

# Factores que Regulan 7 la Distribucion y Abundancia del Perifiton em Ambientes Lenticos

Yolanda Zalocar de Domitrovic, Juan José Neiff & Silvina Vanesa Vallejos

---

## Introducción

En las últimas décadas hubo un creciente interés por el estudio del perifiton; aún así, su conocimiento es escaso respecto del fitoplancton. En el pasado, los limnólogos señalaban a las comunidades limnéticas (fitoplancton, zooplancton, bentos) como claves en el metabolismo de los ecosistemas acuáticos, especialmente porque las primeras investigaciones se desarrollaron en el hemisferio norte, en lagos templados, profundos y con escaso desarrollo de vegetación acuática (Esteves, 1988).

El estudio de Wetzel (1964), en un lago somero de California, demostró que la productividad del perifiton era aún mayor que la de las plantas acuáticas (substrato) y que la del fitoplancton, en la zona litoral del lago, destacando la importancia de esta comunidad.

Al incrementarse los estudios en ambientes de clima cálido, se observó que los macrófitos y microorganismos asociados resultan de importancia, equivalente al fitoplancton y otras comunidades de lagos templados (Esteves, 1988; Neiff, 1990; Heckman, 1998; Becares *et al.*, 2004).

En parte, la escasez de investigaciones del perifiton se debe a su variabilidad espacial y a las dificultades que plantea el muestreo y la determinación de la producción primaria particularmente en substratos naturales (Hansson, 1992; Fernandes & Esteves, 2011).

Del mismo modo, la terminología para designar a los cuerpos de agua donde se desarrolla el perifiton no ha sido estandarizada generándose diferencias de interpretación. Así, en ambientes acuáticos permanentes pueden reconocerse los lagos someros (*shallow lakes*), lagunas (*lagoons, ponds*) y esteros (*marshes*) y, entre los ambientes temporarios, las charcas y “bañados” (Ringuelet, 1962; Neiff, 2001, 2003a).

Generalmente el perifiton maduro tiene una estructura tridimensional como en la vegetación terrestre: con algas postradas que conforman una capa inferior, e intercaladas, formas adnatas erectas que conforman las capas media y superior. Esta última generalmente integrada por formas filamentosas (Esteves, 1988; Liboriussen, 2003), que se extienden o se fragmentan permaneciendo entre la vegetación (metafiton). El perifiton es considerado como un biofilm o bioderma (Fernandes & Esteves, 2011) de variable espesor, tiene aspecto viscoso y variada tonalidad, integrado por una compleja mezcla de microalgas (vivas y muertas), bacterias, hongos, pellets fecales de microconsumidores, partículas de calcita (producto de algunas algas) y sedimentos inorgánicos consolidados por una matriz mucilaginoso producida por algas y bacterias (Burkholder, 1996). Suele medir entre 10 y 2000  $\mu\text{m}$  de espesor, pudiendo alcanzar varios milímetros en ambientes productivos (Rodrigues *et al.*, 2003).

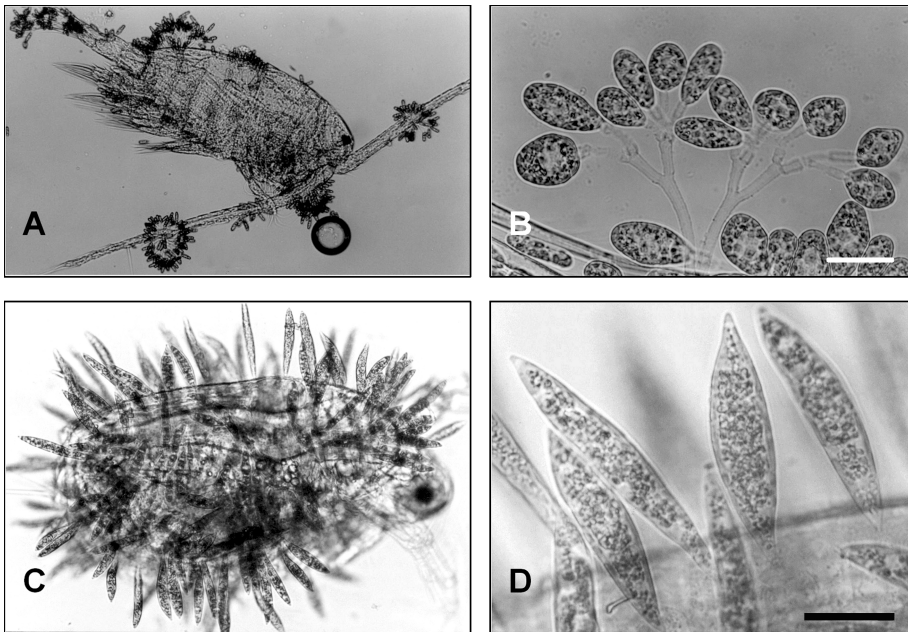
Esta comunidad desempeña un rol importante en el metabolismo de los ecosistemas acuáticos (Weitzel, 1979; Wetzel, 1983; Watanabe, 1985; Stevenson, 1996; Moschini-Carlos *et al.*, 1998; Pompêo & Moschini-Carlos, 2003). Su biomasa y las características físicas y químicas del agua suelen tomarse como indicadores de polución (Watanabe, 1990) y como monitor biológico de eutrofización (Vercellino, 2007).

En este capítulo se utiliza el término perifiton de acuerdo a Wetzel (1983): “a complex community of microbiota (algae, bacteria, fungi, animals, and inorganic and organic detritus) that is attached to substrata. The substrata are inorganic or organic, living or dead”. Una definición semejante, basada en el estudio de Roos (1983), fue dada por Tundisi & Tundisi (2008), aclarando que se denomina “euperifiton a la comunidad que está asentada y adherida a un substrato por varios mecanismos, como rizoides, túbulos u otras estructuras de fijación”. Sin embargo, siempre que sea posible se debe precisar la fracción de la comunidad que se estudia (ej. algas perifíticas), en relación con el substrato colonizado: epifiton, epizoon, epixylon, epilíton, epipsammon, epipelon (Round, 1981). Aun dentro de esta definición amplia y general, la mayoría de los ejemplos que se presentan en este capítulo corresponden a algas del epifiton (crecimiento sobre partes sumergidas de vegetales), por ser los macrófitos el componente más importante en ambientes acuáticos de regiones tropicales y subtropicales. Algunos autores, en referencia a las algas del perifiton, deno-

minan a esta comunidad Ficoperifiton (Taniguchi *et al.*, 2005; Moreno & Ramirez, 2009; Vettorato *et al.*, 2010) o Fitoperifiton (Aragón & Murillo, 2005; Castillo León, 2006),

Debe reconocerse, además, la importancia que tiene la fauna que integra esta comunidad (Robertson *et al.*, 2000). Varios autores encontraron una rica variedad de especies de invertebrados asociada a diferentes macrófitos acuáticos de la planicie de inundación del río Paraná en tramo brasilero (resumido por Takeda *et al.*, 2003) y argentino (Poi de Neiff & Neiff, 2006). Resultados similares para estos ambientes fueron señalados también para la microbiota integrada por tecamebas, rotíferos, cladóceros y copépodos (Lansac-Tôha *et al.*, 2003; Paggi, 2004; José de Paggi, 2004).

Entre las microalgas con adaptaciones a la vida fija están las formas epizoicas que colonizan el exoesqueleto de microcrustáceos (Figura 1) y que son bastante comunes en lagos someros y wetlands tropicales y subtropicales, sin embargo fueron escasamente estudiados en América del Sur (Seckt, 1931; Margalef, 1961; López *et al.*, 1998; Zalocar de Domitrovic *et al.* 2008, 2011).



**Figura 1** Ejemplos de algas epizoicas sobre microcrustáceos del plancton en humedales del nordeste argentino. A-B: *Colacium vesiculosum* (Euglenophyta) sobre un Copépodo Calanoideo; C-D: *Characiopsis* sp. (Xanthophyceae) sobre un Cladócero. Las escalas equivalen a 10  $\mu\text{m}$ .

## Factores que regulan la distribución y abundancia del perifiton

El desarrollo de las algas del perifiton depende de factores abióticos y bióticos que regulan el funcionamiento de sus componentes (bacterias, algas, hongos, animales). En este complejo ensamble, la influencia de los factores es variable para cada organismo (Roldan Pérez & Ramírez Restrepo, 2008), variando temporalmente en cada cuerpo de agua y, espacialmente, entre los cuerpos de agua (Hansson, 1992).

La composición (riqueza de especies + formas de vida o fisiognomía) y abundancia depende del tipo de sustrato (macrófito), de la edad de los tejidos vegetales, de su posición en una misma planta, de la rugosidad o microtopografía de la superficie de adhesión y del estado trófico del agua (Villena Álvarez, 2006; Schwarzbald *et al.*, 1990; Pereira, 2001). La configuración de la comunidad es cambiante por la interacción dinámica de varios factores tales como disponibilidad de luz, estado trófico del lago, temperatura, fluctuaciones hidrológicas, inhibición por algas planctónicas, interacción con el sustrato, infección por hongos, herbivoría y competencia intra e interespecífica, entre otros (Roos, 1983; Hansson, 1988, 1992; Fernandes & Esteves, 2011).

La importancia de estos factores como determinantes del perifiton es aún poco conocida, debido a que los estudios focalizan uno o unos pocos factores, la mayoría realizados en ambientes lóticos y sustratos artificiales. Hay escasa información para humedales, en sustrato natural con excepción de pocos antecedentes, para el área tropical y para la región Antártica (Pizarro *et al.*, 2002).

