

ALGUNOS ASPECTOS LIMNOLÓGICOS DE LA LAGUNA HERRADURA (FORMOSA, ARGENTINA)

**Yolanda ZALOCAR de DOMITROVIC*, Carlos A. BONETTO*
y Hugo G. LANCELLE**

SUMMARY: Some limnological features of the Herradura Pond. (Formosa, Argentina).

The main limnological features of a shallow lenitic waterbody (Laguna Herradura) in permanent contact with the Paraguay River have been studied.

Water turbidity, conductivity and chemical oxygen demand changed in response to the hydrometric level fluctuations of the river. The higher values were attained during the low water period and the lower ones during the flood period.

In summer, a strong temperature gradient was developed, resulting in a clinograde trend in the oxygen, carbon dioxide and pH profiles. The rest of the year no vertical differences were found.

Phytoplankton density and primary production followed a similar pattern. The higher values of 1500 ind/ml and 450 mg C/m²d were observed in November 1978 during the low water period, before the stratification. The lower values of 160 ind/ml and 14 mg C/m²d were registered in June-July 1979, during the flood period.

INTRODUCCIÓN

La laguna Herradura se halla situada en la provincia de Formosa, unos 40 km al sur de la capital provincial. Es un cuerpo de agua alargado, semejante a un madrejón, en contacto permanente con el río Paraguay. Su longitud total es de aproximadamente unos 15 km y su ancho medio de 800 m, con una profundidad máxima que varió durante el período de estudio, entre 7 y 12 m, en función de las variaciones de la altura hidrométrica del río. Al igual que este último, en ese trecho, posee una margen escarpada y otra baja, encontrándose ambas cubiertas de bosque en galería.

* Investigadores del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas en el Centro de Ecología Aplicada del Litoral, Casilla de Correo 291, 3400 Corrientes.

ECOSUR	Argentina	ISSN 0325 — 108X	v.8	n.15	pág. 171-188	marzo 1981
--------	-----------	---------------------	-----	------	-----------------	---------------

La vegetación acuática resulta escasa, estando sólo representada por camalotales de *Eichhornia crassipes*, localizados en una angosta franja, anclada generalmente al bosque en galería, sobre la margen más baja de la laguna. El agua es turbia, con abundante materia orgánica, tanto disuelta como particulada. En los sedimentos de la parte central de la cubeta se encuentran abundantes restos de vegetación superior en distinto grado de mineralización.

La laguna Herradura representa uno de los innumerables ambientes leníticos del valle de inundación de los ríos Paraná y Paraguay, los cuales interactúan con el río de modo variable según la altura hidrométrica del mismo, confiriéndole al sistema en su conjunto un elevado grado de complejidad espacial y funcional. Se consideró de interés, dado la escasa información bibliográfica referida a estos ambientes, estudiar en detalle algunos rasgos limnológicos particulares, sus variaciones estacionales, y la influencia que sobre los mismos ejerce el régimen hidrológico del río.

METODOLOGÍA

Las estimaciones de producción primaria del fitoplancton se llevaron a cabo por incubación *in situ* de columnas de botellas claras y oscuras determinando la tasa de fijación de carbono por el método de Steemann Nielsen (1952), atendiendo a las modificaciones propuestas posteriormente por Strickland y Parsons (1960), Goldman (1968) y Vollenweider (1974). Una descripción más detallada del método ha sido publicada con anterioridad (C.A. Bonetto, A.A. Bonetto y Y. Zalocar. 1981; C.A. Bonetto. 1982).

El pH fue determinado por comparador colorimétrico Lovibond 1 000 en los trabajos de campo y con potenciómetro Orion 407 A en los trabajos de laboratorio.

La conductividad se estimó con puente conductímetro YSI (Yellow Spring Instrument), modelo 33 SCT.

Las mediciones de extinción lumínica se efectuaron con fotómetro de inmersión Kahl Scientific Instrument, modelo 268 WA 310, graduado en luxes, determinándose paralelamente la profundidad de desaparición del disco de Secchi.

El oxígeno disuelto fue dosado por el método de Winkler, sobre muestras tomadas con bomba peristáltica.

Los sólidos suspendidos fueron analizados siempre sobre muestras subsuperficiales, por filtración sobre filtro de fibra de vidrio Whatman GF/C, y posterior determinación de peso seco.

Los análisis de nitratos, fosfatos y demanda química de oxígeno se realizaron siguiendo técnicas descriptas por el Standard Methods (APHA, 1975). Los nitratos por el método del ácido fenoldisulfónico; los fosfatos por reducción del ácido molibdofosfórico con cloruro estañoso y la DQO por oxidación con permanganato.

La comunidad fitoplanctónica fue muestreada con botella de Van Dorn, fijándose las muestras con lugol. Los estudios cuantitativos se realizaron en el laboratorio por el método de Utermöhl, con el empleo de microscopio invertido Zeiss (Invertoscop D).

La concentración de clorofila *a* fue determinada por extracción con acetona, en frío, durante 24 horas, y posterior lectura de la absorbancia a las longitudes de onda de 665, 645 y 630 nm, calculando la concentración con los coeficientes publicados en el manual de métodos del Programa Biológico Internacional (Vollenweider, 1974).

ALGUNAS CARACTERÍSTICAS FÍSICAS Y QUÍMICAS DE LAS AGUAS

La temperatura del agua en superficie durante el período de estudio, osciló en un rango comprendido entre 16,8°C (31/V/78) y 36°C (25/I/79). Durante los meses de verano se produjeron marcadas variaciones de temperatura en profundidad. En la figura 1 se representan algunos perfiles observados durante el verano de 1978-1979. El 7 de diciembre de 1978 la temperatura en superficie, a las 16 h, resultó de 34°C, presentando el perfil una gran variación térmica entre 0,5 y 1,5 m de profundidad, por debajo de la cual la temperatura era uniforme, de 26°C. Al día siguiente, a las 8 h, se observó una temperatura de 28°C entre 0,5 y 1,5 m, con un aumento de un grado hacia la superficie, decreciendo hacia el fondo. El enfriamiento superficial nocturno y el incremento de la profundidad de mezcla por acción del viento, redundaron en un hundimiento de la discontinuidad térmica, que persistía al día siguiente a 2 m de profundidad. El 27 de diciembre de 1978, a las 16 h, se observó una diferencia de 4°C entre 1 y 2 m, con temperaturas de 32 y 28°C por encima y debajo de la discontinuidad, respectivamente. El enfriamiento nocturno redundó al día siguiente, en un perfil homogéneo, de 28°C hasta los 2 m, con una ligera disminución a partir de esa profundidad. El 24 de enero de 1979 se

