 se perdieron.

Cuando por un descenso en el nivel del agua los sustratos quedan fuera, lo normal es que se sequen y las algas mueran (como ocurrió en Julio y Agosto de 1988). Pero, no siempre ocurre esto. Por ejemplo, en Septiembre-Octubre de



**Figura 3.** Evolución espacio temporal de la concentración de clorofila (A y B), del peso seco libre de cenizas (Cy D) del número total de individuos (E y F) y de la diversidad (G y H) del perifiton desarrollado en los muestreadores potenciales (gráficas de la izquierda) y reales (gráficas de la derecha). *Spatial and temporal evolution of chlorophyll concentration (A and B), ash-free dry weight (C and D), total number of individuals (E and F), and diversity (G and H) of the periphyton developed on the potential samplers (graphs on the left) and real ones (graphs on the right).*



1987, los sustratos estuvieron fuera del agua durante la mayor parte del periodo de exposición y, sin embargo, mantuvieron un pequeño, aunque apreciable, desarrollo de algas debido a que el mes fue lluvioso y la humedad ambiental permitió que sobrevivieran especies (como las del género *Lyngbya*) capaces de segregar mucílagos que previenen la desecación. Cuando por ascenso del nivel del agua los sustratos quedan fuera de la zona fótica, también disminuye mucho la biomasa pero, en algunos casos, puede mantenerse un desarrollo relativamente importante según las características de las especies colonizadoras. Por ejemplo, en Agosto-Septiembre de 1987, sucesivos ascensos y descensos del nivel del agua dejaron a los sustratos más profundos temporalmente fuera de la zona fótica y, sin embargo, la concentración de clorofila se mantuvo a niveles similares. Probablemente esto se debió al desarrollo de la cianofita *Geitleribactron periphyticum* capaz, como otras de su grupo, de sintetizar a muy bajas intensidades de luz (por debajo del 1%). Ascensos y descensos en el nivel del agua durante el periodo de exposición llevan también, normalmente, a un descenso en la biomasa pero, en algunos casos, ocurre lo contrario. En Agosto-Septiembre de 1987, el crecimiento fue mayor que en PS, posiblemente porque la propia perturbación de las orillas con los movimientos del agua produjo una inyección de nutrientes cerca del punto en que se encontraban los muestreadores RS y no a los PS (situados en el centro de la bahía).

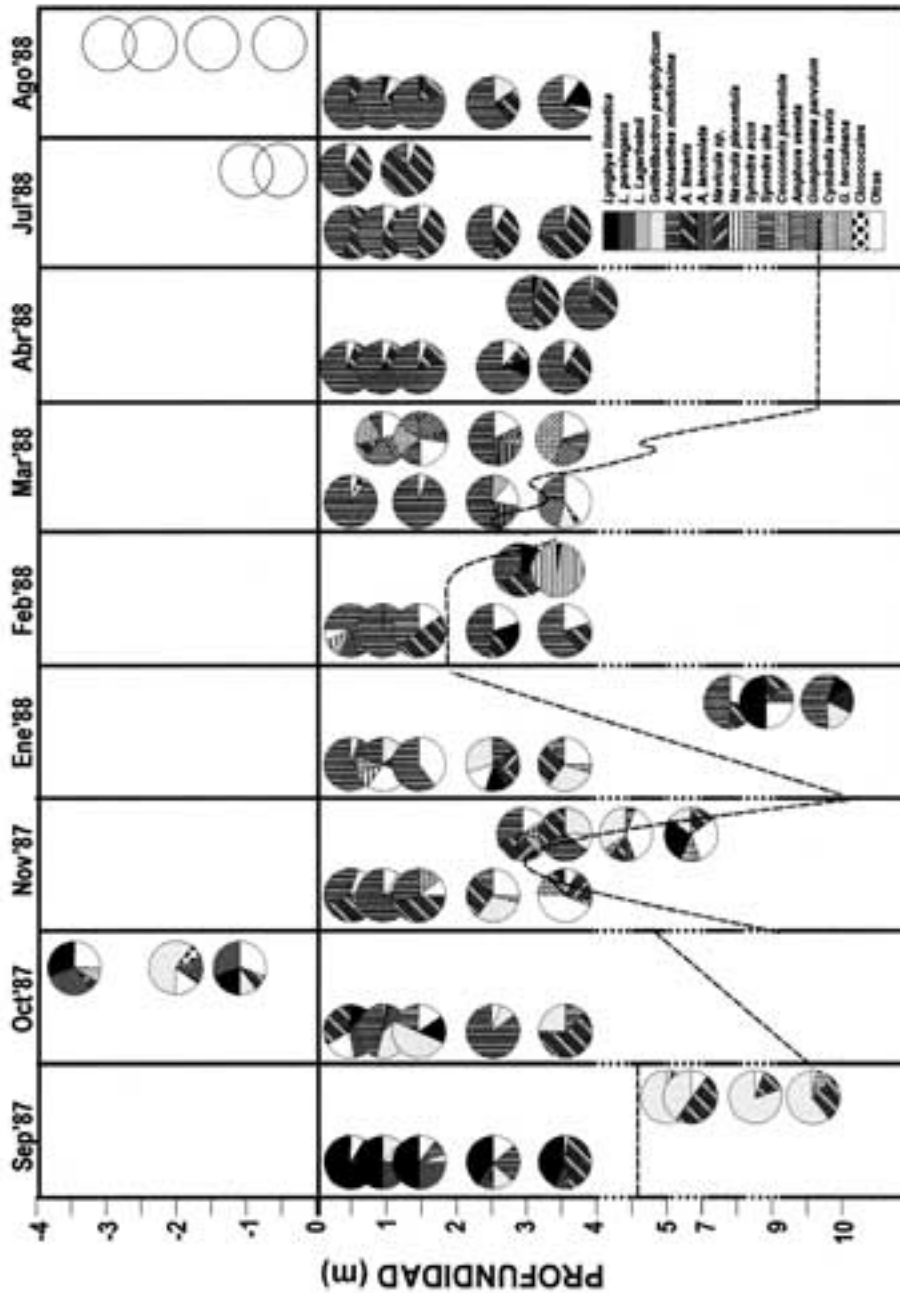
Desde Marzo a Julio de 1988, ambos tipos de sustratos (RS y PS), estuvieron sujetos las mismas condiciones de nivel de agua, luz y nutrientes. Sin embargo, los RS tuvieron menor crecimiento que los PS. Esto sólo puede explicarse por depredación selectiva. Los RS siempre mostraban una mayor colonización por animales (quironómidos y nemátodos, principalmente) que los PS, probablemente por la mayor accesibilidad de estos sustratos para la fauna bentónica (Toja & Casco, 1991, Casco & Toja, 1991).