El sustrato, ya sea vivo (plantas, animales) o no vivo (plantas y/o animales muertos, objetos inanimados sumergidos, etc.) o una combinación de ambos, proveen la superficie para el crecimiento de las algas del perifiton donde las condiciones físicas y químicas generalmente difieren de la columna de agua (Burkholder, 1996). El tamaño y fisiognomía de las microalgas están en relación al tamaño y/o bioforma vegetal cuya estructura física y estabilidad pueden influenciar la colonización de las algas (Allan & Castillo, 2007).

A continuación se describen los principales factores abióticos y bióticos que regulan la distribución y abundancia de la comunidad perifítica, los que serán tratadas separadamente.

### 1. Vegetación (el Sustrato)

Como bien señala Wetzel (1983), en las relaciones entre el perifiton y la planta sustrato hay muchos mitos y pocas certezas, especialmente cuando se



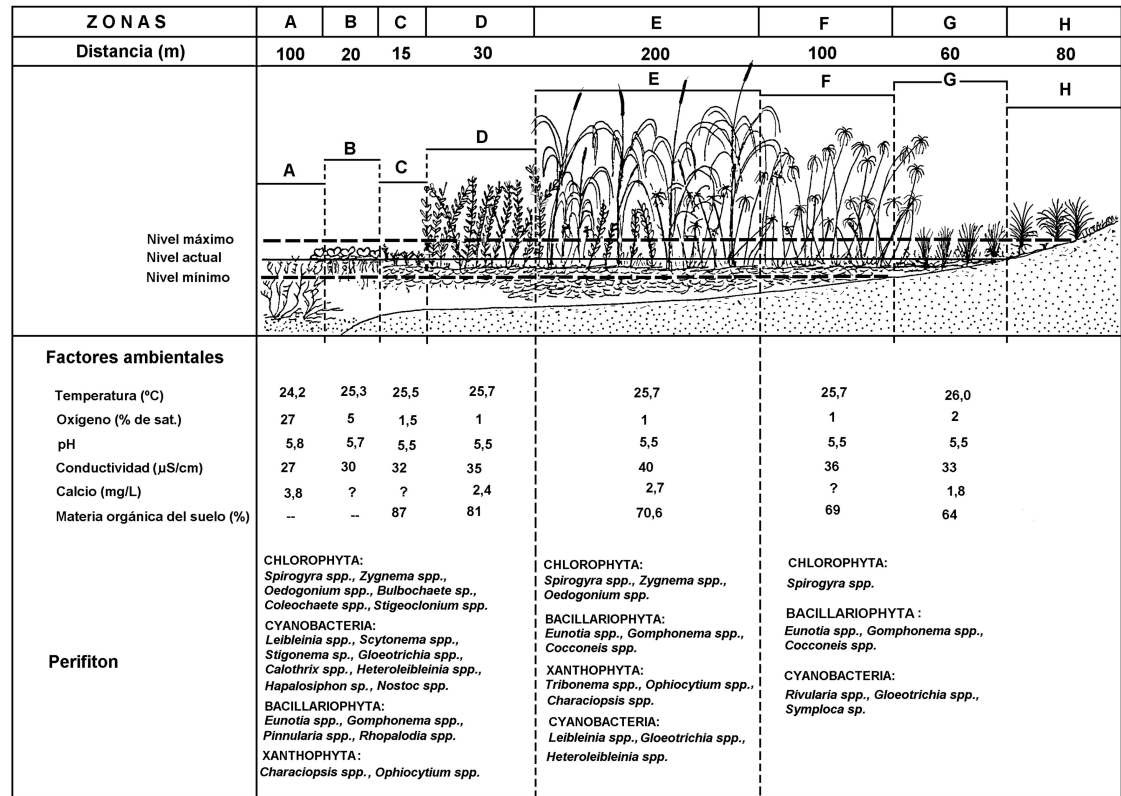
ha señalado la interdependencia entre ambos por el aprovechamiento de los nutrientes. Debe tenerse en cuenta que ambos componentes son dinámicos espacial y temporalmente y que se han realizado pocos estudios objetivos de microescala que permitan modelar esta interdependencia. Con frecuencia se ha estudiado el tema de una manera simplificada, reduciéndolo a la utilización de la luz u otro recurso (Wetzel, 1983), pero sólo se puede obtener una visión real cuando se analizan las relaciones entre el epifiton, la planta substrato y los herbívoros (Rogers & Breen, 1983).

También es difícil establecer cuál/es es/son los factores determinantes de la presencia, permanencia y abundancia de un organismo o comunidad de organismos en determinado sitio, a pesar de que existan métodos estadísticos que brindan ayuda para esto. Resulta evidente que, si no existiera la vegetación, no existiría esta comunidad y, en la simple observación a campo de diferentes praderas de vegetación puede visualizarse que el desarrollo del perifiton también es diferente (en cobertura, espesor, aspecto, color).

### Grupos Ecológicos

En ambientes someros los macrófitos acuáticos vasculares suelen ocupar más del 70% de la biomasa total del cuerpo de agua. Dada la heterogeneidad filogenética y taxonómica, éstos vegetales son clasificados, según su biótomo, en diferentes grupos ecológicos o tipos biológicos (Esteves, 1988; Thomaz & Esteves, 2011) que se detallan a continuación: 1) macrófitos emergentes, vegetales enraizados con hojas fuera del agua (ej. *Typha* sp., *Schoenoplectus* sp., *Thalia* sp.); 2) macrófitos enraizados con hojas flotantes (ej. *Nymphaea* spp., *Nymphoides* sp.); 3) macrófitos sumergidos enraizados (ej. *Potamogeton* spp., *Egeria* sp.); 3) macrófitos sumergidos libres (ej. *Utricularia* sp., *Ceratophyllum* sp.); y 4) macrófitos flotantes no enraizados o libres, plantas que flotan libremente y cuyas raíces permanecen en la superficie del agua (ej. *Eichhornia* spp., *Pistia* sp., *Salvinia* spp.).

La distribución y abundancia de los grupos ecológicos de macrófitos puede relacionarse con el gradiente topográfico, situando a las plantas sumergidas en los sitios más bajos y a las arraigadas emergentes en el borde externo de las lagunas. Generalmente (Figura 2) desde la costa hasta 1 m de profundidad, se encuentra la vegetación emergente (ej. *Schoenoplectus californicus*, (C.A. Mey.) Soják, *Thalia multiflora* Horkel) que tienen períodos de suelo inundado y de suelo seco, lo que representaría una limitación temporal para el perifiton. En esta zona hay acumulación de materia orgánica muerta (detritos) por lo que la concentración de oxígeno en el agua suele ser baja, existiendo buena disponibilidad de CO<sub>2</sub> y de nutrientes. La radiación fotosintéticamente activa (RFA) que llega a la superficie del agua puede ser menor que 20%.



Referencias: A: Macrófitos sumergidos  
 E: *Typha latifolia*  
 B: Macrófitos flotantes  
 F: *Cyperus giganteus*  
 C: "Embalsado" en formación  
 G: *Scirpus c. californicus*  
 D: *Fuirena robusta*  
 H: *Rhynchospora* sp.

**Figura 2** Perfil esquemático de la vegetación en esteros del noreste argentino: principales características físicas y químicas (modificado de Neiff, 2004) y taxones de cianobacterias y microalgas que predominan en el perifiton.

La extensión de esta zona puede ser una franja de pocos metros o de varios kilómetros rodeando al espejo de agua del lago (Neiff, 2004). La mayoría de las plantas emergentes tienen epidermis lisa, tejidos duros y hojas en posición vertical, configurando un escenario favorable para el desarrollo de un epifiton integrado casi exclusivamente por colonias mucilaginosas de *Gloeotrichia* J. Agardh ex Bornet & Flahault probablemente en relación a las variaciones del nivel de agua, las que pueden sobrevivir en condiciones de sequía y recuperarse en condiciones de humedad. Hacia el interior del cuerpo de agua (entre 1 y 3 m de profundidad) se encuentra la vegetación arraigada de hojas o de tallos flotantes (ej. *Nymphoides indica* (L.) Kuntze, *Hydrocleys nymphoides* (Willd.) Buchenau, *Nymphaea* spp., *Eichhornia azurea* (Sw.) Kunth, *Polygonum* spp., *Ludwigia* spp.) caracterizada por menor interferencia de la RFA, circulación y renovación moderada del agua. La arquitectura de las plantas determina que más del 70% de las mismas se encuentre en o abajo de la superficie del agua, con una porción emergente menor. Hay gradientes verticales en la abundancia y composición del perifiton, determinados por la disponibilidad de la RFA en la columna de agua y, también, por la densidad de las plantas, que reducen el paso de la radiación (Planas & Neiff, 1998). En estos ambientes, especialmente las plantas arraigadas de hojas flotantes (*Nymphoides indica* y otras similares), no crecen a más de 3,5 m de profundidad (Neiff, 1979; Neiff *et al.*, 2000).

El grupo ecológico de macrófitos sumergidos (Bafon) se compone de dos categorías: los arraigados (*Potamogeton* spp., *Cabomba* spp., *Egeria* spp., *Hydrilla* spp.) y los no arraigados o libres (*Ceratophyllum demersum* L., *Utricularia* spp.) que ocupan una zona de variable profundidad, generalmente entre 1,5 y 5 m, dependiendo de la transparencia, la textura del fondo y la influencia del viento, entre otros factores.

El género *Utricularia* L., de distribución cosmopolita, es el más común en humedales de regiones tropicales y subtropicales. Tiene abundante perifiton y mayor diversidad que otros macrófitos simpátricos. Entre sus componentes incluyen, además de algas unicelulares y filamentosas (Lacoste de Díaz, 1981), bacterias, hongos, cianobacterias, rotíferos, protozoos y microcrustáceos (Bosserman, 1983; Díaz-Olarte & Duque, 2009).