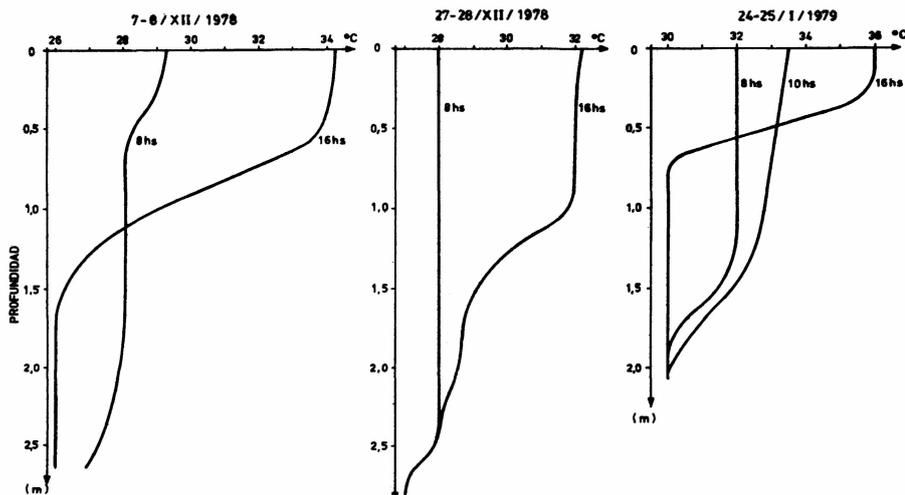


Fig. 1. Algunos perfiles de temperatura observados en la laguna Herradura (Formosa) en diciembre de 1978 y enero de 1979.

registró una variación térmica de 6°C entre 0,4 y 0,8 m, con una temperatura de 36°C en superficie y de 30°C en profundidad. A la mañana siguiente, la temperatura superficial resultó de 32°C y de 30°C a 1,5 m.

En el verano de 1979-1980 se observó también estratificación térmica en todos los muestreos realizados entre noviembre y febrero, si bien generalmente, a diferencia del verano anterior, la discontinuidad se produjo más abajo, probablemente en relación a la mayor profundidad de la laguna.

La transparencia del agua resultó siempre escasa, variando la lectura del disco de Secchi entre 24 (2/XI/78) y 110 cm (15/VIII/78).

En la figura 2 se representa el coeficiente de extinción lumínica de cada muestreo, en relación con la numerosidad del fitoplancton. La extrapolación de la línea de regresión hasta el eje de las ordenadas sería un estimador de la absorción no planctónica, que en este caso resultó ser elevada, al igual que la dispersión de los puntos en torno a la recta de regresión (coeficiente de correlación $r = 0,62$).

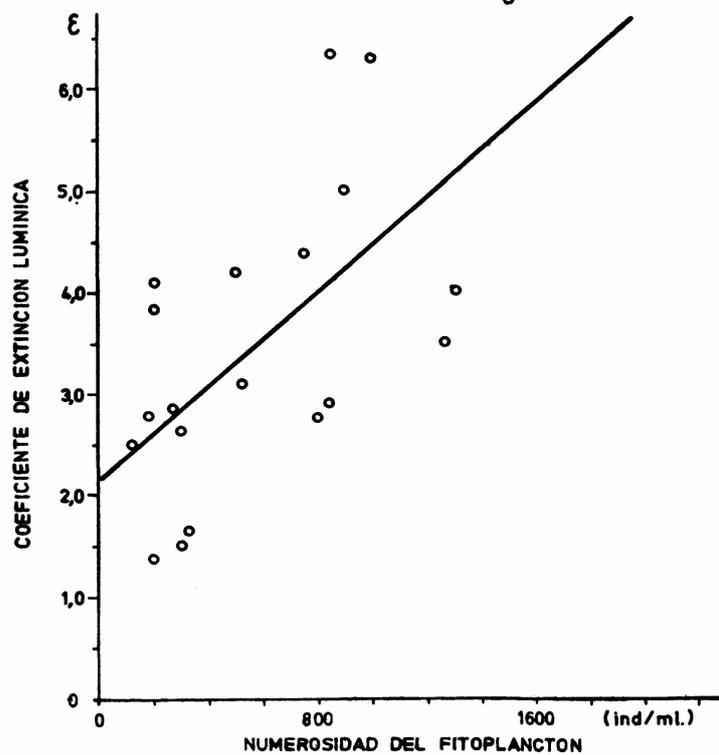


Fig. 2. Coeficiente de extinción lumínica del agua en función de la numerosidad del fitoplancton en la laguna Herradura (Formosa).

La presencia de color aún en agua filtrada y los altos valores de demanda química de oxígeno, sugieren también que el clima óptico estaría vinculado en considerable proporción, a la materia orgánica disuelta. Como puede observarse en la figura 3, si bien la estación de muestreo se hallaba a más de 8 km del punto de contacto entre la laguna y el río, las variaciones en la transparencia de ambos cuerpos de agua mostraron una correlación positiva (coeficiente de correlación $r = 0,85$), siendo máxima durante la creciente, posiblemente por la dilución tanto del fitoplancton como de la materia orgánica disuelta, y mínima durante aguas bajas o medias.

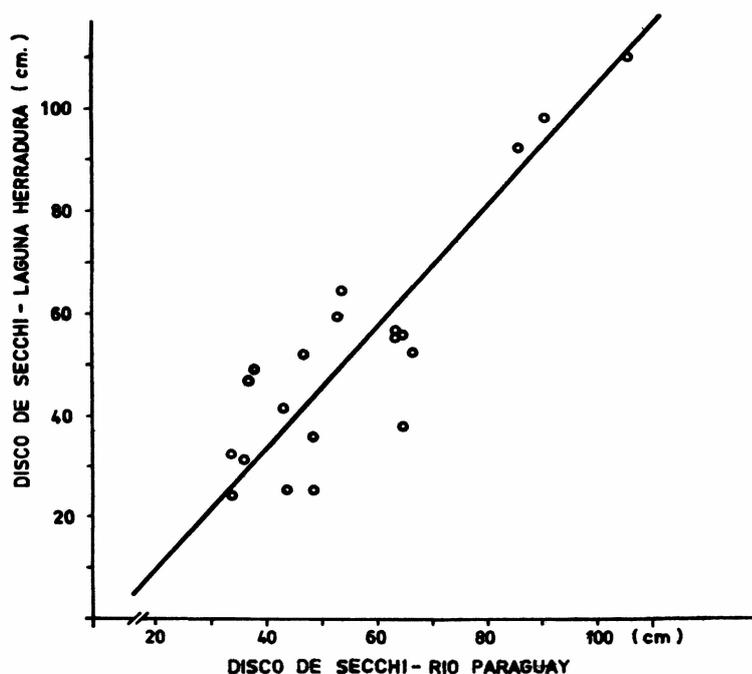


Fig. 3. Lectura del disco de Secchi en la laguna Herradura, en función de las lecturas del disco de Secchi en el río Paraguay (Formosa).

La conductividad del agua varió en un rango comprendido entre 65 (6/VII/79) y 310 $\mu\text{S}/\text{cm}$ (3/III/78). En la figura 4 se ha representado la conductividad del agua de la laguna en función de la altura hidrométrica del río Paraguay. La concentración mínima de electrolitos se produjo durante la creciente de 1979, posiblemente por dilución de las sales disueltas debido al ingreso de aguas con menor contenido salino. Durante el período de aguas medias a bajas se produjeron marcadas variaciones de la conductividad, con tendencia a elevarse durante el estiaje de dicho río (coeficiente de correlación $r = 0,62$).