Aunque este menor crecimiento en los RS que en los PS se observó en casi todos los mues-

treos, en Septiembre de 1987, la concentración de clorofila en RS fue mayor que en PS. Esto pudo deberse a una rápida activación de las algas al llegar nutrientes, procedentes del sedimento, en mayor proporción a los RS que a los PS. Incluso con esta salvedad, la evolución del crecimiento a lo largo del tiempo fue paralela en ambos muestreadores: Incremento a lo largo del otoño, alcanzándose el máximo en noviembre (que en el caso de los RS fue el máximo absoluto de todo el periodo de estudio) con un descenso durante los meses de Enero y Febrero debido, por un lado, a las bajas temperaturas pero, sobre todo, a limitaciones de luz. En marzo se produjo el máximo primaveral (que en el caso de los PS fue el máximo absoluto), disminuyendo en Abril, aunque con un desarrollo relativamente elevado (hay que tener en cuenta que se perdieron los sustratos superficiales de RS, pero probablemente siguieron la misma tónica que los PS). A partir de Mayo la biomasa fue muy baja por agotamiento de los nutrientes.

Comparando la concentración de clorofila con el PSLC, en el caso de los PS, el mayor contenido de clorofila por unidad de PSCL ocurrió en Noviembre de 1987 ( $32.36 \text{ mg g}^{-1}$ ) interpretándose como una respuesta rápida de las algas a un aporte de nutrientes en un ambiente favorable. De hecho, las distintas especies identificadas se hallaban en reproducción. También hubo importantes contenidos de clorofila por unidad de peso en Enero y Febrero de 1988 ( $28.73$  y  $29.67 \text{ mg g}^{-1}$ ) aunque el desarrollo absoluto de la comunidad fuera muy bajo (en estos momentos también estaba entrando agua cargada de nutrientes). Sin embargo, en el momento de máximo desarrollo del perifiton, el contenido fue mucho menor ( $10.94 \text{ mg g}^{-1}$ ), probablemente debido a que algunas especies habían desarrollado vainas o pedúnculos mucilaginosos, capaces en muchos casos de atrapar partículas detríticas. Durante los meses de verano los contenidos se mantuvieron muy bajos, en parte por la escasez de nutrientes pero, en parte, porque en el PSLC había una proporción elevada de heterótrofos.

A pesar de que, a grandes rasgos, la evolución de la biomasa en los muestreadores PS y RS



**Figura 4.** Abundancia relativa de las principales especies detectadas en el embalse de La Minilla tanto en los muestreadores potenciales (P), como en los reales (R) en los diversos muestreos realizados. Los círculos correspondientes a cada profundidad de muestreo se han situado en la posición con respecto a la superficie del agua que tenían en el momento de su recogida. Con línea discontinua se ha marcado la variación de la profundidad del Límite de compensación de la luz a lo largo del periodo de exposición de los sustratos. *Relative abundance of the main species detected in La Minilla reservoir in the potential samplers (P) as well on the real ones (R) in the several samplings. The circles corresponding to each sample depth have been located in the position with regard to the water surface they had at the time of recovery. The dotted line shows the variation in depth of the light compensation limit during the period of strata exposure.*

fuera similar no ocurrió lo mismo con la composición específica y la diversidad. En la figura 3 (G y H) se ha representado la evolución de la diversidad medida con el índice de Shannon & Weaver y en la figura 4 se ha representado la abundancia relativa de las especies dominantes en cada uno de los sustratos y en cada una de las profundidades a lo largo del periodo de estudio. Se representa también la situación que tenían los muestreadores reales cuando se recogieron, con respecto a la posición en que fueron colocados, así como la variación de la profundidad de límite de compensación de la luz.

Durante la mayor parte del año, los PS tuvieron una diversidad muy baja (Fig. 3G) con dominancia casi absoluta de *Achnanthes minutissima*, a veces acompañada por *A. linearis* (Fig. 4). Por el contrario, aunque durante el verano en los RS también dominaban estas especies, el resto del año, la composición de la comunidad estuvo algo más equilibrada y la diversidad fue, en muchos casos algo superior que en los PS (Fig. 3H) aunque, en general, fue baja en ambos muestreadores. Llama la atención la alta diversidad alcanzada en el mes de marzo. Esta mayor diversidad puede explicarse en muchos casos por la hipótesis de la perturbación intermedia. En Marzo, el nivel del agua fluctuó 1 o 2 m frecuentemente (cada 2 o 3 días).

El número de especies, en general, también fue algo mayor en PS que en RS, pero el máximo absoluto se encontró en estos últimos. Sin embargo, sólo unas pocas especies fueron dominantes (Fig. 4) y aquí si que se observan grandes diferencias entre los dos tipos de muestreadores.