Un grupo ecológico propio de la franja intertropical es el de los macrófitos flotantes no enraizados (Pleuston). Abundan en aguas permanentes, en ocasiones en zonas resguardadas del viento, especialmente los de mayor porte tales como *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms y *Pistia stratiotes* L. (Neiff, 2001). En cambio, las especies de los géneros *Salvinia*, *Azolla* y *Lemna* se desarrollan rápidamente en ambientes temporarios (Poi de Neiff & Neiff, 1984), en las que el perifiton no ha sido investigado, con excepción de un estudio

taxonómico de Tribophyceae realizado por Tell & Pizarro (1984) en *Azolla caroliniana* Willd.

La riqueza de especies del epifiton está relacionada con la morfología de las plantas (Laugaste & Reunanen, 2005). La morfología de los macrófitos sumergidos y también la distribución de las hojas en los tallos presenta muchas variantes como hábitat para el perifiton, desde las hojas compuestas por finos foliolos (*Cabomba caroliniana* A. Gray) hasta aquellas enteras, en forma de espátula (*Potamogeton montevidensis* Bennett). La abundancia de los tallos sumergidos puede bloquear la luz a 50 cm de profundidad. Por este motivo es importante relacionar la riqueza de especies y la biomasa del perifiton con la cobertura de plantas o con su biomasa, en los distintos estratos que ocupan en el cuerpo de agua.

## 2. Morfometría de lagos y lagunas

El tamaño y la forma de la cubeta regulan la física, química y biología de lagos y humedales en general, con fuerte influencia en la composición de las comunidades de algas y su productividad (Wehr & Sheath, 2003).

Los grandes lagos suelen tener menor desarrollo de vegetación y de la comunidad perifítica debido a la acción del viento. En lagos cuyo diámetro mayor es superior a 1 km, con vientos de 50 km/h que duren media hora, puede esperarse olas de más de 40 cm, y esto es suficiente para controlar el desarrollo de la vegetación y de sus organismos asociados, en la zona litoral. En lagos en los que el viento recorre 10 km/h sin obstáculos (*fetch*) las comunidades litorales estarán circunscriptas a pequeños sectores resguardados del viento (Neiff *et al.*, 2000).

En este sentido, el “desarrollo de la línea de costa” es un índice que relaciona el perímetro total de un lago o laguna con el perímetro que tendría si el cuerpo de agua fuese un círculo perfecto. Se lo llama también “índice de forma”. En la medida que este número es mayor, indica que el cuerpo de agua tiene mayor número de áreas protegidas del viento, que resultan más favorables para el crecimiento de macrófitos y organismos adnatos (Hutchinson, 1975).

La morfometría influye en la distribución del perifiton, su complejidad, abundancia, productividad y condiciones tróficas. Los lagos con pendiente pronunciada en la zona litoral, lagos profundos (con baja relación superficie: volumen), son generalmente poco productivos (lagos oligotróficos). Los lagos someros o “shallow lakes” (con alta relación superficie: volumen), cuyos sedimentos presentan mayor contacto con el agua, generalmente alcanzan productividad intermedia o alta (lagos eutróficos). En éstas los macrófitos y algas del perifiton de la zona litoral tienen el mayor aporte a la producción primaria (Wetzel, 1981).

Una de las características más salientes de América del Sur es la gran extensión que ocupan los ambientes acuáticos, entre ellos los humedales (“wetlands”) donde más del 80% se ubica en clima tropical y subtropical (Neiff, 2004). Las comunidades de plantas de wetlands están entre los ecosistemas más productivos del mundo (Mitsch & Gosselink, 2000). La densa y variada vegetación que puebla estos ambientes constituyen substratos naturales con una amplia variedad de microhábitat para el desarrollo algal (Azim *et al.*, 2005).

En los lagos, el desarrollo del perifiton está condicionado en gran medida por la presencia y desarrollo de la vegetación acuática, y la distribución y abundancia de ésta está influenciada por el declive de la zona litoral, la transparencia del agua y el viento (Hutchinson, 1975). De tal manera la abundancia y complejidad del perifiton puede acompañar a los gradientes batimétricos de los lagos. En los lagos del sur de Argentina, donde la transparencia (medida por el disco de Secchi) puede alcanzar a 18 m, la vegetación sumergida puede llegar a 25 m de profundidad (Neiff, 1973).

Otro aspecto de interés es la posición altimétrica en que se encuentran los lagos. Así por ejemplo, las especies de *Egeria* que, en los lagos próximos a la confluencia de los ríos Paraná y Paraguay (28º de latitud Sur, cota de 63 m s.n.m.) llegan a 6 m de profundidad; en cambio, en los lagos de piedemonte de los Andes colombianos (4º41' de latitud Sur; cota de 725 m s.n.m.), crecen hasta 25 m de profundidad, con una rica variedad de organismos asociados (perifiton y metafiton). Lo expresado permite suponer que la distribución de las plantas y sus organismos asociados está influenciada también por la presión atmosférica que se manifiesta en diferente presión hidrostática en el entorno inmediato de la comunidad.

### 3. Hidrodinámica

Con este título se identifica no sólo la fluctuación vertical del agua de un lago, sino también los flujos horizontales que resultan en la circulación del agua. La evapotranspiración, el anegamiento por lluvias o la inundación por desborde fluvial, pueden provocar cambios importantes en el hábitat del perifiton. La recurrencia, intensidad, duración y estacionalidad de estos fenómenos constituyen la predictibilidad temporal del hábitat. La construcción de embalses en un río reduce generalmente la variabilidad de la lámina del agua y crea condiciones diferentes para el desarrollo del perifiton.

La profundidad del agua es una variable importante que regula la comunidad perifítica ya que afecta directamente la irradiación sub-superficial e, indirectamente, la acción del viento que puede causar re-suspensión de sedimentos desde el fondo, particularmente cuando la vegetación es escasa o cuando el tamaño de la laguna permite la formación de olas. Además, los movimientos del

agua generados por el viento permiten el intercambio gaseoso de nutrientes entre macrófitos-epífitos y el agua circundante (Goldsborough *et al.*, 2005).

Las fluctuaciones del nivel del agua producen dos efectos igualmente importantes: 1) en la vegetación emergente de la zona litoral, donde es frecuente una oscilación del nivel del agua de 50 cm o hasta 1 m en los lagos patagónicos (sur de Argentina); 2) en la planicie de inundación de grandes ríos como el Paraná, la fluctuación anual en las lagunas puede ser mayor de 2 m y, en el Amazonas, mayor de 6 m (Sioli, 1975). Esta variación determina que el hábitat para el perifiton sea temporario, por afectar directamente al biofilm (deseccación/inmersión, restricción de la luz, otros) y contener en su composición morfotipos de ambientes xéricos (Thomas *et al.*, 2006). Pero estas fluctuaciones del nivel del agua determinan cambios temporales en la distribución y abundancia de las plantas acuáticas y palustres, incluyendo la sustitución de bioformas vegetales (Neiff, 1979, 1990).

Es posible que la riqueza de especies del perifiton esté regulada por la circulación del agua. Murakami *et al.* (2009) estudiaron la composición del perifiton en una laguna de la planicie de inundación del río Paraná (Brasil) antes y después de la construcción del reservatorio de Porto Primavera y registraron un aumento en la riqueza de especies (principalmente Zygnemaphyceae) luego del llenado del embalse; es decir, cuando se produce una reducción importante de la fluctuación vertical del agua, considerado éste como el principal factor de cambio, y la acción combinada de otros factores tales como el incremento de la transparencia y de la concentración de P en el agua.

En el lago Cristalino (Amazonia Brasileira), Rai & Hill (1984) encontraron una fuerte relación positiva entre la tasa de crecimiento del perifiton y el ingreso del agua proveniente del río Amazonas. Resultados similares en la biomasa y producción primaria del perifiton fueron registrados en otros dos lagos de la planicie de inundación del Amazonas, en Colombia (Castillo León, 2006). En los lagos de planicies inundables, la fluctuación vertical del agua, supone flujos horizontales de agua, desde y hacia el curso del río, con el consiguiente flujo de nutrientes que necesita el perifiton.

Son numerosos los trabajos que señalan un efecto directo de las variaciones del nivel del agua sobre el perifiton, particularmente en la planicie inundable de ríos en América del Sur (Pizarro, 1999; Rodrigues & Bicudo, 2001, 2004; Moschini-Carlos *et al.*, 1998; Algarte *et al.*, 2006, 2009; Taniguchi *et al.*, 2005; entre otros). Los autores señalan que el pulso constituye la principal función de fuerza que actúa sobre la comunidad de algas perifíticas en la planicie, seguido por el grado de conectividad y presencia de macrófitos acuáticos. Lewis (1988) demostró que la producción primaria de las algas en el río Orinoco sólo puede comprenderse si se estudian paralelamente los flujos

horizontales del agua entre las lagunas de la planicie inundable y el curso principal. Rodrigues *et al.* (no capítulo) presentan una revisión completa sobre estos aspectos del perifiton.

Goldsborough & Robinson (1996) propusieron un modelo conceptual que intenta integrar las características de asociaciones de algas que se desarrollan en los humedales de aguas continentales, según cuatro estados hidrológicos (seco, abierto, controlado y estado-lago) dominados alternativamente por epipelon, epifiton, metafiton o fitoplancton, cuya abundancia varía según el tipo de humedal y su antigüedad (Tabla 1).

**Tabla 1** Propiedades sugeridas para los cuatro estados en la ontogenia de un humedal de agua dulce (tomado de Goldsborough & Robinson, 1996).