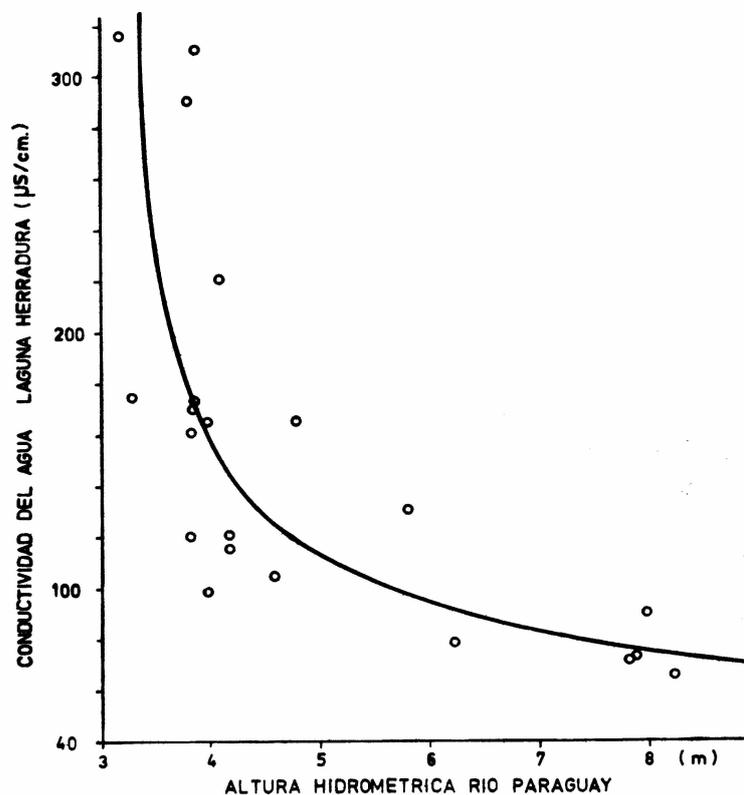


Fig. 4. Conductividad del agua en la laguna Herradura en función de la altura hidrométrica del río Paraguay (Formosa).

El pH en superficie a medio día, osciló entre 6,7 (12/XI/79) y 8 (26/I/79). Durante los meses de otoño-invierno se produjeron pequeñas variaciones diurnas. Comúnmente osciló de 6,6 a 6,8 unidades al amanecer, incrementándose en algunas oportunidades hasta 6,8 - 7,0 hacia el atardecer, sin presentar diferencias en profundidad. Durante los meses de verano, por el contrario, coincidentemente con los muestreos en que se observó estratificación térmica, se produjeron marcadas variaciones en profundidad. En superficie, la fluctuación diaria fue asimismo elevada, debido a la mayor actividad fotosintética. El 26 de enero de 1979 a las 18 h, se determinó el máximo valor observado durante el período de estudio, de 8,2 unidades, mientras que a las 6 h del día siguiente, se redujo a 7,6. El 27 de diciembre de 1978 varió de 8,1 a 7,2 unidades. El estrato inferior, por debajo de la discontinuidad térmica, tuvo un valor menor (de 6,6 a 6,8) durante todo el verano, sin presentar fluctuaciones diarias.

La marcha diaria del oxígeno disuelto resultó semejante a la del pH. Durante el verano, en coincidencia con la estratificación térmica, se produjeron marcadas fluctuaciones en el estrato superior, con una pronunciada disminución en

profundidad. El 7/XII/78, por ejemplo, la concentración de oxígeno disuelto en superficie a las 18 h fue de 8,3 mg/l, reduciéndose a 3,2 a 5 m de profundidad. A la mañana siguiente, la concentración superficial fue de 5,8 mg/l a las 7 h y 6,7 mg/l a las 12 h. Durante el otoño-invierno en cambio los perfiles resultaron aproximadamente uniformes, con pequeñas fluctuaciones diarias cuya magnitud se relacionó con la intensidad del proceso fotosintético. En ningún muestreo se observó agotamiento total del oxígeno disuelto.

La concentración de nitratos presentó un rango de variación de 0,12 (15/VIII/79) a 0,80 mg/l (7/XII/78), con una concentración media de 0,45 mg/l. Los menores valores se registraron en ocasión del incremento del volumen de agua durante la creciente del río Paraguay de 1979, y los mayores durante el período de aguas bajas en diciembre de 1978.

La concentración de fosfatos osciló entre 0,06 (27/VII/78) y 0,84 mg/l (7/XII/78), con una media de 0,27 mg/l. La relación N-NO₃/P-PO₄³⁻ resultó en todos los muestreos inferior a 10, con un cociente medio para dicho período de 2,6.

FITOPLANCTON Y SU PRODUCTIVIDAD PRIMARIA

El fitoplancton de la laguna Herradura se caracterizó por su moderada concentración oscilando su numerosidad entre 103 (8/V/79) y 2 558 ind/ml (1/II/78).

Un análisis cualitativo del mismo reveló la presencia de 136 especies de algas, entre las cuales 30 correspondieron a las diatomofíceas, 59 a las clorofíceas, 24 a las euglenofíceas, 4 a las criptofíceas y 3, 11 y 5 a las dinofíceas, cianofíceas y crisofíceas, respectivamente (una lista de los taxones registrados se adjunta al final del texto).

Durante el ciclo estudiado, la dominancia correspondió, en general, a las diatomofíceas destacándose entre ellas las formas céntricas de los géneros *Cyclotella* (*C. meneghiniana*) y *Melosira* (*M. granulata*). Las formas pennadas, en cambio, estuvieron escasamente representadas por unas pocas especies de los géneros *Navicula*, *Cymbella*, *Eunotia*, *Nitzschia*, *Synedra*, *Gomphonema*, *Pinnularia* y *Cocconeis*. Otras diatomeas céntricas que merecen citarse por su frecuencia de aparición -además de las mencionadas- son *Melosira granulata* f. *curvata*, *M. granulata* var. *angustissima*, *M. pseudogranulata*, *M. distans* y *M. herzogii*.

Las clorofíceas, que por lo general ocuparon el segundo lugar en importancia, estuvieron integradas fundamentalmente por el orden de las Chlorococcales con las especies *Schroederia setigera*, *Monoraphidium contortum*, *Scenedesmus quadricauda*, *Crucigenia quadrata*, *Dictyosphaerium ehrenbergianum*, *Pediastrum duplex* y *P. tetras*. Las Volvocales, en cambio, sólo ocuparon una pequeña fracción del fitoplancton con el género *Chlamydomonas*.