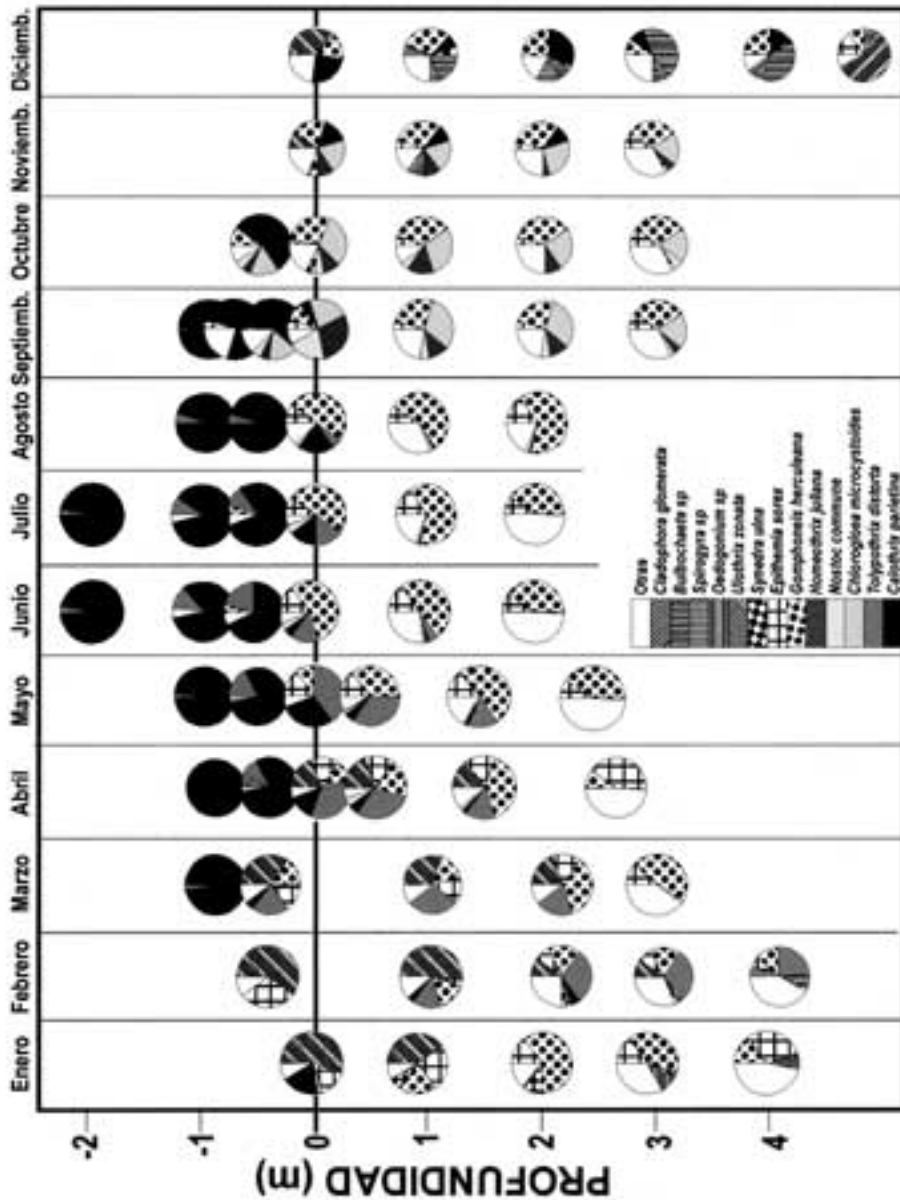
En la figura 5 se representa la abundancia relativa de las especies encontradas en distintas profundidades, a partir de la cota de máxima capacidad, en el embalse de Ezequiel Ramos Mexía. Independientemente de la fluctuación del nivel, todas las muestras se encontraron dentro de la zona fótica. La amplitud máxima del nivel fue de 2.5 m, correspondiendo el nivel más bajo al invierno y registrándose el máximo en verano, cuando se suma efecto de las lluvias del primavera al del deshielo. Y este esquema se repite todos los años. Por lo tanto, en esto también se diferen-

cia de La Minilla, que tiene el nivel más alto en invierno y el más bajo en verano u otoño (según cómo se presenten las lluvias). El hecho de los niveles más bajos se producen en invierno, época relativamente lluviosa y con alta humedad atmosférica, determina que (como en La Minilla en Octubre de 1987) se desarrollen cianofitas capaces de formar mucílagos que envuelven a los tricomas, protegiéndoles de la desecación. Se observa que las distintas especies tienen, generalmente, ubicaciones definidas según la profundidad. Por ejemplo, *Ulothrix zonata*, durante su momento óptimo (verano) ocupa la franja entre -0.5 y 0.5 m. *Calothrix parietina* coloniza las zonas epilitorales dejadas en seco por la bajada del nivel durante el invierno, sin embargo, *Oedogonium* sp, *Spirogyra* sp, *Bulbochaete* sp, tienen un límite máximo por debajo del m de profundidad.

Algunas de las especies dominantes en Ezequiel Ramos Mexía también están presentes en La Minilla: *Gomphoneis herculeana* (la única que en este embalse tuvo efectivos importantes en alguna ocasión), *Synedra ulna* y *Chlorogloea microcystoides*. Otras, como *Ulothrix zonata*, *Oedogonium* sp, *Bulbochaete* sp y *Calothrix parietina*, presentaron especies del mismo género pero no está confirmado que sean o no las mismas, salvo en el caso de *Calothrix* ya que la especie de La Minilla era *Calothrix epiphytica*. Pero ninguna de estas especies tuvo importancia cuantitativa en La Minilla.

## DISCUSIÓN

El efecto de las fluctuaciones del nivel del agua se puede deber a tres factores: su amplitud, su frecuencia y el momento del año en que se produzcan. La importancia de estos tres factores ya ha sido descrita antes (Pickett & White, 1985). En la Minilla, y probablemente en otros embalses de régimen mediterráneo, el tercer factor tiene una especial relevancia. Otro factor importante es la dirección de la fluctuación, ya que el efecto de los incrementos de nivel puede ser distinto del de los descensos (Casco & Toja, 1991).



**Figura 5.** Abundancia relativa de las principales especies detectadas en el embalse de Ezequiel Ramos Mexía en cada una de las profundidades muestreadas a lo largo de un ciclo anual. *Relative abundance of the main species detected at the Ezequiel Ramos Mexía reservoir at each one of the sampled depths during one annual cycle.*

La producción se detiene cuando los sustratos se secan. Si la humedad ambiente es alta (como en Octubre de 1987 en La Minilla o durante el invierno en Ezequiel Ramos Mexía), parte de la población puede sobrevi-

vir, sobre todo si las especies capaces de producir mucílago (como *Lyngbya* spp, *Calothrix* spp, etc) son las dominantes. Pero, cuando las condiciones del aire son secas y cálidas, la comunidad algal desaparece completamente,

sobre todo si las especies dominantes son diatomeas como *Achnanthes minutissima* (como ocurrió en La Minilla en Julio y Agosto de 1988). En este sentido, Pickett & White (1985) puntualizan que según las circunstancias particulares de cada situación, la misma perturbación puede tener impactos de diferente entidad. Otro tipo de perturbación, como el la resuspensión de sedimentos, puede producir diferentes impactos según el momento en que ocurran (Robinson & Burger, 1999).