Propiedad	Estado seco	Estado abierto	Estado controlado	Estado lago
<b>Algas dominantes</b>	Epipelon	Epifiton	Metafiton	Fitoplancton
<b>Producción primaria algal</b>	Baja	Media	Alta	Variable
<b>Nivel de agua</b>	Bajo	Medio	Medio	Alto
<b>Disturbios en la columna de agua</b>	Raro	Frecuente	Raro	Frecuente
<b>Transparencia en la columna de agua</b>	Alta	Variable	Alta	Baja
<b>Nutrientes</b>	Alto (?)	Medio	Alto	Alto
<b>Macrófitos acuáticos</b>	Poco	Abundante	Medio	Poco
<b>Herbivoría</b>	Baja	Alta	Baja	Baja
<b>Producción secundaria</b>	Baja	Alta	Baja	Variable

Variaciones importantes de nivel se dan en los esteros (wetlands) y en la zona litoral de lagos someros y/o lagunas. Goldsborough *et al.* (2005) señalan dominancia de cianobacterias bénticas (en agregaciones) en zonas de frecuente desecación y el predominio de diatomeas y algas verdes en sitios de agua permanente en los Everglades de Florida (USA). En esteros del nordeste de Argentina, de aguas con bajo contenido salino y abundante materia orgánica, con fluctuaciones del nivel de agua en la zona litoral, predominan cianobacterias filamentosas y coloniales, formas pennadas de diatomeas, algas verdes filamentosas (principalmente Oedogoniales y Zygnematales) y Xanthophyceae unicelulares y filamentosas (Figura 2). El éxito de estas especies para colonizar estos hábitats se debe a su capacidad para tolerar las variaciones del nivel de agua y a la desecación, como indica la presencia de abundante mucílago en algunas especies de cianobacterias, diatomeas y la producción de estructuras de resistencia (zigósporas) por Oedogoniales y Zygnematales.

#### 4. Luz y Temperatura

La luz y la temperatura son factores importantes para el desarrollo de la comunidad perifítica. En la naturaleza ambos factores varían en forma concomitante, aunque la influencia de la luz se manifiesta en la longitud del período de fotosíntesis y la temperatura influye como factor acumulativo o de pérdida gradual, debido a la elevada inercia térmica que posee el cuerpo de agua. En los ambientes tropicales y subtropicales, las lagunas someras tienen una base térmica de 12-15°C al final del invierno y llegan a 32-35°C en verano, cuando la profundidad de la laguna es menor de 2 m.

La temperatura actúa como regulador de la concentración de oxígeno y de dióxido de carbono. Por lo tanto, la luz y la temperatura están estrechamente relacionadas en términos de productividad (Cadima Fuentes *et al.*, 2005).

Temperatura extremadamente baja o alta son limitantes para la vida en el agua. En general las algas están en condiciones de crecer entre límites térmicos bastante amplios, pero algunos grupos como las diatomeas crecen en el rango entre 5°C y 20°C, algunas desmidiáceas y crisofíceas entre 15°C y 30°C, aunque no hay un patrón universal respecto a lo señalado. Las cianobacterias, si bien se encuentran en un amplio rango de temperatura, son termófilas en su mayoría y prefieren temperaturas por encima de los 30°C (Margalef, 1955; Cadima Fuentes *et al.*, 2005).

La tasa de fotosíntesis del perifiton tiene estrecha relación con la temperatura. Según Tundisi & Tundisi (2008), el aumento de la temperatura del agua desde 11,9°C a 20°C, con 20.000 Lux de intensidad luminosa, puede producir un incremento de 33,4% en la tasa de fotosíntesis del perifiton.

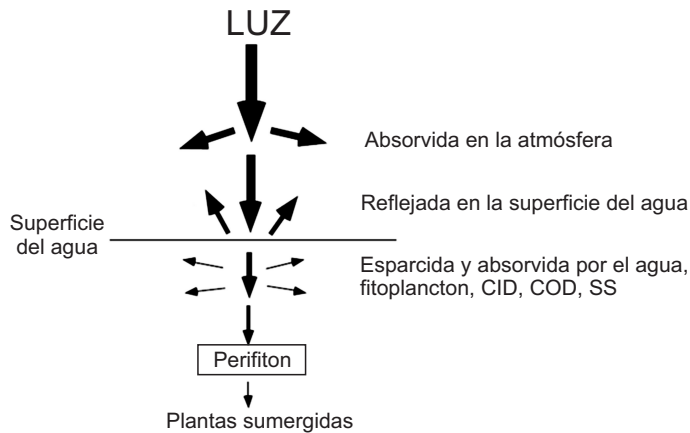
La luz que penetra en el agua está en relación al tipo y desarrollo de macrófitos acuáticos y es el factor regulador más importante en la distribución de plantas sumergidas (Sand-Jensen & Borum, 1991; Bini & Thomaz, 2005) y de sus epífitos. Antes de alcanzar la superficie colonizada del substrato, ésta es reflejada, absorbida y esparcida por el agua, fitoplancton, carbono inorgánico disuelto (CID), carbono orgánico disuelto (COD), sólidos suspendidos (SS), etc. (Figura 3).

En la idea de Margalef (1983), las algas y los macrófitos actúan como fotorreceptores y fotoacumuladores de energía, que utilizan los nutrientes y el dióxido de carbono disuelto en el agua, para producir materia orgánica. Wetzel (1981) señala que el circuito: radiación solar–nutrientes–producción–circulación de la energía en las mallas tróficas, es el que permite establecer la condición trófica de los cuerpos de agua.

Las fluctuaciones en la energía solar son potencialmente responsables de las variaciones en el crecimiento, fisiología y estructura de la comunidad peri-



fítica. Otros factores ambientales asociados (ej. estabilidad del sustrato, temperatura, nutrientes, herbivoría) pueden también afectar su estructura y/o biomasa, pero la disponibilidad de luz es claramente un requisito previo para una existencia fototrófica (Hill, 1996).



**Figura 3** Disponibilidad de la luz en el agua para plantas sumergidas y su epifiton. (Modificado de Cronk & Fennessy, 2001.)

Bini & Thomaz (2005) encontraron que la luz es el principal limitante de la distribución y abundancia de *Egeria* spp. en el reservatorio de Itaipu (Brasil). Estas praderas tienen un rico perifiton cuya abundancia depende de la densidad de la planta sustrato.

El efecto de la vegetación sobre la luz es muy dinámico ya que la estructura de la vegetación se modifica estacionalmente (Cronk & Fennessy, 2001) y, también, en relación a la hidrodinámica de los cuerpos de agua.

En los “Esteros del Iberá” (NE de Argentina), los ambientes que presentan densas praderas de *Egeria najas* Planch. (lagunas de 1,5 m de profundidad), sólo llega al fondo, el 10% de la luz incidente. En lagunas con predominio de *Cabomba caroliniana*, *Egeria najas*, *Ceratophyllum demersum* y *Potamogeton ferrugineus* Hagstr. (donde la circulación del agua se atenúa sensiblemente), la transmisión de la luz es interferida por la densidad de hojas, lo que determina que a profundidades inferiores a 50 cm, llegue menos del 20% de la luz recibida en superficie (Neiff, 2003a, b, 2004). Entre las algas del perifiton se registran diatomeas pennadas (*Ulnaria* spp., *Gomphonema* spp., *Eunotia* spp.), algas verdes (*Oedogonium* spp., *Zygnema* spp., *Spirogyra* spp.) e integrando

el metafiton *Mougeotia* spp. y una rica variedad de desmidiáceas unicelulares (*Micrasterias* spp., *Gonatozygon* spp., *Triploceras* sp., *Closterium* spp., *Cosmarium* spp., *Euastrum* spp., *Staurastrum* spp., *Staurodesmus* spp., *Xanthidium* spp.) y filamentosas (*Desmidium* spp., *Spaherozosma* spp., *Bambusina* spp., *Teilingia* sp., *Spondylosium* spp., *Phymatodocis* sp.).

En lagunas con vegetación flotante de la planicie inundable del río Paraná (Argentina), en el Chaco Oriental, en el epifiton de *Eichhornia crassipes* (“aguapé” o “jacinto de agua”) se registró escasa concentración de clorofila a, debido a la interferencia lumínica de las plantas (Planas & Neiff, 1998).

En planicies de los grandes ríos de Sudamérica, el porcentaje de luz recibida en la superficie del agua, respecto a la luz incidente, depende de la vegetación dominante: 17-30% en praderas de *Hymenachne amplexicaulis* (Rudge) Nees, 7-15% en formaciones palustres de *Cyperus giganteus* Vahl y menos del 5% en formaciones densas de *Thypha latifolia* L. (Neiff, 1981). Estas diferencias ejercen influencia en la estructura y biomasa de las microalgas, limitada a una rica variedad de euglenofíceas (probablemente por el metabolismo heterotrófico facultativo de algunas especies), diatomeas pennadas y algas verdes filamentosas (Zalocar de Domitrovic *et al.*, 1986).

La distribución vertical de las algas del epifiton responde a las propiedades cuali-cuantitativas de la luz, lo que se refleja en la presencia y proporción de pigmentos fotosintéticos de los grupos taxonómicos de microalgas. El punto de compensación lumínica en Cyanobacteria (igualmente para diatomeas) suele ser inferior a  $10 \mu\text{E m}^{-2}$ . En cambio, para las clorofíceas, incapaces de crecer con poca luz, las tasas de crecimiento suelen saturarse con valores superiores a  $200 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Tabla 2).