Las euglenofíceas y criptofíceas, frecuentes a lo largo del ciclo, se caracterizaron por la presencia de *Strombomonas* (*S. verrucosa* var. *zmiewika*, *S. verrucosa* var. *borystheniensis*, *S. jaculata*, *S. rotunda*, *S. treubii*), *Trachelomonas* (*T. volvocina*, *T. hispida* var. *crenulatocollis*, *T. raciborskii*), *Euglena* (*Euglena* sp., *E. acus*) y *Lepocinclis* (*L. salina*, *L. caudata*), las

primeras y por *Cryptomonas* (*Cryptomonas* sp., *C. ovata*) y *Chroomonas* (*C. acuta*), las segundas.

Las dinofíceas, representadas por los géneros *Peridinium* y *Gymnodinium* fueron escasas en la mayoría de los muestreos, excepto en el del 4/IV/78, donde alcanzaron la dominancia numérica de la comunidad. Las cianofíceas (con *Microcystis aeruginosa*, *Aphanocapsa* spp. y *Merismopedia tenuissima*) y crisofíceas (con *Mallomonas* sp., *Dinobryon sertularia* y *Synura* spp.) sólo fueron de aparición esporádica.

Debido a la elevada turbiedad del agua, los perfiles de productividad mostraron, con sólo una excepción, máximos superficiales disminuyendo rápidamente en profundidad. El estrato trofogénico osciló entre 1 y 2,5 m, registrándose este último valor el 19/IX/79, en forma coincidente con la máxima lectura del disco de Secchi, de 110 cm. La tasa de fijación de carbono en superficie, mostró variaciones que se correlacionaron con las de la numerosidad del fitoplancton (figura 5) y con la intensidad lumínica incidente, obser-

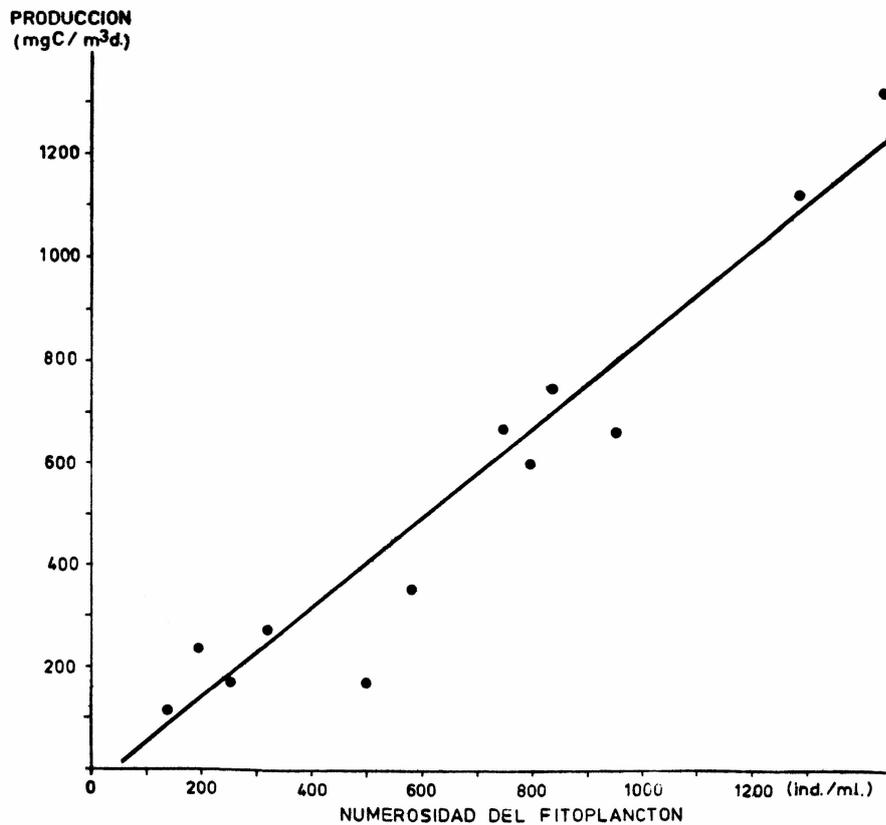


Fig. 5. Producción primaria del fitoplancton en función de la numerosidad del fitoplancton en la laguna Herradura (Formosa).

vándose valores comprendidos entre 35 mgC/m³d, en octubre de 1978, durante un día de cielo completamente cubierto, y 1 360 mgC/m³d a principios de noviembre de 1978. La productividad por unidad de área, por otra parte, mostró variaciones que se vincularon tanto con la densidad numérica del fitoplancton y la intensidad de iluminación, como con la transparencia del agua, oscilando entre 16 (7/VI/79) y 450 mgC/m²d (2/XI/78). La numerosidad del fitoplancton y su productividad alcanzaron valores más altos en primavera-verano para decrecer en otoño-invierno. En febrero de 1978, se observó la máxima numerosidad con 2 550 ind/ml, con dominancia de *Cyclotella meneghiniana* (figura 6). En abril del mismo año se produjo un segundo pulso, correspondiendo esta vez la dominancia a *Peridinium* sp. con 960 ind/ml y una tasa de fijación de 670 mgC/m³d. Entre los meses de junio y setiembre, la densidad algal y la actividad fotosintética resultaron bajas. En los muestreos de agosto, setiembre y octubre, realizados en condiciones meteorológicas adversas, con cielo completamente cubierto, las estimaciones de productividad fueron menores de 60 mgC/m²d. La dominancia correspondió al género *Chlamydomonas* en mayo, a *Cyclotella meneghiniana* en junio y julio, y a *Melosira granulata* en agosto. Hacia el mes de octubre se operó un pronunciado incremento de la densidad celular protagonizado fundamentalmente por *Cyclotella meneghiniana* que culminó en un pulso de 1 500 ind/ml a principios de noviembre, y una productividad estimada de 450 mgC/m²d. A fines de noviembre se desarrolló la discontinuidad térmica, separando dos estratos que rápidamente se diferenciaron en su pH, concentración de oxígeno disuelto y de dióxido de carbono. Durante el período de estratificación, hasta fines de febrero de 1979, la densidad celular fue decayendo progresivamente, de 1 500 ind/ml en noviembre, hasta 670 ind/ml a fines de enero. La dominancia correspondió a *Cyclotella meneghiniana* en noviembre y diciembre, sucediéndole *Schroederia* sp. en enero. Durante este lapso la productividad primaria fue elevada, en concordancia con la comparativamente alta densidad de fitoplancton, la mayor intensidad lumínica y la longitud del fotoperíodo. El 2/XI/78 se determinó la máxima tasa de fijación de carbono, con 1 120 mgC/m³d. La mayor actividad fotosintética y la estratificación térmica se tradujeron en marcadas fluctuaciones diarias del pH, de las concentraciones de oxígeno disuelto y de dióxido de carbono en el estrato superior.

En febrero, una fuerte tormenta disipó la estratificación, resultando el 28/II/79 la temperatura uniforme (de 28°C) en todo el perfil. El pH (6,9 unidades) y la concentración de CO₂ (11,4 mg/l), fueron también uniformes, correspondiendo su valor al del estrato inferior durante el período de estratificación. La numerosidad celular sufrió un repentino incremento para alcanzar a 1.320 ind/ml con la dominancia de varias especies del género *Melosira*.