La capacidad de resistir la desecación por un cierto tiempo, ya sea en forma de cigotos, acinetos, quistes o talos vegetativos, se ha estudiado (Davis, 1972, en Peterson, 1996) en más de 130 especies de clorofitas, 8 de carofitas, más de 60 cianofitas, 36 diatomeas y 23 taxa de otros grupos. Peterson cuestiona la real viabilidad de los individuos tras largos periodos de desecación pero, al mismo tiempo, enfatiza que incluso una pequeña porción de la reserva de células viables puede servir como fuente de dispersión cuando se cumplen las condiciones de humedad. Sostiene que células tolerantes a la desecación, llevadas por el viento o mantenidas sobre el sustrato seco, pueden contribuir, significativamente, al restablecimiento de las poblaciones de un lugar después de un periodo seco largo. Como dato particular, cita un espécimen de *Nostoc commune* (especie típica del embalse de Ezequiel Ramos Mexía) seco en un herbario que se mantuvo viable por más de un siglo.

De la misma forma que la diversidad del fitoplancton es mayor cuando los cambios en las condiciones del medio varían moderadamente (paradoja del plancton, Hutchinson, 1961), frecuentes y moderadas fluctuaciones del nivel pueden determinar un incremento en la diversidad de las comunidades epifíticas (Orians, 1975; Margalef, 1992). Como ejemplo, el nivel del agua osciló entre 1 y 2 metros varias veces en el periodo comprendido entre el 8 de Febrero y el 16 de marzo de 1988 (Fig. 2). Como consecuencia, la diversidad durante este tiempo fue mayor en RS que en PS (Figs. 3 y 4). Según la hipótesis de la perturbación

intermedia (Grime, 1979; Connell, 1978 en Pickett & White, 1985), las fluctuaciones moderadas pueden producir una mayor disponibilidad de nichos y, por lo tanto, promover la coexistencia sobre la dominancia. En estas circunstancias, la colonización por nuevas especies se produce continuamente en los sustratos, pero está dificultado el desarrollo de poblaciones densas. Por esta razón las concentraciones de clorofila *a* y el número total de individuos fueron más bajos en RS que en PS durante Marzo de 1988, pero la diversidad fue mayor (Fig. 3). Este mismo planteamiento sobre el efecto del medio cambiante podría explicar la diversidad encontrada en las muestras más profundas del PS en el mismo mes de Marzo, que estuvieron sometidas a un régimen de luz cambiante, que fue aumentando a medida que transcurrió el periodo de exposición. Algo similar ocurrió en los sustratos profundos tanto de PS como de RS en el mes de Noviembre de 1987 y en los del PS de Enero de 1988.

Sin embargo, cuando los cambios en el medio son mayores que la capacidad de las algas para responder a ellos, por ejemplo cuando el cambio de nivel es brusco (amplio rango) y unidireccional (sólo sube o baja), la comunidad cambia: disminuye la biomasa y baja la diversidad. Sobreviven los más aptos y se manifiestan dominancias. Cuando el nivel del agua baja, si esto ocurre en verano, las algas quedan en seco y mueren, ya que la barrera mucosa que presenta la mayoría de los talos no es suficiente para prevenir la desecación. Pero si los descensos ocurren en épocas con menor insolación, sobre todo si hay gran humedad atmosférica, algunas especies pueden sobrevivir, al tener mecanismos de supervivencia. Esto es lo que ocurrió en La Minilla durante el mes de Octubre de 1987 (Figs. 3 y 4) y durante el invierno en Ezequiel Ramos Mexía (Fig. 5). Al ser las especies dominantes cianofitas capaces de segregar mucílagos (como son las especies del género *Lynngbya*), los tricomas pueden sobrevivir a la desecación del medio.

Potts & Whitton (1979) sostienen que numerosos géneros de cianofitas son capaces de sobrevivir a la desecación. Según Paerl (1988)

el género *Calothrix* es fundamentalmente epifítico y epilítico, pudiendo ser planctónico y el género *Tolypothrix* puede vivir adherido o ser de vida flotante. Ambos géneros se encuentran en Ezequiel Ramos Mexía, donde se ha identificado su hábito epifítico y el pasaje rápido, mediante la formación de hormosporas, a un periodo planctónico breve seguido de la recolonización del sustrato. *Calothrix* también se encuentra en La Minilla, pero de forma esporádica en con poblaciones muy bajas, por lo que no se puede concluir nada. *Lynbya limnetica*, una de las especies más importantes del perifiton de La Minilla, si se ha encontrado en el plancton, presentando sus mayores efectivos cuando son menores las poblaciones bentónicas (Casco, 1989; Casco & Toja, 1994).

Cuando el agua sube, después de un periodo largo y seco, la recolonización es lenta, porque en el medio han quedado pocas simientes y el aporte de nuevos colonizadores debe ser alóctono. Los descensos de nivel aunque sean amplios e unidireccionales, determinan una recolonización más rápida, ya que *in situ* pueden haber quedado simientes u organismos aletargados que se activan rápidamente a medida que van quedando incluidos en la zona fótica (Sundback & Granelli, 1988; Moss, 1977). Pero esta recolonización es fuertemente dependiente de la semilla existente, por lo que la diversidad puede ser baja, aunque siempre es mayor que en el caso de los descensos del nivel.

Una cuestión interesante es ¿por qué *Achnanthes minutissima* domina tan claramente en La Minilla? Es posible que el pequeño tamaño de la especie signifique un aumento en la relación superficie/volumen, lo que le proporciona una ventaja competitiva en un medio con escasos nutrientes como es el de La Minilla. Además, la existencia de un pedúnculo gelatinoso que permite a las células mantenerse enhiestas sobre el sustrato, relacionándose poco con él y pudiendo explorar mejor a la captura de nutrientes, puede ser una razón más que asegure su éxito en comparación con otras especies congénéricas que también se encuentran en este embalse (*A. linearis*, *A. lanceolata*,

*A. plöensis*, etc.). Además este pedúnculo se suelta fácilmente, por lo que puede vivir suspendida en el agua, bien resuspendiéndose desde el fondo, bien creciendo en la película superficial, extendiéndose a partir del litoral. Esta característica también le permite llegar a zonas recién inundadas, ocupando rápidamente un espacio vacío. Pero, otras especies que presentan pedúnculo como *Cymbella laevis*, *Gomphonema parvulum* y *Gomphoneis herculeana* también han sido importantes en algunos momentos y en algunos sustratos. Por lo tanto, sigue sin ser respondida la pregunta de por qué *A. minutissima* tiene tanto éxito frente a otras que también forman pedúnculo. Otra pregunta sin contestar es ¿Por qué otras especies que desarrollan talos enhiestos, como muchas cianofitas y clorofitas, tienen tan poco desarrollo en este embalse?