**Tabla 2** Crecimiento de cianobacterias y microalgas en diferentes condiciones de luz (tomado de Richardson, 1984).  $lo-\mu$  mín. = densidad del flujo de fotones donde se observa la mínima velocidad de crecimiento;  $lo-\mu$  máx. = densidad del flujo de fotones donde se observa la máxima velocidad de crecimiento; n = número de experimentos; DE = desviación estándar; X = media aritmética.

Clase	$lo-\mu$ mín. (X $\pm$ DE) ( $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	n	$lo-\mu$ máx. (X $\pm$ DE) ( $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	n
Cyanobacteria	5	1	$38,8 \pm 6,2$	4
Rhodophyceae	–	0	$78,7 \pm 19,7$	3
Dinophyceae	$6,6 \pm 0,09$	16	$46,6 \pm 6,6$	17
Bacillariophyceae	$6,4 \pm 0,9$	17	$84,0 \pm 8,1$	22
Cryptophyceae	1,0	1	–	0
Chlorophyta	$20,6 \pm 8,1$	5	$211 \pm 58$	9

## 5. Química del agua

### Nutrientes

Las algas del perifiton al igual que las del plancton, requieren de numerosos nutrientes minerales (inorgánicos), algunos de los cuales pueden ser más limitantes para su crecimiento (Tabla 3). El proceso mediante el cual los nutrientes son tomados desde el agua y absorbidos por las algas es conocido y descrito por el modelo de Michaelis-Menten (Graham & Wilcox, 2000). El concepto de nutrientes limitantes desarrollado por Liebig para plantas vasculares también es aplicable a las algas. Dos o más nutrientes pueden simultáneamente estar próximos a las concentraciones limitantes para el crecimiento, pero solo uno suele ser limitante. El perifiton, al igual que el fitoplancton, suele estar integrado por diferentes especies de algas que pueden tener limitación en el crecimiento por diferentes nutrientes, es decir que el concepto de limitación de nutrientes no es aplicable a nivel de la comunidad.

Para la comunidad algal del perifiton de ambientes leníticos hay poca información sobre los requerimientos de nutrientes de las especies individuales, especialmente para ambientes tropicales. La mayoría de los estudios fueron realizados en ambientes lóticos de clima templado (Pizarro *et al.*, 2002). Según Tundisi & Tundisi (2008), sobre datos experimentales de Cerrao *et al.* (1991, citado por Tundisi & Tundisi, 2008), la mayor biomasa de perifiton (como clorofila *a*) desarrollado sobre plantas acuáticas se dio cuando las concentraciones de nitrógeno y de fósforo fueron de 300 y de 30 g/L, respectivamente.

Puede utilizarse la relación atómica N:P para detectar la limitación del crecimiento de las algas. Aquellos ambientes con una relación superior a 20:1 son considerados limitados por fósforo, si la relación es menor que 10:1 serían limitados por N y, si es entre 10-20:1, es indistinto. Cerrao *et al.* (1991, citado por Tundisi & Tundisi, 2008) mencionan que la relación más favorable suele darse en la proporción 10:1. La relación N:P tiene importancia sólo cuando los elementos están cerca de concentraciones limitantes. Cuando los nutrientes están disponibles, esta relación es irrelevante (Borchardt, 1996) y, generalmente, la limitación principal es la radiación termolumínica (Carignan & Planas, 1994).

En estudios de perifiton realizados en el reservorio Garças, un reservorio raso e hipereutrófico de zona tropical (SE de Brasil) con floraciones frecuentes de cianobacterias, la relación N:P no fue un predictor importante, señalando a la luz como el factor responsable de las variaciones temporales de la clorofila *a* del perifiton (De Oliveira *et al.*, 2010).

**Tabla 3** Elementos químicos comúnmente requeridos por las algas (Graham & Wilcox, 2000).

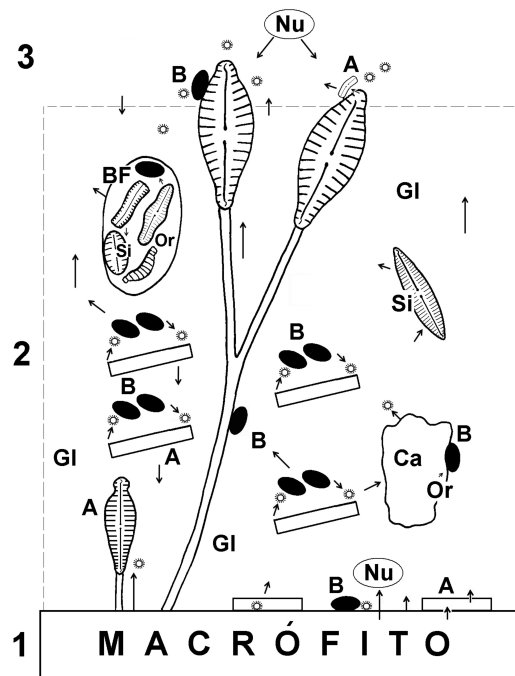
Elemento	Ejemplos de la función/ localización en la célula algal
N	Aminoácidos, nucleótidos, clorofila, ficobilinas
P	ATP, ADN, fosfolípidos
Cl	Producción de oxígeno en la fotosíntesis
S	Cuerpos aminoacídicos, nitrogenasa, lípidos tilacoidales
Si	Frústulos de diatomeas, paredes de Ulvophyceae ( <i>Cladophora</i> ), escamas de Synurophyceae ( <i>Synura</i> )
Na	Nitrato reductasa
Ca	Carbonato de calcio, calmodulina
Mg	Clorofila
Fe	Citocromo, nitrogenasa
K	Regulación osmótica, cofactor para muchas enzimas
Mo	Nitrato reductasa, nitrogenasa
Mn	Lórica de Euglenophyta
Cu	Plastocianina, citocromo oxidasa
Co	Vitamina B <sub>12</sub>
Zn	Anhidrasa carbónica, glutamato deshidrogenasa
V	Bromoperoxidasa,
Br, I	Compuestos antimicrobianos, anti-herbívoros, con funciones alelopáticas

El aporte intermitente de N y P puede provocar cambios irreversibles en la biomasa y estructura de la comunidad perifítica. En reservorios mesotróficos tropicales, con limitación de P, en condiciones de adición intermitente de los mencionados nutrientes (N y P), en experiencias en mesocosmos, Vercellino (2007) registró una reducción de especies nativas de desmidias con aumento de algunas especies adaptadas a condiciones de eutrofia (ej. *Achnantheidium* Kütz.) → hipereutrofia (ej. *Characiopsis* Borzi, *Chlamydomonas* Ehr., *Monoraphidium* Komárková-Legnerová y *Nitzschia palea* (Kütz.) W. Smith).

La fuente de nutrientes para las algas perifíticas, particularmente del epifiton y el rol de los macrófitos en el suministro de nutrientes, ha sido objeto de mucho debate. Una diferencia importante entre las algas planctónicas y peri-

fíticas es la organización espacial de ambas comunidades. El fitoplancton al encontrarse en suspensión en la columna de agua, obtiene los nutrientes desde cualquier dirección; las algas sésiles en cambio pueden tomar nutrientes a partir del substrato, del reciclado de nutrientes dentro de la matriz que ocupa o de la columna de agua. El suministro de nutrientes al perifiton sobre la superficie de una hoja (Figura 4) puede provenir del substrato, de la columna de agua y de la misma matriz perifítica o biofilm –mucopolisacáridos (GI) – producidos por las algas (A) y bacterias (B) asociadas – el cual es un sitio dinámico de regeneración de nutrientes (Nu).

En la Figura 4 se esquematizan pellets fecales (PF), algas vivas (A) con ejemplos de diatomeas, cuyos frústulos permanecen después de morir. Ambos son fuentes de silicio (Si). Las bacterias (B) y enzimas fosfatasa libres (asteriscos) son activas en el reciclado de materiales desde la materia orgánica (Or) y el carbonato de calcio (Ca). Las fisuras o rupturas generadas en la matriz (biofilm) promueven el intercambio de materiales entre la columna de agua y las porciones inferiores de la matriz.



**Figura 4** Representación esquemática de la fuente de nutrientes (Nu) en la matriz perifítica o biofilm (2) sobre la superficie de una hoja de macrófito (1). 3: Columna de agua. (Modificado de Burkholder, 1996.)

Si bien los epífitos tienen acceso a los nutrientes de la columna de agua, algunos autores señalan que el espesor del biofilm y el microambiente generado alrededor del complejo macrófito-epífito puede limitar la difusión de los mismos (Borchardt, 1996).

El establecimiento de la comunidad y formación del biofilm sobre la planta demanda cierto tiempo por lo que se puede asumir que durante la fase de colonización resulta particularmente importante la concentración de nutrientes en el agua que contiene al sustrato vegetal. Con bajos niveles de nutrientes pueden dominar cianobacterias filamentosas, incluyendo fijadoras de nitrógeno (*Tolypothrix* sp., *Calothrix* sp., *Nostoc* sp., entre otras).

El estado trófico de los lagos ha sido postulado también como un vector ambiental determinante de la riqueza de especies y abundancia del perifiton por Lakatos (1978), quien estudió comparativamente los mismos sustratos vegetales en lagos oligotróficos, mesotróficos, eutróficos y politróficos de Hungría. Según este autor, la mayor riqueza de especies fue encontrada en lagos mesotróficos, registrándose la menor diversidad de especies en los lagos oligotróficos.

## pH

Las fluctuaciones de pH dependen de las características físicas y químicas del agua, siendo una de las propiedades más sensibles para detectar variaciones en el sistema  $\text{CO}_2 - \text{HCO}_3^- - \text{CO}_3^{2-}$ .