En abril, la numerosidad fue menor (531 ind/ml) y si bien *Melosira* fue todavía el género más abundante, los grupos de las criptofíceas y clorofíceas estuvieron también bien representados. La productividad resultó comparativamente baja, con 172 mgC/m³d.

A partir de enero, mes en que se registró la mínima altura hidrométrica del período (3 m), se produjo un paulatino incremento del nivel de aguas del río hasta culminar en el mes de junio con una altura máxima de 8 m, que persistió con pequeñas variantes, hasta octubre en que comenzó a descender. El mayor

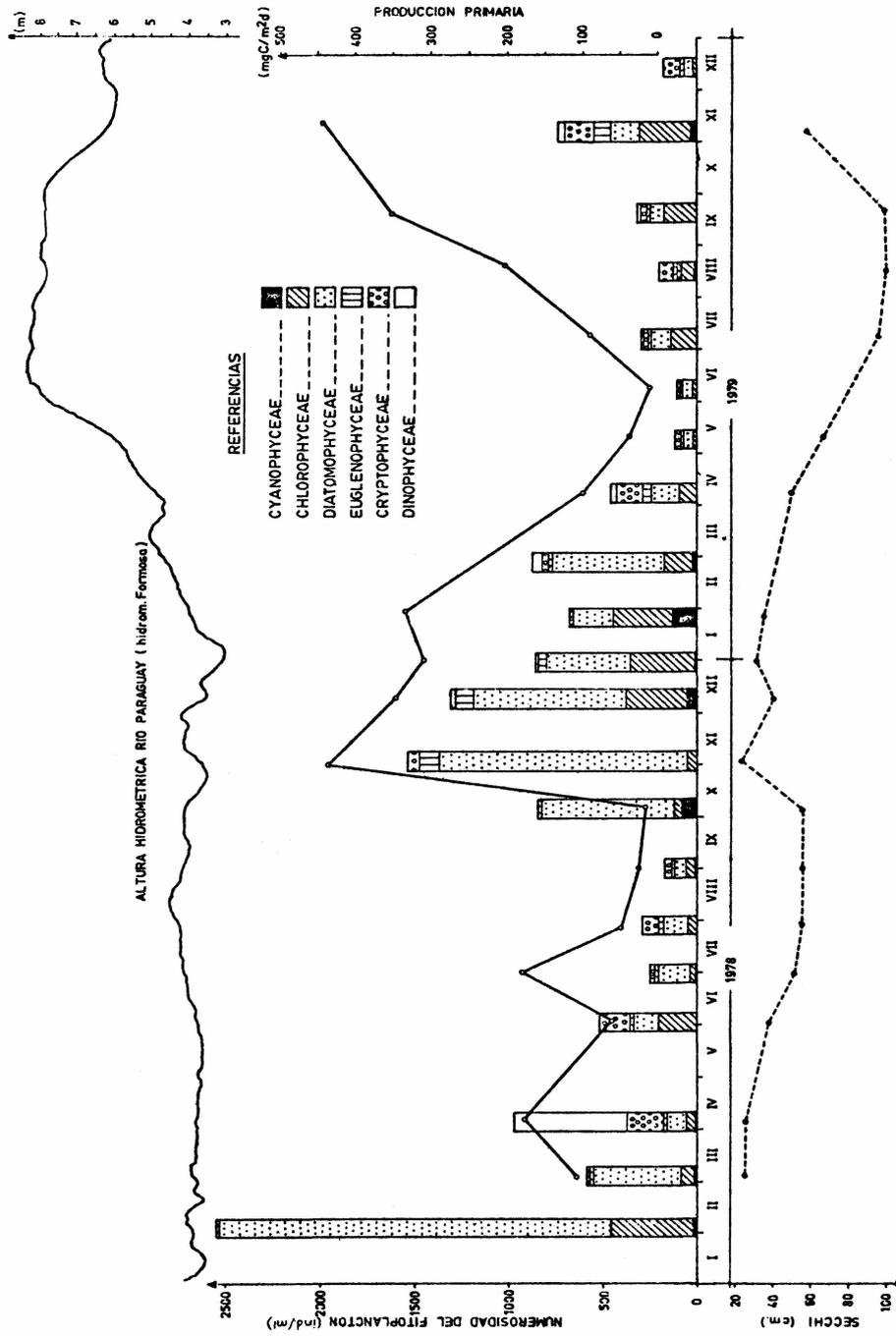


Fig. 6. Producción primaria, densidad de la población y composición del fitoplancton, transparencia del agua en la laguna Herradura (Formosa) y altura hidrométrica del río Paraguay (Formosa).

aporte de agua de río durante la creciente introdujo una serie de cambios físicos, químicos y biológicos en la laguna. La conductividad, el pH y la concentración de nitratos y fosfatos, generalmente mayores en las aguas de la laguna que en las del río, tendieron a disminuir, hasta alcanzar el nivel mínimo en julio-agosto. La dilución, tanto del fitoplancton como de la materia orgánica, produjo un incremento de la transparencia cuyo máximo se observó en agosto con 110 cm de lectura del disco de Secchi. La densidad celular, que fue baja durante todo este período, registró su mínimo de sólo 120 ind/ml en mayo. Su composición difirió de la del río predominando *Cyclotella meneghiniana* en mayo y junio, *Dictyosphaerium ehrenbergianum* y *Monoraphidium contortum* en julio, y *Crucigenia quadrata* en setiembre, mientras que en el río Paraguay, *Melosira* resultó dominante en todo el período (C.A. Bonetto *et al.*, 1981). Los muestreos de mayo, junio y julio se realizaron con cielo cubierto, redundando en bajas tasas de fijación de carbono (menores de 90 mgC/m²d). Entre agosto y noviembre la numerosidad del fitoplancton se incrementó levemente. Si bien los aumentos en la tasa de fijación de carbono en superficie fueron sólo moderados, la mayor transparencia del agua permitió la expansión del estrato trófogenico, traduciéndose en una comparativamente más alta tasa de fijación por unidad de área, que en noviembre de 1979 alcanzó a 440 mgC/m²d.

Entre agosto y noviembre la densidad celular se incrementó sucesivamente de 200 a 314, y de esta cifra a 800 ind/ml en los muestreos del 15/VIII; 19/IX y 6/X/79, respectivamente. La intensidad de fotosíntesis en la profundidad de iluminación óptima mostró también una tendencia ascendente, con estimaciones de 260, 280 y 600 mgC/m³d, en dichos muestreos. En agosto y setiembre la transparencia del agua resultó, para este cuerpo de agua, excepcionalmente alta, con lecturas del disco de Secchi superiores a un metro de profundidad, posibilitando un mejor desarrollo vertical del perfil, con un estrato trófogenico de hasta 2,5 m, incrementándose también, por tal motivo, la fijación de carbono por unidad de área, resultando de 215, 360 y 440 mgC/m²d.