La abundancia de *A. minutissima* en comunidades que se desarrollan en regiones templadas a árticas indicaría que es una especie que tolera amplios rangos de luz, temperatura y nutrientes. Su ubicuidad así como su gran tasa de multiplicación asegurarían su éxito. Kairesalo (1984) ya habla del comportamiento de esta especie a partir de su estrategia de crecimiento rápido y su capacidad de colonizar diferentes sustratos, incluyendo superficies algales o de otros organismos y sugiere que estas pequeñas diatomeas son las principales responsables de la productividad del perifiton. De hecho, en La Minilla *A. minutissima* ha sido la única especie capaz de epifitar a *Chlorohydra* sp cuando ésta se ha presentado. De todas formas no todo han de ser ventajas. Su posición enhiesta le hace ser más sensible a la depredación por herbívoros que sus congéneres que viven pegados como lapas en el sustrato. Por esta razón en aquellos sustratos más colonizados por fauna, *A. linearis* resulta beneficiada frente a *A. minutissima* (Toja & Casco, 1991; Casco & Toja, 1991).

En resumen, cuando las fluctuaciones son amplias y sobre todo impredecibles, el perifiton es pobre, está poco estructurado (arquitectura en monoestrato) y está compuesto por algas unicelulares o por colonias pequeñas.

Esto es lo que ocurre en amplias áreas de régimen mediterráneo, como es el caso de La Minilla. Cuando se establecen especies capaces de formar talos grandes (como *Ulothrix* sp, *Oedogonium* sp y *Bulbochaete* sp) no se pueden desarrollar en la misma medida que en lagos o embalses (como el Ezequiel Ramos Mexía) más estables o más predecibles. Sólo especies extremadamente resistentes pueden crecer en estos ambientes fluctuantes. Incluso cuando el nivel del agua permanece casi constante, la estructura de la comunidad es sólo ligeramente más compleja, siendo siempre más simple que la que puede desarrollarse en otros embalses con fluctuaciones pequeñas, sobre todo si estas son periódicas, por lo que la comunidad las puede predecir.

En el caso de embalses como La Minilla, muchas de estas especies no han podido sobrevivir ni desarrollar estrategias para dejar simiente suficiente que recolonice las áreas recientemente inundadas. En embalses con fluctuaciones pequeñas y periódicas, como es Ezequiel Ramos Mexía, las especies pueden desarrollar estas estrategias y soportar el periodo desfavorable, dejando individuos o gérmenes suficientes para recolonizar el espacio cuando vuelvan las condiciones favorables. La comunidad suele tener arquitectura en multiestrato y las diferentes especies presentan ciclos de vida que les permiten adaptarse a la desecación o comportarse como planctontes recolonizando rápidamente el sustrato.

A diferencia de La Minilla, en el embalse de Ezequiel Ramos Mexía hay más especies y, además, alcanzan mucho mayor desarrollo (Fig. 5). Destacan *Calothrix parietina* y *Tolypothrix distorta* y, en menor medida, *Nostoc commune*. En numerosos trabajos se ha mencionado la abundancia de estas especies en la zona sublitoral de lagos oligotróficos con déficit de nitrógeno. Pero, parece que la principal razón de su importancia en este embalse es, por un lado, la capacidad de producir mucílago y, por otro, la capacidad de producir hormogonios u hormocitos o mantener una vida planctónica (Casco, 1997), lo que les permite resis-

tir en periodos desfavorables y colonizar rápidamente nuevos sustratos.

*Calothrix parietina* comienza a desarrollarse en febrero incrementándose su densidad desde abril a lo largo de todo el otoño y el invierno, colonizando zonas hasta 2 m por encima del nivel del agua, pero sólo forma hormogonios al final del invierno. Éstos son removidos del sustrato al llegar la primavera por efecto de fuertes vientos. Las colonias permanecen entonces sólo en las zonas más resguardadas que, en diciembre, tendrán una intensa producción de hormogonios que permitirán recolonizar rápidamente el sustrato cuando lleguen las condiciones adecuadas.

*Tolypothrix distorta* es otra especie capaz de producir vainas de mucílago, por lo que también resiste la desecación, pero, generalmente sus mayores efectivos se encuentran debajo de *Calothrix*, en la zona cercana a la lámina de agua. Durante todo el otoño y el invierno produce gran cantidad de hormogonios y desaparece de la zona litoral al llegar la primavera.

En estas dos especies, la vaina mucilaginosa no sólo las protege de la desecación (Potts y Whitton, 1979), sino que al secarse forma costras que tienden a separarse del sustrato, por lo que son fácilmente desprendidas por los vientos, cayendo finalmente al agua. En el estadio de costras los talos ya están fragmentados en hormosporas y, cuando se sueltan, se dividen y son capaces de germinar rápidamente en el plancton o (principalmente) sobre el sustrato.

*Nostoc commune* es frecuente en zonas sometidas a salpicadura, coexistiendo con *Tolypothrix*. Talos completos se sueltan en el otoño y colonizan la columna de agua. Alcanza su máximo desarrollo en primavera y, sobre todo, coloniza las zonas que van siendo progresivamente inundadas al subir el nivel del agua. Después su densidad decrece y prácticamente desaparece del plancton y del epilíton, pero es un importante constituyente de la flora epifítica a lo largo de todo el año. Las características de este embalse permiten el desarrollo de praderas de macrófitos sumergidos (Gabellone, 1986; Gabellone y Kaisin, 1989).

Por el contrario, las clorofíceas dominan durante el verano, siendo la más importante *Ulothrix zonata*, que forma un importante anillo entre -0.5 y 0.5 m de profundidad, con talos que llegan a alcanzar medio metro de longitud. Cuando el nivel empieza a descender en Febrero, se van produciendo anillos sucesivos colonizando zonas más profundas y, a partir de Marzo, comienza la zoosporangiogénesis entre 0 y 0.4 de profundidad. A partir de Abril su abundancia decrece y, desde Mayo a Agosto no se detecta en el perfil comenzando una nueva colonización a partir de Octubre (primavera). Este comportamiento de *Ulothrix*, colonizando rápidamente por zoosporas en primavera, produciendo un anillo de crecimiento alrededor de la lámina de agua y degenerando los filamentos a final del verano, comenzando la zoosporogénesis cuando los días se acortan, ha sido citado en varias ocasiones en lagos (Hutchinson, 1975; Casco, 1997).