Generalmente en aguas con pH dentro del rango básico es donde mejor se desarrolla el perifiton, aparentemente, porque entonces hay mayor disponibilidad de nutrientes al igual que iones carbonato y bicarbonato. Es conocido que, en aguas con valores de pH inferior a cinco, muy pocas plantas pueden absorber el fósforo.

Es frecuente encontrar menor número de taxones de algas en ambientes o sectores sometidos a la acidificación, donde también suele haber una declinación de los macrófitos que proveen soporte al epifiton. La mayoría de las cianobacterias son sensibles a bajos valores de pH no desarrollándose generalmente a pH inferior a 4 unidades (Margalef, 1983). Aguas con pH dentro del rango ácido generalmente limitan el crecimiento de *Mougeotia* Agardh. Varias especies de *Eunotia* Ehr. son ácido-tolerantes y se vuelven dominantes en ambientes afectados por la acidificación. No se conocen las causas del dominio de algunos grupos de algas en aguas acidificadas (Planas, 1996).

Muchos autores han asociado a ciertos grupos de algas con el pH y las clasifican de acuerdo a su afinidad en: acidobióticas, acidófilas, circumneutras, indiferentes, alcaliófilas y alcalibióticas (Lowe, 1974). No se dispone de

información para conocer el rango en el que crecen las algas en ambientes tropicales y subtropicales.

### Salinidad

Es frecuente ver que se utiliza a la salinidad – y aún a la conductividad eléctrica – como factores que pueden determinar la presencia y abundancia del fitoplancton o del perifiton en los ensambles. La utilización de ambos parámetros en el análisis multifactorial (o de otro tipo) no es correcta por varios motivos:

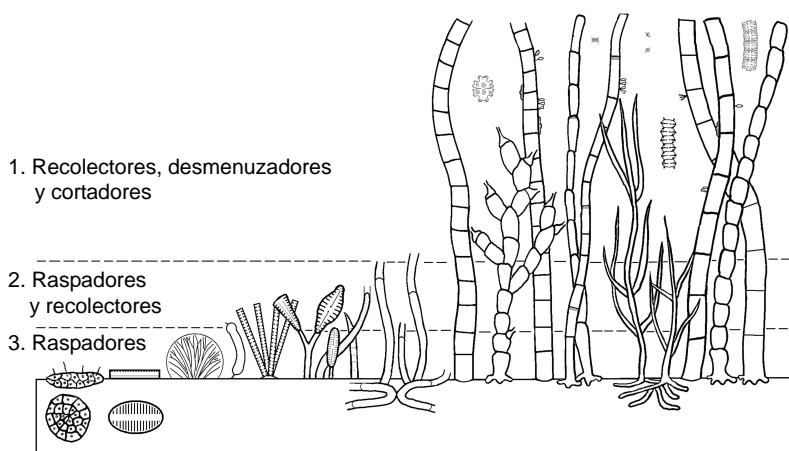
- ◆ En primer lugar por ser la salinidad un parámetro inespecífico, solamente expresa la cantidad de sales disueltas en el agua, y es conocido que los efectos de la salinidad son muy diferentes en tanto la misma esté dada por la concentración del sodio, o del calcio, o de otro ion.
- ◆ Utilizar un parámetro inespecífico como éste, a la par del uso de otros que tienen alta especificidad (como la temperatura del agua o el contenido de amonio), puede inducir a encontrar coincidencias entre el indicador y el factor indicado, lo que no implica, en modo alguno, causalidad entre ambos.
- ◆ La utilización de la conductividad eléctrica de las aguas es una inferencia para el uso de campo, como indicador del tenor de sales en el agua, aunque no existe correspondencia lineal entre conductividad y salinidad. Menos aún informa, sobre las sales que estarían causando el éxito o el fracaso en la permanencia de las algas, a pesar que las pruebas estadísticas estén señalando coincidencias con alto grado de significación.

Al igual que ocurre con el pH, las algas pueden vivir en un amplio rango de concentración de sales, desde las aguas de lluvia y en lagunas del NO de Corrientes (Argentina), con concentración total de sales menor de 0,1 mg/L hasta aquellas con salinidad equivalente al agua de mar (albuferas, marismas). En lagunas menores de 5 hectáreas que forman el Sistema de Las Viruelas, en el Sur del Chaco (Argentina), el fitoplancton, el perifiton y las plantas acuáticas crecen en aguas que tienen 22 g/L de sales totales. En ríos y arroyos de Sabana, en el Chaco Oriental, se registran dos fases bien marcadas: el período de seca con salinidad del orden de 10 g/L y el período lluvioso, en el que las aguas tienen concentración inferior a 400 mg/L de sales (Lancelle *et al.*, 1986). En estos ambientes se ha documentado un reemplazo importante en los ensambles de algas, respondiendo a las características físico-químicas contrastadas de ambas fases (Zalocar de Domitrovic *et al.*, 1986). Durante la fase seca, *Enteromorpha* sp., *Compsopogon* sp. y otras algas halófilas (*Bacillaria paradoxa* J.F. Gmelin, *Entomoneis alata* (Ehr.) Ehr.) integraron un ensamble sólo encontrado en ambientes salinos en la misma latitud.

## 6. Herbivoría

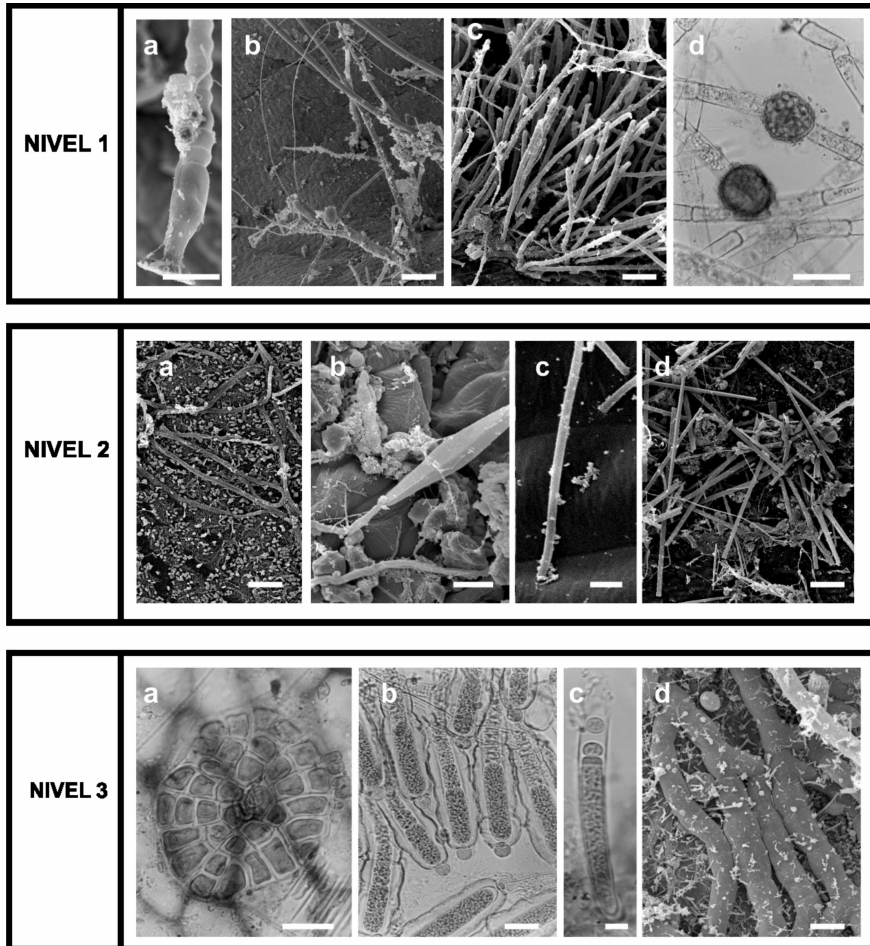
La herbivoría es considerada como uno de los principales reguladores de la abundancia temporal y espacial del perifíton. En una revisión de modelos tróficos (bottom-up vs top-down), Lamberti (1996) destaca el importante rol de los consumidores en la estructuración de la comunidad del perifíton. La biomasa de algas puede tener fuerte declinación por la presencia de herbívoros (Lamberti & Resh, 1983). En el caso de los omnívoros, éstos exhiben poca especificidad en la elección del alimento, en el rango de tamaño disponible (Steinman, 1996). En algunos ecosistemas, las algas epífitas de una comunidad madura poseen una estructura tridimensional similar a la de las comunidades de plantas terrestres (Steinman, 1996). Gruesas capas de perifíton son vulnerables al desprendimiento debido a la senescencia de las capas más inferiores (Allan & Castillo, 2007) acentuado por el stress mecánico producido por diversos organismos, principalmente los herbívoros.

Teniendo en cuenta la clasificación de Merritt & Cummins (1996), los modos de herbivoría en algunos ambientes acuáticos tropicales de los que se dispone información incluyen raspadores, recolectores y desmenuzadores (Poi de Neiff & Carignan, 1997; Poi de Neiff *et al.*, 2009). En las Figuras 5 y 6 (basadas en el esquema de Steinman, 1996) se representan algunos ejemplos de formas de crecimiento del epifíton de ambientes acuáticos tropicales, en relación a la zona de alimentación ocupada por los diferentes tipos de herbívoros.



**Figura 5** Principales formas fisiognómicas del perifíton sobre un sustrato vegetal en relación a la zona de alimentación por diferentes grupos funcionales de herbívoros. Nivel 1: algas filamentosas y sus epífitos + algas del metafiton y del plancton; nivel 2: algas unicelulares o filamentosas adheridas por vainas, almohadillas o pedúnculos mucilaginosos; nivel 3: algas postradas y/o colonias mucilaginosas. (Modificado de Steinman, 1996.)