Con el objeto de profundizar el análisis de los factores que regulan el proceso fotosintético, particularmente respecto de la importancia de los nutrientes como posibles factores limitativos del mismo, se realizaron bioensayos en los cuales se comparó la tasa de fijación de carbono en muestras testigo incubadas *in situ*, con respecto a muestras enriquecidas con distintos nutrientes.

Tal como se expuso anteriormente, durante el mes de diciembre de 1978, se desarrolló una discontinuidad térmica en la laguna, diferenciándose un estrato superficial más cálido y uno profundo más frío. A principios de diciembre (7/XII/78), la adición de nutrientes no produjo incrementos en la actividad fotosintética, siendo ésta máxima en la botella testigo, mientras que, por el contrario, a fines de diciembre y enero se produjeron aumentos, correspondiendo en ambos casos las mayores estimaciones a la muestra enriquecida con nitrato. Disipada la estratificación a fines de febrero, en abril la máxima tasa de fijación correspondió nuevamente a la botella testigo. En julio se produjo un leve incremento en la productividad de la botella enriquecida con nitrato, aun cuando la escasa densidad celular y la baja productividad observadas, hicieron difícil suponer que la concentración de ese nutriente en el agua (0,288 mg/l) pudiera ser limitativa. En noviembre, al igual que en dicho mes del año

anterior, se produjo un pulso en la densidad celular. La intensidad de fotosíntesis resultó elevada sin redundar el enriquecimiento de nutrientes en efecto estimulante alguno.

DISCUSIÓN

Las pronunciadas variaciones de temperatura en profundidad observadas durante gran parte del verano, confirieron a este cuerpo de agua algunas particularidades de interés. La influencia que dichas variaciones pueden ejercer sobre la productividad general de la laguna, como así también sobre sus rasgos limnológicos distintivos es, a estar de la escasa información reunida hasta el momento, difícil de precisar. En los tres muestreos realizados en diciembre de 1978 y enero de 1979, se observaron discontinuidades térmicas muy pronunciadas durante el día. A la noche, el enfriamiento superficial debilitó dicha estratificación, cuya persistencia en el tiempo dependería, por lo tanto, de las condiciones meteorológicas, pudiendo mantenerse durante períodos de muy variable duración. La forma elongada de la cubeta y sus márgenes escarpadas cubiertas por el bosque en galería, constituyen una defensa efectiva contra el viento, contribuyendo a alargar su persistencia.

Las diferencias en la densidad del agua resultantes de la discontinuidad térmica pueden llegar a ser muy altas, del mismo orden de magnitud que la observada en la termoclina de algunos lagos templados (Hutchinson, 1967; Beadle, 1974; Wetzel, 1981).

Sobre la base de los muestreos realizados en diciembre de 1978 y enero de 1979, no es posible aventurar opinión sobre si la estratificación se mantuvo en forma permanente durante dicho lapso. Sin embargo, la numerosidad y composición del fitoplancton, que resultó máxima en noviembre, con 1 500 ind/ml y dominancia de *Cyclotella meneghiniana*, sufriendo sucesivas reducciones a 1 300, 840 y 670 ind/ml en los muestreos del 7/XII; 28/XII y 27/I/79, respectivamente, presenta analogía con la evolución de las poblaciones de diatomeas durante el proceso de formación de la termoclina en primavera-verano en algunos lagos templados. En Windermere (Talling, 1965) la máxima densidad se produce poco tiempo después de la estratificación, declinando posteriormente por efecto conjunto del agotamiento de nutrientes en el epilimnion y por la profundización paulatina de la población.

En noviembre se produjo la máxima tasa de fijación de carbono, decreciendo en diciembre y, más aun, en enero. El 7/XII/78, la incubación de botellas enriquecidas con nitrato y fosfato no produjo incrementos en la intensidad de fotosíntesis, mientras que en los muestreos del 28/XII/78 y 27/I/79, por el contrario, se observaron aumentos en la productividad, sugiriendo cierto grado de deficiencia, al menos en el estrato superior.

Tal como se expresó repetidamente, la estratificación fue disipada en febrero, redundando, el 28/II/79, en perfiles de temperatura, oxígeno disuelto, pH y dióxido de carbono homogéneos. La numerosidad celular se incrementó a 1 320 ind/ml, correspondiendo la dominancia a *Melosira granulata*, cuya densidad, en el muestreo anterior había sido sólo de 30 ind/ml. El notable incremento de esta especie dependería de la resuspensión de células sedimentadas,

producido por el ahora completo mezclado de la columna de agua, fenómeno que ha sido observado en numerosos cuerpos de agua (Lund, 1954, 1955; Hutchinson, 1976).

Schmidt (1973) en su estudio sobre una laguna en contacto permanente con el río Solimoes (40 km al sur de Manaus), observó estratificación térmica persistente durante los períodos de aguas altas (marzo-agosto), y perfiles homogéneos, con completo mezclado, durante el estiaje del río. El citado autor resume el peculiar régimen térmico de la laguna del siguiente modo: "durante el período de aguas bajas, el lago podría ser clasificado como poli-miético, mientras que durante el período de aguas altas, por el contrario, como oligomiético".

La productividad primaria del fitoplancton en la profundidad de iluminación óptima, mostró variaciones que se relacionaron con las de la numerosidad del fitoplancton y la intensidad de energía incidente, siendo máxima en los meses de primavera-verano y mínima en otoño-invierno. Sus valores absolutos tanto máximos como medios, aparecen como comparativamente modestos dentro del conjunto citado por la bibliografía especializada. La eficiencia fotosintética, en cambio, resultó elevada, sobre todo en los meses de verano, disminuyendo en el invierno.

La productividad por unidad de área resultó también comparativamente modesta, variando en relación a la transparencia del agua, la intensidad de iluminación y la densidad celular del fitoplancton. Las bajas tasas de fijación observadas, parecen deberse a la elevada turbiedad del agua, como así también a la baja numerosidad del fitoplancton. En la figura 2, donde se representa el coeficiente de extinción lumínica en función de la numerosidad del fitoplancton, se observa una gran dispersión de los puntos ($r = 0,62$) sugiriendo una alta extinción no planctónica. Más aun, si se considera que la intersección de la recta de regresión con el eje de las ordenadas representa la extinción media no planctónica (Bindloss, 1974), el valor resultante (2,2) fue asimismo muy elevado. Bindloss en Loch Leven (Escocia), un pequeño lago muy eutrófico y poco profundo, observó una ordenada al origen de 0,7 y un coeficiente de correlación de 0,84, mientras que Ganf (1974) en el lago George (Uganda), obtiene un valor de 2,55, con coeficiente de correlación de 0,76, concluyendo que una alta proporción de la atenuación lumínica se debería a factores distintos que la concentración de clorofila.