Otras clorofíceas dominan en algunas profundidades durante el verano, pero sus mayores efectivos se encuentran siempre a mayor profundidad que *Ulothrix zonata* y, por lo tanto, nunca están sometidas a desecación. Así, *Spirogyra* se encuentra siempre entre 1 y 2 m de profundidad, mientras que *Oedogonium* y *Bulbochaete* están siempre por debajo de los 2 m y *Cladophora* por debajo de los 4 m.

Durante el periodo de estudio, aunque las diatomeas presentaron una diversidad relativamente alta, sólo *Epithemia sorex* y, sobre todo, *Gomphoneis herculeana* tuvieron importancia relativa en el conjunto de la comunidad. Esta última especie fue la más frecuente durante todo el año, dominando claramente en las zonas sumergidas. Esta especie puede homologarse a *Achnanthes minutissima* del embalse de La Minilla. Es capaz de producir pedúnculos y tiene unos hábitos de crecimiento similares. Tampoco resiste la desecación, por lo que retrocede frente a los cambios en el nivel del agua. Pero, cuando *Ulothrix zonata* crece formando anillos en el nivel del agua, se puede desarrollar entre sus filamentos, al reparo de ellos. También fue importante cerca de la superficie durante los meses de invierno, fríos y húmedos.

En resumen, cuando las fluctuaciones son amplias e impredecibles, la arquitectura de la comunidad es monoestrato, no se identifican estrategias reproductivas relacionadas con los cambios de nivel y la recolonización del sustrato es lenta, dependiendo principalmente de simientes externas. El descenso del nivel del agua en verano es crítico para la supervivencia de los talos, siendo insuficiente la barrera mucosa común a muchos de ellos. Cuando las fluctuaciones son de poca amplitud y, sobre todo, periódicas y predecibles, la arquitectura puede ser más compleja (multiestrato) y diferentes especies pueden presentar ciclos de vida que les permiten adaptarse a la desecación o comportarse como planctontes recolonizando rápidamente el sustrato. Las principales estrategias identificadas consisten en el cambio de hábitat de los talos adultos (*Nostoc commune*, *Calothrix parietina*), en la capacidad de adaptaciones fisiológicas a la desecación, principalmente relacionadas con las presencia de una vaina mucilaginosa (*Tolypothrix distorta*, *Calothrix parietina*, *Lyngbya* spp) o en la acomodación de los ciclos de vida mediante la formación de elementos de reproducción (hormogonios en *Tolypothrix distorta* o zoosporas en *Ulothrix zonata*).

Como conclusión puede decirse que las fluctuaciones del nivel del agua afectan a las diferentes estrategias de colonización del perifiton, que se traducen tanto en la biomasa como en la composición específica. En este sentido, Hynes (1961) recoge cambios similares en la diversidad y la abundancia de la fauna litoral. Los estudios futuros sobre el efecto de la fluctuación del nivel en las comunidades litorales de los embalses deben incluir estos tres componentes: En que época del año ocurren, cual es el rango de variación y cuál es la periodicidad de las fluctuaciones.

## AGRADECIMIENTOS

Este estudio ha sido financiado, en parte, por una Beca de Colaboración CSIC (España)-CONICET



(Argentina) y en parte por HYDRONOR S.A. (Argentina). EMASESA facilitó el trabajo de campo y realizó los análisis fisicoquímicos.

## BIBLIOGRAFÍA

- APHA 1985 *Standard methods for the examination of water and wastewater*. American Public Health Ass. New York.
- AIZAKI, M. 1979. Growth rates of microorganisms in a periphyton community. *Jap. J. Limnol.*, 40: 10-19.
- ANTONIETTI, R. 1983. Primary productivity, chemorganotrophy and nutritional interaction of epilithic algae and bacteria on macrophytes in the littoral of a lake. *Ecological Monographs*, 83: 97-127.
- APESTEGUÍA, C. y C. MARTA. 1978. Producción del perifiton en ambientes acuáticos del río Paraná Medio. I. Técnicas de análisis. *Ecología*, 3: 43-55.
- ARMENGOL, J., J. L. RIERA & J. A. MORGUÍ. 1991. Major ionic composition in the Spanish reservoirs. *Verh. Internat. Verein Limnol.*, 24: 1363-1366.
- ARMENGOL, J., J. TOJA & A. VIDAL. 1994. Seasonal rhythm and secular changes in Spanish reservoirs. En: *Limnology now. A paradigm of planetary problems*. R. Margalef (ed.): 237-254. Elsevier Ed. Amsterdam.
- AUSTIN, A., & J. DENISEGER. 1985. Periphyton community changes along a heavy metals gradient in a long narrow lake. *Environ. Exp. Botany*, 25(1): 41-52.
- BARBIERO, R. P. 2000: A multi-lake comparison of epilithic diatom communities on natural and artificial substrates. *Hydrobiologia*, 438(1-3): 157-170.
- BUTTON, D. K. 1986. Affinity of organisms for substrate. *Limnol. Oceanogr.*, 31(2): 453-456.
- CABRERA, S. 1983: Estimación de la concentración de clorofila.a y feopigmentos (revisión). Anexo 2. En: *Embalses, fotosíntesis y productividad primaria*. N. Bahamonde y S. Cabrera (eds.): 189-200. MaB. Campo de acción n° 5.
- CARIGNAN, R. & J. KALFF. 1982. Phosphorus release by submerged macrophytes: significance to epiphyton and phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 27: 419-427.
- CASCO, M. A. 1990: *El perifiton del embalse de La Minilla. Relaciones con el fitoplancton y contribución a la producción total*. Tesis Doctoral. Univ. Sevilla. 373 pp.
- CASCO, M. A. 1994. Variación espacio-temporal del ficoperifiton epilítico del embalse Ezequiel Ramos Maexía (Argentina). *Tankay*, 1:192-194.
- CASCO, M. A. 1997: Epilithic algal strategies in a reservoir with periodic water-level changes. *Verh. Internat. Verein Limnol.*, 26: 458-462.
- CASCO, M. A. & J. TOJA 1991a. Benthic microalgae of La Minilla reservoir (South West, Spain). *Verh. Internat. Verein Limnol.*, 24: 1386-1389.
- CASCO, M. A., y J. TOJA. 1991b. Efecto del pastoreo sobre las algas del perifiton. *Biología acuática*, 15(2): 238-239.
- CATTANEO, A. & J. KALFF. 1979. Primary production of algae growing on natural and artificial aquatic plants: a study of interactions between epiphytes and their substrate. *Limnol. Oceanogr.*, 24(6): 1031-1037.
- DAVIS BROWN, H. (1976): A comparison of the attached algal communities of a natural and an artificial substrate. *J. Phycology*, 12(3): 301-306.
- DELVECQUE, E. J. P. 1983. A comparison of the periphyton of *Nuphar lutea* and *Nymphaea alba*. The distribution of diatoms on the undersides of floating leaves. En: *Periphyton of freshwaters ecosystems*. R.G. Wetzel, (ed.): 41-47. Junk. The Hage.
- FONTAINE III, T. D. & D. G. NIGH. 1983. Characteristics of epiphyte communities on natural and artificial submersed lotic plants: substrate effects. *Arch. Hydrobiol.*, 96(3): 293-301.
- GABELLONE, N.A. 1886. *Estudio de las comunidades de Hidrófitos del embalse Ezequiel Ramos Mexía (Provincias de Río Negro y Neuquen, Argentina)*. Tesis Doctoral. Univ. La Plata. Argentina.
- GABELLONE, N.A. y F. KAISIN. 1987. Cámara para el estudio del metabolismo litoral de un embalse. *Actas del IV Congreso Español de Limnología*: 415-426.
- GABELLONE, N. A. & C. GUISANDE. 1989. Relationship between grain size and fractions of inorganic phosphorus in a reservoir. *Aquatic Science*, 54(9): 306-316.
- GAFNY, S. & A. GASITH 2000. Spatial distribution and temporal dynamics of the epilithic community in the littoral zone of Lake Kinneret (Israel). *Verh. Internat. Verein Limnol.*, 27: 216-222.