**Figura 6** Fotomicrografías de las formas de crecimiento del epífiton en relación a la zona de alimentación ocupada por los herbívoros. Nivel 1: algas filamentosas (a-c: MEB; d: MF); a- *Oedogonium undulatum* (célula basal), b- *Bulbochaete* sp., c- *Stigonema hormoides* (filamentos erectos), d- *Oedogonium* sp. (filamentos con zigósporas); nivel 2: cortos filamentos y diatomeas pediceladas (a-d: MEB); a- *Scytonema* sp., b- *Gomphonema* sp., c- *Heteroleibleinia mesotricha*, d- *Synedra* sp.; nivel 3: algas postradas, adheridas por una vaina + colonias mucilaginosas (a-c: MF; d: MEB); a- *Coleochaete* sp., b- *Gloeotrichia* sp., c- *Chamaesiphon* sp., d- *Stigonema hormoides* (filamentos postrados). MF: microscopio fotónico; MEB: microscopio electrónico de barrido. Escalas, nivel 1: a, d = 20  $\mu\text{m}$ ; b, c = 50  $\mu\text{m}$ ; nivel 2: a, c, d = 2  $\mu\text{m}$ ; b = 5  $\mu\text{m}$ ; nivel 3: a, b = 10  $\mu\text{m}$ ; c = 3  $\mu\text{m}$ ; d = 50  $\mu\text{m}$ .

Los recolectores, desmenuzadores y cortadores (nivel 1 en la Figura 5) son los que obtienen algas filamentosas y sus epífitos + algas del plancton y metafiton depositadas o entremezcladas con los filamentos y/o entre el detritus; los

raspadores y recolectores (nivel 2 en la Figura 5) que se alimentan de diatomeas pediceladas y cortos filamentos; y los raspadores (nivel 3 en la Figura 5) que obtienen algas postradas y/o colonias mucilaginosas.

Bajo condiciones de herbivoría intensa y/o elevado disturbio mecánico por los consumidores, el perifiton queda integrado por pocas especies de diatomeas (resistentes al “pastoreo”), como por ejemplo *Cocconeis* Ehr., que se adhiere al sustrato por la superficie valvar de la hipovalva.

En contraste, cuando pastoreo y disturbio son bajos y hay buena disponibilidad de luz y nutrientes, se encuentra una comunidad más compleja, con diatomeas adnatas o provistas de largos tubos mucilaginosos, algas verdes filamentosas y cianobacterias, entre otras (Graham & Wilcox, 2000).

## 7. Alelopatía

Entre las primeras definiciones del término alelopatía (Molisch, 1937) se incluían las interacciones bioquímicas entre plantas vasculares y microorganismos, tanto estimulantes como inhibidoras. Actualmente la mayoría de los estudios se centra en la alelopatía negativa y a los efectos ejercidos por una especie sobre otra o, a la interacción bioquímica entre plantas y animales (Gross, 1999). Durante mucho tiempo se sospechó que la excreción de sustancias producidas por macrófitos acuáticos inhibía el crecimiento del fitoplancton (Hutchinson, 1975). Experiencias con diferentes macrófitos (*Ceratophyllum demersum* L., *Myriophyllum spicatum* L., *Potamogeton lucens* L., *Stratiotes aloides* L., *Chara fragilis* Desv., *Ch. aspera* Deth. ex Willd. entre otros) han demostrado un fuerte potencial alelopático sobre diversas especies del fitoplancton y algas filamentosas del perifiton (Hootsmans & Blindow, 1994; Jasser, 1995; Van Donk & van de Bund, 2002; Mulderij *et al.*, 2006; Lampert & Sommer, 2007).

La producción y excreción de aleloquímicos por macrófitos acuáticos podría ser una estrategia de defensa eficaz en la competencia con otros organismos fotosintéticos (por luz y nutrientes), como es el epifiton y el fitoplancton (Wium-Andersen *et al.*, 1982; Gopal & Goel, 1993; Elakovich & Wooten, 1995).

Dependiendo de la biomasa del perifiton, entre 7 y 70 % de la luz que alcanza la superficie de los macrófitos sumergidos es absorbida por el perifiton (Sand-Jensen, 1983). Se ha especulado sobre una “defensa química” para mantener la epidermis de las plantas sin perifiton (Lampert & Sommer, 2007) pero, lo más probable es que sólo se relacione con el tiempo que demanda la colonización de las partes más jóvenes de los macrófitos.

Numerosos autores señalaron la existencia de interacciones alelopáticas entre macrófitos, cianobacterias y microalgas (resumido por Gross, 2003), pero las pruebas o evidencias de tales interacciones son débiles, y, a veces, se confunde con la conocida competencia por la luz (Wetzel, 1981), sin que ocurra alelopatía.

Un elevado número de compuestos fueron aislados de extractos de hojas de plantas (Godmaire & Planas, 1983; Van Donk & van de Bund, 2002; Lampert & Sommer, 2007) que han demostrado efectos negativos sobre el crecimiento de las algas, por inhibición de la fotosíntesis. Sin embargo no se ha comprobado si estos compuestos son secretados (o exudados) y su efecto sobre las microalgas y cianobacterias del perifiton.

En aguas continentales hay cianobacterias y dinoflagelados que ocasionalmente producen sustancias con efectos tóxicos y/o alelopáticos, inclusive sobre otras comunidades bióticas (Ollrik, 1994). Algunos autores hacen referencia a un efecto alguicida, como, por ejemplo, el producido por *Peridinium bipes* Stein sobre *Microcystis aeruginosa* (Kütz.) Kütz. (Wu *et al.*, 1998). Si bien la mayoría de las cianobacterias señaladas como potencialmente tóxicas (Skulberg *et al.*, 1993) pertenecen al plancton, numerosas especies integran también el epifiton y metafiton. *Fischerella* (Bornet & Flahault) Gomont produce una sustancia nitrogenada que en altas concentraciones puede inhibir el crecimiento de otras cianobacterias del perifiton (Gross, 1999). Ejemplos de cianobacterias y microalgas fotosintéticas con efectos alelopáticos y su modo de acción fueron resumidos por Gross (2003).

La masa de microalgas y/o cianobacterias (floraciones) en ambientes eutróficos disminuye la abundancia de plantas sumergidas y la diversidad de comunidades vegetales (Harper, 1977; Poi de Neiff *et al.*, 1999). El efecto alelopático de extractos de microcistinas, cianotoxina producida también por algunas especies del perifiton (Chorus & Bartram, 1999), produce efectos alelopáticos en algunas plantas acuáticas como *Lemna gibba* L. (Saqrane *et al.*, 2007). Es escasa la información disponible sobre el rol ecológico de las cianotoxinas, particularmente las que intervienen en este tipo de interacciones.

La ecología química está poco desarrollada en aguas continentales. No se conoce bien si los procesos alelopáticos están involucrados en el desarrollo de las comunidades y además, en las variaciones que se producen durante la sucesión estacional (Lampert & Sommer, 2007).

## 8. Fuego

El fuego constituye un factor natural o, con frecuencia inducido, que elimina la cubierta vegetal controlando la estructura y estabilidad de los hume-

dales de clima cálido (Neiff, 2001). En época de sequía el fuego produce una reducción de la cubierta vegetal, pudiendo afectar temporalmente al hábitat, es decir que sólo sería un factor condicionante del perifiton en las áreas palustres o litorales (Figura 7).

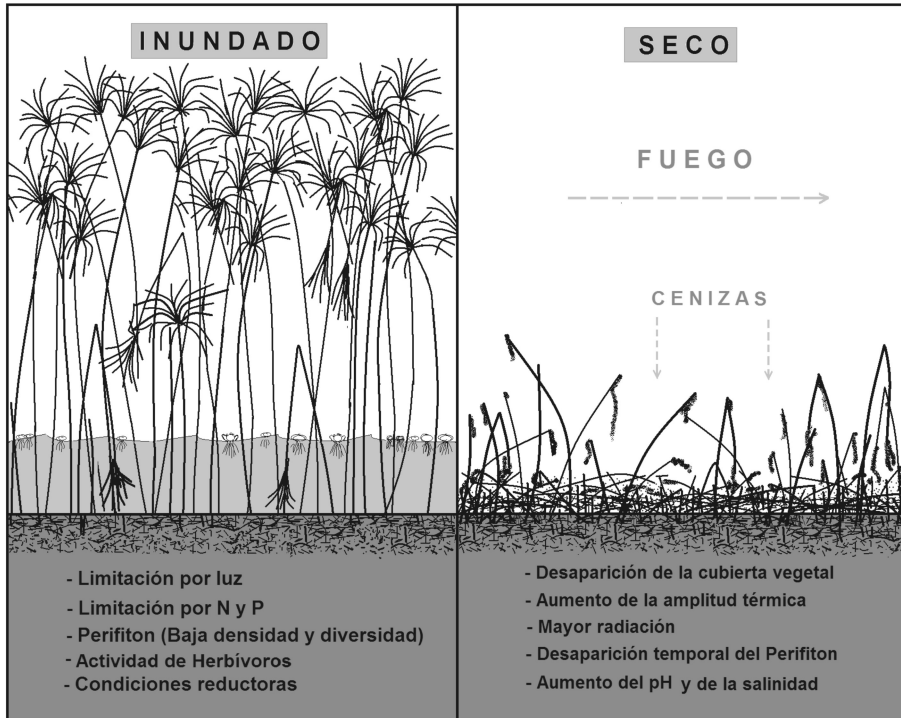
Ocurre en forma natural por acumulación de metano (producto de la descomposición anaeróbica de la materia orgánica) en las áreas palustres, cuando ocurren tormentas eléctricas, luego de varios días calurosos en los que no hubo circulación de viento dentro de la canopia de vegetación (Neiff, 2004).