Las experiencias en que se comparó la actividad fotosintética de muestras testigo con respecto a botellas enriquecidas con nitratos y fosfatos, sugieren que durante la mayor parte del año no serían estos nutrientes los factores limitativos del proceso fotosintético. En dos ocasiones, durante el verano, en coincidencia con el período de estratificación térmica, su adición redundó en un incremento de la tasa de fijación de carbono, indicando una deficiencia parcial de dichos nutrientes en el estrato superior. Con excepción de ese período, sólo en abril de 1979, el agregado de nitrógeno produjo un leve incremento respecto de la botella testigo, sin resultar el fosfato un efecto estimulador alguno. En coincidencia con la abundancia relativa de $N-NO_3$ con respecto a la de $P-PO_4^{3-}$, la respuesta al nitrógeno fue siempre mayor que la respuesta al fósforo.

Si bien la literatura disponible sobre estudios realizados en cuerpos de agua

leníticos asociados al valle de inundación de grandes ejes potámicos es relativamente escasa, la misma coincide en señalar al régimen hidrológico de tales ríos como determinantes de las principales características limnológicas de esos ambientes.

La alternancia de períodos de aguas bajas, durante el verano, en que la influencia del río es menor (y en los cuales se observaron picos de productividad, con mayor densidad de organismos, elevada concentración de materia orgánica disuelta y particulada, alta turbiedad y distribución clinograda del pH y del oxígeno disuelto), con períodos de inundación (con la consecuente dilución y exportación del contenido planctónico y materia orgánica, disminución de la productividad, aumento de la transparencia y del contenido de oxígeno disuelto, cuya distribución es homogénea), concuerda en líneas generales con la descripción funcional que Bonetto (1976) realizara para los ambientes de la cuenca de inundación del Paraná Medio. Estos estarían caracterizados en lo fundamental por sufrir pulsos de alta productividad y acumulación de materia orgánica en las postrimerías de la etapa de aguas bajas (primavera-verano), sucedidos por un proceso de eliminación más o menos brusco del contenido biótico durante aguas altas (verano-principios del otoño), lo que le permitiera al citado autor asimilar estos ambientes al concepto de "Ecosistema de nivel fluctuante" desarrollado por Odum (1969).

LISTA DE LAS ESPECIES DE ALGAS REGISTRADAS EN EL ÁREA DE ESTUDIO

CYANOPHYCEAE

<i>Anabaena</i> sp.	xx
<i>A. spiroides</i> Kleb.	xx
<i>Aphanocapsa elachista</i> W. et G.S.West	xx
<i>A. montana</i> Cramer	xx
<i>Lyngbya</i> sp.	x
<i>Merismopedia tenuissima</i> Lemm.	xx
<i>Microcystis</i> sp.	x
<i>M. aeruginosa</i> Kütz.	xx
<i>Oscillatoria</i> sp.	x
<i>Phormidium mucicola</i> Hub. -Pest. et Naum.	x
<i>Plectonema</i> sp.	x

CHLOROPHYCEAE

<i>Actinastrum hantzschii</i> Lagerh.	XX
<i>Ankistrodesmus falcatus</i> (Corda) Ralfs	XX
<i>A. bibraianum</i> (Reinsch) Kors.	X
<i>Botryococcus braunii</i> Kütz.	X
<i>Chlamydomonas</i> sp.	XXX
<i>Chlorogonium</i> sp.	XX
<i>Closterium</i> sp.	X
<i>C. setaceum</i> Ehr.	XX
<i>Closteriopsis</i> sp.	XX
<i>Coelastrum cambricum</i> Archer	XX
<i>C. microporum</i> Näg.	XX
<i>C. sphaericum</i> Näg.	XX
<i>Cosmarium</i> sp.	X
<i>C. moniliforme</i> (Turp.) Ralfs	X
<i>Crucigenia quadrata</i> Morren	XXX
<i>C. tetrapedia</i> (Kirch.) W. et G.S.West	XX
<i>C. rectangularis</i> (Braun) Gay	X
<i>Dictyosphaerium ehrenbergianum</i> Näg.	XXX
<i>Elakatothrix gelatinosa</i> Wille	X
<i>Euastrium</i> sp.	X
<i>Eudorina elegans</i> Ehr.	XX
<i>Golenkinia</i> sp.	X
<i>Hyalotheca dissiliens</i> var. <i>hians</i> Wolle	X
<i>Kirchneriella lunaris</i> (Kirch.) Moeb.	XX
<i>Micractinium pusillum</i> Fres.	XX
<i>Monoraphidium</i> sp.	XXX
<i>M. contortum</i> (Thuret) Kom.-Leg.	XXX
<i>M. griffithii</i> (Berkel.) Kom.-Leg.	XXX
<i>M. minutum</i> (Näg.) Kom.-Leg.	XXX
<i>Nephrocystium agardhianum</i> Näg.	XX
<i>Oocystis lacustris</i> Chod.	XX
<i>Pandorina morum</i> (Muell.) Bory	XX
<i>Paradoxia multisetata</i> Swir.	X
<i>Planctonema lauterbornii</i> Schmid.	XX
<i>Pediastrum boryanum</i> (Turp.) Menegh.	X
<i>P. duplex</i> Meyen	XXX
<i>P. tetras</i> (Ehr.) Ralfs	XXX
<i>P. simplex</i> (Meyen) Lemm.	XX
<i>Scenedesmus</i> sp.	XX
<i>S. arcuatus</i> Lemm.	X
<i>S. acuminatus</i> (Lagerh.) Chod.	XX
<i>S. intermedius</i> Chod.	XX
<i>S. quadricauda</i> (Turp.) Bréb.	XXX
<i>S. quadricauda</i> var. <i>longispina</i> (Chod.) G.M.Smith	XX
<i>S. smithii</i> Teil.	XX

<i>Schroederia setigera</i> (Schroed.) Lemm.	XXX
<i>Sphaerocystis schroeteri</i> Chod.	XX
<i>Sphaeroszoma laeve</i> var. <i>latum</i> (W. et G.S. West)	X
<i>S. triangularis</i> (Lagerh.) Teil.	X
<i>S. triangularis</i> var. <i>subparallelus</i> (G.M. Smith)	X
<i>Staurastrum leptocladum</i> Nordst.	X
<i>Staurastrum leptocladum</i> var. <i>cornutum</i> Wille	XX
<i>S. rotula</i> Nordst.	X
<i>S. trifidum</i> var. <i>inflexum</i> W. et G.S. West	X
<i>Tetraedron gracile</i> (Reinsch.) Hansg.	XX
<i>T. regulare</i> Kütz.	XX
<i>T. triginum</i> (Näg.) Hansg.	X
<i>Treubaria triappendiculata</i> Bernard	XX
<i>Volvox aureus</i> Ehr.	X