- GRIME, J. P. 1979. *Plant strategies and Vegetation Processes*. Wiley, New York.
- HILL, N. M. & P. A. KEDDY, I. C. WISHEU. 1998. A hydrological model for predicting the effects of dams on the shoreline vegetation of lakes and reservoirs. *Environmental Management*, 22(5): 723-736.
- HILLBRICHT-ILKOWSKA, A. 1972. Field experiment on the factors controlling primary production of the lake plankton and periphyton. *Ekol. Polska*, 20(25): 315-326.
- HUDON, C. & E. BOURGET. 1981. Initial colonization of artificial substrate: Community development and structure studied by Scanning Electron Microscopy. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38: 1371-1384.
- HUTCHINSON, E.G. 1961. The paradox of the plankton. *Am. Nat.*, 95: 137-145
- HUTCHINSON, E.G. 1975. *A treatise on Limnology*. Vol. III. *Aquatic macrophytes and attached algae*. J. Wiley & Sons. New York
- HYNES, H. B. N. 1961. The effect of water level fluctuation on littoral fauna. *Verh. Internat. Verein Limnol.*, 14: 652-656.
- JOHANSSON, M. E. & C. NILSSON (1993): Hydrochory, population-dynamics and distribution of the clonal aquatic plant *Ranunculus lingua*. *J. Ecol.*, 81(1): 81-91.
- JUTILA, H. 1999. Effect of grazing on the Vegetation of shore meadows along the Bothnian Sea, Finland. *Plant Ecology*, 140(1): 77-88.
- KAIRESALO, T. 1983. Photosynthesis and respiration within an *Equisetum fluviatile* L stand in Lake Pääjärvi, southern Finland. *Arch. Hydrobiol.*, 96(3): 317-328.
- KAIRESALO, T. 1984. The seasonal succession of epiphytic communities within an *Equisetum fluviatile* L. stand in Lake Pääjärvi, Southern Finland. *Int. Revue Ges. Hydrobiol.*, 69(4): 475-505.
- KAIRESALO, T., I. KOSKIMIES, R.A. LETOVAA & I. VÄHÄ-PIIKIÖ, 1985. Consequences of fertilization within a littoral *Equisetum fluviatile* L. stand in lake Pääjärvi, Southern Finland. *Verh. Internat. Verein Limnol.*, 22(5): 2904-2908.
- KAIRESALO, T. & I. KOSKIMIES. 1987. Grazing by oligochaetes and snails on epiphytes. *Fresh. Biol.*, 17: 317-324.
- KAISIN, F. 1989. *Dinámica, producción y balance energético del zoobentos en un embalse norpatagónico*. Tesis Doctoral. Univ. Buenos Aires. Argentina.
- KESKITALO, J. 1976. Phytoplankton pigments concentrations in the eutrophicated lake Lovojärvi, South Finland. *Ann. Bot. Fennici.*, 13: 27-34.
- LARSON, D. J. 1997. Habitat and community patterns of tropical Australian Hydradephagan water Beetles (Coleoptera, Dityscidae, Gyrinidae, Noteridae). *Aust. J. Entomol.*, 36: 269-285).
- LORENZEN, C. J. 1967. Determination of chlorophyll and phaeopigments spectrometric equations. *Limnol. Oceanogr.*, 12: 343-346.
- LOWE, R. L. 1996. Periphyton patterns in lakes. En: *Algal ecology: Freshwater benthic ecosystems*. Stevenson, Both, Well & Lowe (eds.):56-76. Academic Press Ltda.
- LUND, J. W. G. & J. F. TALLING. 1957. Botanical, limnological methods with special reference to the algae. *The Botanical Review*, XXII(8-9): 489-583.
- MARCUS, D. M. 1980. Periphytic community response to chronic nutrient enrichment by a reservoir discharge. *Ecology*, 61(2): 387-399.
- MARIAZZI, A., V. CONZONNO & R. ECHENIQUE, 1991. Physical and chemical characters, phytoplankton and primary production of Ezequiel Ramos Mexía reservoir (Argentina). *Hydrobiologia*, 209: 107-116.
- MARGALEF, R. 1983. *Limnología*. Ed. Omega. Barcelona.
- MARGALEF, R., D. PLANAS, J. ARMENGOL, A. VIDAL, N. PRAT, A. GUISET, J. TOJA y M. ESTRADA (1976): *Limnología de los embalses españoles*. Plubl. De D.G. Obras Hidráulicas. MOP. Madrid.
- MEULEMANS, J. T. 1988. Seasonal changes in biomass and production of periphyton growing upon reed in Lake Maarsseveen I *Arch. Hydrobiol.*, 112(1): 21-42.
- MOSS, B. 1977. Adaptations of epipellic and epipsammic freshwater algae. *Oecologia (Berl.)*, 28: 103-108.
- McINTIRE, C. D. 1966. Some factors affecting respiration of periphyton communities in laboratory stream. *Hydrobiologia*, 27: 599-570.
- PAERL, H. W. 1988. Growth and reproductive strategies of freshwater blue-green algae (Cyanobacteria). En : *Growth and reproductive strategies in freshwater phytoplankton*. C. D. Sandgren (ed.): 261-315. Cambridge Univ Press.
- PALOMAKI, R. 1994. Response by macrozoobenthos biomass to water level regulation in some Finnish lake littoral zones. *Hydrobiologia*, 286(1): 17-26.