Cuando el fuego es inducido por el hombre, produce una simplificación temporal de los ecosistemas, caída instantánea de la biodiversidad, la oxidación violenta de la materia orgánica, liberación de sales minerales que se incorporarán luego al agua intersticial del ambiente palustre y, finalmente, a los cuerpos de agua, entre otros cambios drásticos (Neiff, 2004). Otra consecuencia de la eliminación parcial o total de la vegetación es el aumento de la radiación (luz y temperatura), lo que configura un hábitat distinto para los organismos asociados a las plantas.

Si bien hay pocos estudios sobre los impactos del fuego en el perifiton, la mayoría de ellos señalan un aumento considerable de la biomasa de esta comunidad después de un incendio, como resultado de un aumento de la carga de nutrientes y de los niveles de luz (por reducción de la vegetación), comunidad que posteriormente suele retornar a las condiciones de pre-incendio (Minshall *et al.*, 1989). Esto puede llevar semanas o años, dependiendo de la magnitud e intensidad del incendio. El fuego también puede causar reducción del perifiton y/o producir cambios en la abundancia relativa de determinados taxones (Earl & Blinn, 2003).

En un humedal con dominancia de *Typha* spp. (Everglades de Florida, USA), Miao *et al.* (2010) estudiaron la respuesta inmediata a la acción del fuego en los 30 días posteriores. Observaron que el crecimiento del perifiton fue mínimo durante la primer semana después del fuego. Su biomasa se incrementó dos semanas después, probablemente en relación directa con un incremento de la luz en la columna de agua. En el modelo conceptual expuesto por los mencionados autores, el fuego elimina la cubierta de plantas y devuelve los nutrientes al sistema. Las respuestas del ecosistema incluyen: elevación del pH y P (PT y sus formas solubles), incremento de la temperatura y del OD en la superficie del agua, incremento de la concentración del PT del perifiton y alteración en la germinación de semillas. Mientras que la química del agua se recupera rápidamente dentro de los 10 días, en el agua intersticial las concentraciones de P fueron elevadas durante 3 semanas, y otras respuestas observadas en el ecosistema (pH, OD, concentración de P del perifiton y temperatura del agua) permanecieron meses después del fuego. La alta disponibilidad de

luz por remoción de la litera y de la cubierta vegetal, con elevadas temperaturas del suelo y del agua, crearían condiciones favorables para el reestablecimiento de la comunidad perifítica.



**Figura 7** Representación esquemática de una formación de *Cyperus giganteus* Vahl en el área litoral de Humedales del Gran Chaco Argentino, antes y después del fuego.

Cuando los incendios se producen en forma natural, no tienen consecuencias adversas para la estabilidad del sistema, produciéndose un “rejuvenecimiento” y haciendo más lenta la colmatación de los lagos someros. El perifiton afectado por el fuego se deshidrata, mientras una parte muere, otra parte suele recuperarse lentamente, particularmente las que presentan una cubierta de abundante mucílago (ej. cianobacterias), que tienen capacidad para rehidratarse y absorber nutrientes cuando las condiciones ambientales se tornan favorables.

Este tipo de incendios, por afectar alternativamente distintas zonas palustres, por ocurrir al comienzo de las tormentas y por no comprometer integralmente la oferta de hábitat, no tienen efectos negativos sobre la biodiversidad.

La mayor parte de los organismos de las áreas palustres están adaptados a los pulsos de fuego (Neiff, 2004).

La menor frecuencia de fuego puede privar a los lagos del ingreso de nutrientes asimilables desde las áreas palustres perimetrales, afectando a la producción de plantas sumergidas y su perifiton, que son el hábitat basal de complejas mallas tróficas (Poi de Neiff, 2003; Neiff, 2004).

## Conclusiones

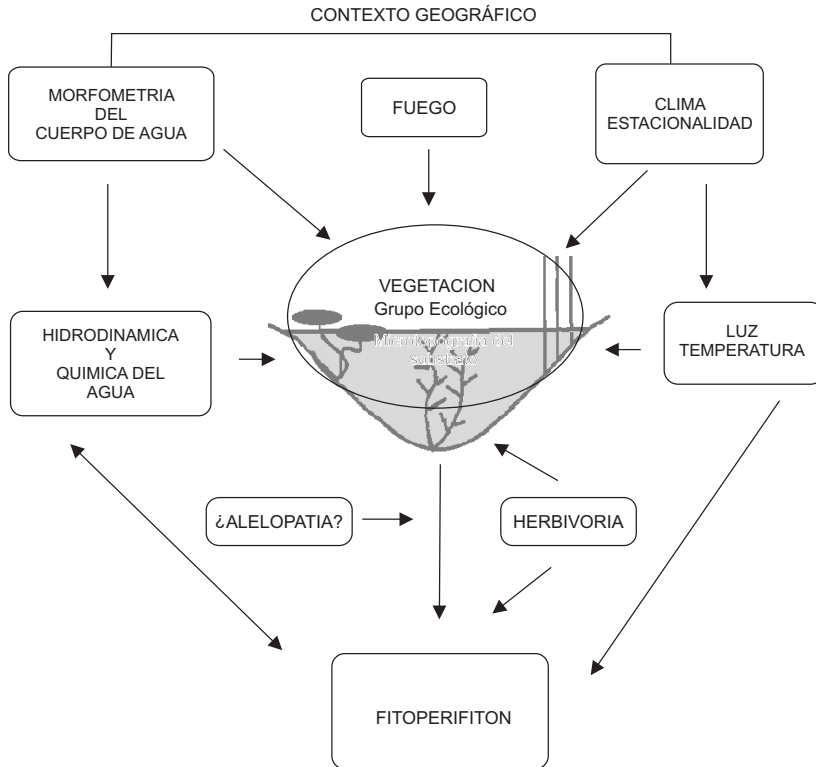
La escasa profundidad de lagos y lagunas y el gran desarrollo de plantas acuáticas sumergidas y emergentes proporcionan abundantes y variados hábitat para el desarrollo de algas epífitas. Su desarrollo depende de la variedad de substratos disponibles para la colonización y de un conjunto de variables físicas, químicas y bióticas que regulan su abundancia, composición y producción.

Los factores que regulan la abundancia temporal y espacial de esta comunidad (Figura 8) aún son poco conocidos y difíciles de generalizar. Las algas pueden ajustar su pigmentación, tamaño celular y capacidad metabólica a un amplio rango de condiciones ambientales. Dado que el ambiente acuático es muy variable en el tiempo y en el espacio, cada sitio de un lago o humedal tiene una configuración propia de organismos cuya plasticidad ecológica (euritipia) les permite permanecer allí. Algunos son “estrategas de fase” (Neiff, 1990) y serán encontrados sólo en el período de suelo inundado, mientras que otros son ubícuos y se los encuentra en un amplio rango de condiciones ambientales por ser anfitolerantes.

Entre los principales factores se mencionan a la luz, disponibilidad de nutrientes, temperatura y herbivoría, cuya importancia varía espacial y temporalmente en cada cuerpo de agua. El efecto del fuego es importante en humedales rasos que se secan periódicamente, aunque es aún inexplorado.

En la naturaleza no es adecuado analizar el peso de cada factor separadamente, debido a la interdependencia factorial. Una población de algas puede vivir en un sitio que por su escaso contenido de nutrientes haría suponer que esté ausente. Sin embargo, las condiciones de circulación del agua en el lago pueden abastecer el suministro continuo y así determinar su permanencia en el sitio. A su vez, la circulación del agua depende de la dinámica térmica del lago, por lo que: temperatura, hidrodinámica y nutrientes varían en forma concomitante. También resulta clara la importancia de definir el tamaño de la unidad de análisis. Numerosos trabajos demuestran la necesidad de colocar nuestra unidad de análisis dentro del contexto geográfico que lo condiciona. Esto es especialmente válido para el análisis de los lagos situados en planicies

inundables, en los que los flujos horizontales (agua, organismos, nutrientes) actúan como poderoso factor de cambio en el perifiton.



**Figura 8** Diagrama de interrelaciones factoriales que regulan la distribución y abundancia del fitoperifiton en ambientes lénticos.

El suministro de nutrientes al perifiton puede también provenir del sustrato (macrófito), de la columna de agua y de la misma matriz del perifiton o *biofilm* que facilita el reciclado de nutrientes, cuyas concentraciones difieren de la zona limnética. El espesor del biofilm y el microambiente generado por éste puede limitar la difusión de los nutrientes.

Los herbívoros pueden reducir la biomasa del perifiton e influir en la composición de la comunidad por eliminación selectiva de ciertas especies y formas de crecimiento, aunque no hay antecedentes respecto a que los herbívoros puedan segregar espacialmente al perifiton. También pueden afectar, indirectamente, el contenido de nutrientes y la diversidad de especies, si bien existe poca información objetiva sobre el tema.

Otro aspecto fundamental a tener presente en el análisis de los factores que condicionan los patrones de organización del perifiton es la unidad de tiempo que es necesario considerar, para tener una real representación de la interacción entre los factores del medio y la presencia y desarrollo de la comunidad. Un muestreo aislado puede dar una idea distorsionada de la cupla perifiton/ambiente, especialmente cuando no se conoce el entorno de variabilidad del substrato ni de la constelación de factores condicionantes (temperatura, flujos, etc.).

El análisis mediante métodos estadísticos multifactoriales para conocer la cupla perifiton/ambiente es una herramienta cuantitativa muy útil, a condición de que el investigador pueda incorporar en el análisis todos los factores que condicionan a la comunidad de algas.