DIATOMOPHYCEAE

<i>Amphora</i> sp.	X
<i>Cocconeis placentula</i> Ehr.	XX
<i>Cyclotella kützingiana</i> Thwait.	X
<i>C. meneghiniana</i> Kütz.	XXX
<i>Cymbella</i> sp.	X
<i>Eunotia</i> sp.	XX
<i>E. formica</i> Ehr.	XX
<i>E. monodon</i> Ehr.	XX
<i>E. pectinalis</i> (Kütz.) Rabh.	XX
<i>Fragilaria construens</i> (Ehr.) Grun.	XX
<i>Gomphonema</i> sp.	XX
<i>Melosira</i> sp.	XXX
<i>M. distans</i> (Ehr.) Kütz.	XXX
<i>M. herzogii</i> Lemm.	XXX
<i>M. italica</i> (Ehr.) Kütz.	XXX
<i>M. granulata</i> (Ehr.) Ralfs	XXX
<i>M. granulata</i> var. <i>angustissima</i> Mull.	XXX
<i>M. granulata</i> f. <i>curvata</i> Grun.	XXX
<i>M. pseudogranulata</i> Cl.	XXX
<i>Navicula</i> sp.	XXX
<i>N. elegans</i> W. Smith	XX
<i>Nitzschia</i> sp.	XXX
<i>N. acicularis</i> W. Smith	XX
<i>Pinnularia</i> sp.	XXX
<i>P. latevittata</i> var. <i>domingensis</i> Cl.	X
<i>Rhizosolenia eriensis</i> H.L. Smith	XX
<i>Surirella</i> sp.	XX
<i>Synedra</i> sp.	XXX
<i>S. acus</i> Kütz.	XX
<i>S. ulna</i> (Nitz.) Ehr.	XX

CHRYSTOPHYCEAE

<i>Dinobryon sertularia</i> Ehr.	xxx
<i>Mallomonas</i> sp.	xxx
<i>Salpingoeca</i> sp.	xx
<i>Synura</i> sp.	xxx
<i>S. uvella</i> Ehr. em. Korch.	xxx

EUGLENOPHYCEAE

<i>Euglena</i> sp.	xxx
<i>E. acus</i> Ehr.	xxx
<i>Lepocinclis salina</i> Fritsch	xxx
<i>L. caudata</i> Da Cunha	xxx
<i>Phacus</i> sp.	x
<i>P. aenigmaticus</i> Drez.	xx
<i>P. hamatus</i> Pochm.	xx
<i>P. longicauda</i> (Ehr.) Duj.	xx
<i>P. tortus</i> (Lemm.) Skv.	xx
<i>Strombomonas jaculata</i> (Palmer) Defl.	xxx
<i>Strombomonas ovalis</i> (Playf.) Defl.	xx
<i>S. rotunda</i> (Playf.) Defl.	xxx
<i>S. treubii</i> (Wol.) Defl.	xxx
<i>S. verrucosa</i> var. <i>zmiewika</i> (Swir.) Defl.	xxx
<i>S. verrucosa</i> var. <i>borystheniensis</i> (Roll) Defl.	xxx
<i>Trachelomonas</i> sp.	xx
<i>T. armata</i> (Elw.) Stein	xx
<i>T. armata f. inevoluta</i> Defl.	xx
<i>T. armata</i> var. <i>steinii</i> Lemm. em. Defl.	xx
<i>T. hispida</i> var. <i>crenulato-collis</i> (Mask.) Lemm.	xxx
<i>T. raciborskii</i> Wol.	xxx
<i>T. similis</i> Stokes	x
<i>T. volvocina</i> Ehr.	xxx
<i>T. volvocinopsis</i> Swir.	xx

CRYPTOPHYCEAE

<i>Cryptomonas</i> sp.	xxx
<i>C. ovata</i> Ehr.	xxx
<i>Chroomonas</i> sp.	x
<i>C. acuta</i> Utermöhl	xxx

DINOPHYCEAE

<i>Peridinium</i> (2 especies)	xxx
<i>Gymnodinium</i> sp.	x

BIBLIOGRAFÍA

- APHA, 1975. *Standard methods for the examination of water and wastewater*. 14th edition. American Public Health Association. Washington, pp. 1-1194.
- BEADLE, L., 1974. *The inland waters of tropical Africa*. Longman, Londres, pp. 1-965.
- BINDLOSS, M., 1974. Primary productivity of phytoplankton in Loch Leven, Kinross. *Proc. R. Soc. Edinb. B.*, 74:157-181.
- BONETTO, A.A., 1976. *Calidad de las aguas del río Paraná*. INCYTH-PNUD-ONU. Buenos Aires, pp. 1-202.
- BONETTO, C.A., 1982. Producción primaria del fitoplancton, concentración de pigmentos, materia orgánica y nutrientes, en la caracterización limnológica de los cuerpos de agua regionales del noreste argentino. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Buenos Aires, pp. 1-187. (Inédito).
- BONETTO, C.A.; BONETTO, A.A. y ZALOCAR, Y., 1981. Contribución al conocimiento limnológico del río Paraguay, en su tramo inferior. *Ecosur*, 8(16):55-88.
- GANF, G., 1974. Incident solar irradiance and underwater light penetration as factors controlling the chlorophyll content of a shallow equatorial lake (lake George, Uganda). *J. Ecol.*, 62:593-609.
- GOLDMAN, C., 1968. The use of absolute activity for eliminating serious errors in the measurement of primary productivity with ¹⁴C. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.*, 32:172-179.
- HUTCHINSON, G., 1967. *A treatise on limnology. Vol. I. Geography, physics and chemistry*. Wiley, New York, pp. 1-1015.
- 1976. *A treatise on limnology. Vol. II. Introduction to lake biology and the limnoplankton*. Wiley, New York, pp. 1-1115.
- LUND, J., 1954. The seasonal cycle of the plankton diatom *Melosira italica* (Ehr) Kütz. subsp. *subartica* O. Müll. *J. Ecol.*, 42:151-179.
- 1955. Further observations on the seasonal cycle of *Melosira italica* (Ehr) Kütz. subsp. *subartica* O. Müll. *J. Ecol.*, 43, 1:90-102.
- ODUM, E., 1969. The strategy of ecosystem development. An understanding of ecological succession provides a basis for evolving man's conflict with nature. *Science*, 164 (3877): 262-270.
- SCHMIDT, G., 1973. Primary production of phytoplankton in the three types of amazonian waters. III. Primary productivity of phytoplankton in a tropical flood-plain lake of Central Amazonia, Lago do Castanho, Amazonas, Brasil, *Amazoniana*, IV(2):379-404.
- STEEMANN NIELSEN E., 1952. The use of radioactive carbon (C-14) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, 18:117-140.
- STRICKLAND, J. y PARSONS, S., 1960. A manual of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Bd. Canada*, 125:1-185.
- TALLING, J., 1965. Comparative problems of phytoplankton production and photosynthetic productivity in a tropical and a temperate lake. *Men. Ist. Ital. Idrobiol.*, 18 (Suppl.): 399-424.
- VOLLENWEIDER, R., 1974. *A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments*. IBP Handbook n° 12. Blackwell, Oxford, pp. 1-225.
- WETZEL, R. 1981. *Limnología*. Ediciones Omega, Barcelona, pp. 1-679.