- PETERSON, C. G. 1996. Response of benthic algal communities to natural physical disturbances. En: *Algal Ecology. Freshwater benthic Ecosystems*. R.J. Stevenson, M.L. Bothwell & R.L. Lowe (eds.): 375-403.
- PICKETT, S. T. A., P. S. WHITE. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics* Academic Press. San Diego. 472 pp.
- POTTS, M. & B. A. WHITON. 1979. pH and Eh on Aldabra Atoll. I. Comparison of marine and freshwater environments. *Hydrobiologia*, 67: 11-17
- ROOS, P. J. 1983. Dynamics of periphytic communities. En: *Periphyton of freshwater ecosystems*. R. G. Wetzel (ed.): 5-10. Junk. The Hage.
- ORIAN, G.H.L 1975. Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. En: *Unifying concepts in ecology*. W. H. van Dobben, & R. H. Lowe-McConnell, (eds.). Junk Publ. The Hage.
- RICHARDSON, J. 1983: Fisiología del fitoplancton. En: *Embalses, fotosíntesis y productividad primaria*. N. Bahamonde, & S. Cabrera (eds.): 198-200. MaB. Campo de acción No. 5.
- RICHARDSON, K., J. BEARDALL & J. ARAVEN. 1983. Adaptation of unicellular algae to irradiance: an analysis of strategies. *New. Phytol.*, 93: 157-91.
- ROBINSON, C. T. & P. BURGHES. 1999. Seasonal disturbance of a lake Outlet benthic community. *Arch. Hydrobiol.*, 145(3): 297-315.
- ROSEMARIN, A. S. & G. GELIN. 1978. Epilithic algal presence and pigment composition in naturally occurring and artificial substrates in Lakes Trummen and Fiolen, Sweden. *Verh. Internat. Verein Limnol.*, 20: 808-813.
- SANCHO-ROYO, F., C. GRANADO-LORENCIO. 1988. *La Pesca en los embalses andaluces*-Cuadernos del I.R.D., 28 Univ. Sevilla. Sevilla.
- SANDGREN, C. D. (ed.). *Growth and reproductive strategies in freshwater phytoplankton*. Cambridge Univ Press.
- SHANNON, C. E. & W. WEAVER 1963. *The mathematical theory of communication*. Univ. Illinois Press., Urbana.
- STRICKLAND, J. D. H. & T. R. PARSONS 1965. A practical handbook of sea water analysis. *Bull. Fish. Res. Board. Canada*, 167, Ottawa. 1-253.
- SUGUNAN, V. V. 2000: Ecology and fishery management of reservoirs in India. *Hydrobiologia*, 430(1-3): 121-147.
- SUNDBACK, K. & W. GRANELI 1988. Influence of microphytobentos on the nutrient flux between sediment and water. A laboratory study. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 43: 63-69.
- TANNER, C. C., J. DEUGENIO, G. B., McBRIDE, J. P. S. SUKIAS & K. THOMPSON, 1999. Effect of water level fluctuation on nitrogen removal from constructed wetlands mesocosms. *Ecological Engineering*, 12(1-2): 67-92
- TOJA., J. 1976. *Ecología comparada de dos embalses con distinto grado de eutrofia (Aracena y La Minilla)*. Tesis Doctoral. Univ. Barcelona.
- TOJA, J. 1980a. Limnología del embalse de La Minilla durante 1976. I. Ciclo del fitoplancton en relación con los factores del medio. *Oecología aquatica*, 4: 71-88
- TOJA, J. 1980b. Limnología del embalse de La Minilla durante 1976. II. Distribución del zooplancton. *Oecología aquatica*, 4:89-110
- TOJA, J. 1982. Control de la eutrofia en embalses por utilización selectiva de agua a distintas profundidades. *Revista de Obras Públicas*. Marzo-Abril: 223-231.
- TOJA, J. 1983: Zooplancton de los embalses de Aracena y La Minilla durante 1977. *Actas del I Congreso Español de Limnología*. pp 105-114.
- TOJA, J. 1984. *Limnología de los embalses de abastecimiento de agua a Sevilla*. Publ. CEDEX.MOPU. Madrid.
- TOJA, J., J. A. GONZÁLEZ-RULL & D. RAMOS. 1983. Phytoplankton succession in Aracena, La Minilla and El Gergal Reservoirs (Huelva-Sevilla, Spain). *Water Supply*, 1(1):103-113
- TOJA, J. & M. A. CASCO. 1991a. Contribution of phytoplankton and periphyton to the production in a reservoir of SW Spain. *Oecología aquatica*, 10: 61-76.
- TOJA, J. y M. A. CASCO. 1991b. Efecto de la fluctuación del nivel del agua sobre la colonización y el desarrollo del perifiton. *Biología aquatica*, 15(2): 242-243.
- TOJA, J., A. BASANTA & R. FERNÁNDEZ-ALÉS 1992. Factors controlling algal biomass in the complex of Sevilla water supply reservoirs. *Limnetica*, 8, 267-277.
- VAQUER, A. 1984. La production algale dans les rivières de Camargue pendant la période de submersion. *Verh. Internat. Verein Limnol.*, 22: 1651-1654.
- VARELA, M. 1981. El problema de la determinación de clorofila *a* en el fitomicrobentos:

- Discusión sobre la metodología. *Oecologia aquatica*, 5: 7-19
- VOLLENWEIDER, R. A. 1969. *Primary production in aquatic environments*. IBP handbook. Blackwell Sci. Publ. Oxford.
- WETZEL. R. G. 1963. Primary productivity of periphyton. *Nature*, 197: 4871.
- YABE, K., K. ONIMARU. 1997. Key variables controlling the vegetation of a cool-temperate Mire in Northern Japan. *J. Vegetation Sci.*, 8(1): 29-36.