

UCH-FC  
MAG-B  
P695  
C.1

**PRODUCTIVIDAD PRIMARIA Y DEMOGRAFIA DE *Elodea*  
*potamogeton* (BERT.) ESPINOSA EN UN SISTEMA LOTICO DE  
CHILE CENTRAL  
(PEÑAFLOR)**

Tesis  
Entregada a la Universidad de Chile  
en cumplimiento parcial de los requisitos  
para optar al grado de  
Magister en  
Ciencias Biológicas mención en Ecología

Facultad de Ciencias

por

GEMITA MAGALY PIZARRO NOVA

Enero, 1990

Director de Tesis : Vivian Montecino Banderet



FACULTAD DE CIENCIAS  
UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION  
TESIS DE MAGISTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magister presentada por la candidata

Gemita Magaly Pizarro Nova

ha sido aprobada por la Comisión Informante de Tesis como requisito de para el grado de Magister en Ciencias Biológicas con mención en Ecología.

Profesor Patrocinante de Tesis

Vivian Montecino



---

Comisión Informante de Tesis

Italo Serey



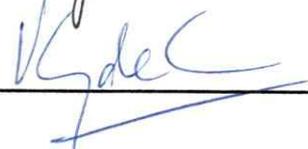
---

Juan Armesto



---

Victor García de Cortázar



---



## INDICE DE MATERIAS

	<b>página.</b>
<b>A. PAGINAS PRELIMINARES</b>	
INDICE DE MATERIAS.....	<b>i</b>
DEDICATORIA.....	<b>v</b>
AGRADECIMIENTOS.....	<b>vi</b>
LISTA DE FIGURAS.....	<b>vii</b>
LISTA DE TABLAS.....	<b>xi</b>
RESUMEN.....	<b>xii</b>
<b>B. PAGINAS DEL TEXTO</b>	
INTRODUCCION.....	<b>1</b>
MATERIAL Y METODOS.....	<b>6</b>
1. Características límnicas y taxocenosis predominante en el lugar de estudio .....	<b>6</b>
2. Biomasa, contenido de clorofila-a (Cl-a) y productividad primaria (P) en <i>E. potamogeton</i> .....	<b>11</b>



2.1.	Definición de las edades-estados de los verticilos	
2.2.	Estimación de biomasa en las diferentes edades -estados de los verticilos.	
2.3.	Determinación de clorofila-a (Cl-a) y productividad primaria (P) en diferentes edades -estados.	
3.	Control demográfico de hojas y ramas .....	14
3.1.	Marcaje de módulos	
3.2.	Tasa de crecimiento instantánea	
3.3.	Tasa de mortalidad instantánea	
4.	Experimentos de luz para evaluar la hipótesis nula referida a condiciones naturales de intensidad lumínica .....	16
4.1	Experimentos para originar gradientes de luz <i>in situ</i>	
4.2.	Registros de radiación solar	
<b>RESULTADOS.....</b>		<b>20</b>
1.	Características físicas, químicas del sistema lótico de Aguas Claras, Peñaflores y del crecimiento estructural de <i>Elodea potamogeton</i> .....	20



2.	Biomasa, concentración de clorofila-a, productividad primaria y productividad específica en ejes de <i>Elodea potamogeton</i> en condiciones naturales de luz .....	20
2.1.	Biomasa de ejes	
2.2	Concentración de Clorofila-a (Cl-a)	
2.3.	Productividad primaria (P)	
2.4.	Productividad específica (PB)	
3.	Clorofila-a, Productividad primaria y Productividad específica obtenida en condiciones experimentales de luz .....	37
4.	Concentración de Clorofila-a, Productividad primaria y Productividad específica <i>versus</i> Intensidad de luz natural .....	39
4.1.	Clorofila-a e intensidad de luz	
4.2.	Productividad primaria e intensidad de luz	
4.3.	Productividad específica e intensidad de luz	
5.	Clorofila-a y Productividad específica <i>versus</i> intensidad de luz experimental .....	46

5.1.	Clorofila-a (Cl-a) e intensidad de luz experimental	
5.2.	Productividad específica (P <sup>B</sup> ) e intensidad de luz experimental	
6.	Tasas de crecimiento y mortalidad, producción y tasas de recambio diaria por cohorte de ejes y biomasa por área (m <sup>2</sup> ) en condiciones de luz natural y experimental .....	50
6.1.	Tasas de crecimiento (G) y mortalidad (Z)	
6.2.	Producción (Pd), tasas de recambio (P/B) y sobrevivencia de la cohorte	
6.3.	Biomasa por área (m <sup>-2</sup> )	
	<b>DISCUSION</b> .....	<b>62</b>
	<b>BIBLIOGRAFIA</b> .....	<b>70</b>
	<b>ANEXO</b>	

## AGRADECIMIENTOS

Mis agradecimientos a todas aquellas personas que prestaron su colaboración durante el desarrollo de este trabajo, en particular: a los Srs. Hernan Thieleman y Juan Herrera por su eficaz ayuda en el trabajo de terreno; al Sr. Cristian García, administrador de la Piscicultura de Aguas Claras, por su disposición y facilidades otorgadas en el lugar de estudio; a la Srta. Vilma Barrera por su ayuda en la determinación de nutrientes totales en las muestras colectadas; a la Sra. Marta Cariceo por la confección de los manuscritos; al Sr. Victor Pizarro por su paciencia en la confección de las figuras; al Sr. Patricio Barria por su valiosa ayuda en el análisis de los resultados; a la Profesora Vivian Montecino, patrocinante de esta tesis, por su apoyo, confianza y discusión; a los integrantes de la comisión informante por sus valiosas sugerencias personales en la discusión del trabajo.

También deseo agradecer los aportes del Dpto. Técnico de Investigación de la Universidad de Chile a través del Proyecto N-2449 y de una Beca durante el año 1986, y a FONDECYT (Proyecto 0854-89) por el aporte de recursos en la etapa final de este trabajo.

*A mis Padres*

## LISTA DE FIGURAS

- Fig. 1** Patrón de crecimiento de un eje principal de *E. potamogeton*. Se indica la posición de los verticilos utilizados en la medición de fotosíntesis y concentración de clorofila así como el modo de marcaje destinado al control demográfico.
- Fig. 2** Hábito y flor de *Elodea potamogeton* (Bert.) Espinosa.
- Fig. 3** Esquema del sistema de canales del estero Aguas Claras indicando los lugares de colecta y experimentación de *E. potamogeton*.
- Fig. 4** Radiación fotosintéticamente activa (RFA) recibida en un día despejado. Se indica el área integrada de radiación recibida durante la incubación ( $\boxtimes$ ).
- Fig. 5** Radiación total diaria recibida ( $\text{cal cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) durante 1986 y registrada en la Estación Meteorológica más cercana (Melipilla, Dirección Meteorológica de Chile) al lugar de experimentación.
- Fig. 6** Promedios anuales de a) fotosíntesis; b) concentración de clorofila-a y c) productividad específica en verticilos de edades-estados 1 a 6. En a) y b) se indica el error estandar (T).
- Fig. 7** Concentración de clorofila a medida en verticilos de edades-estados 1 a 6 durante 1986: a) extremo; b) edad 2; c) edad 3; d) edad 4; e) edad 5 y f) edad 6.

- Fig. 8** a) fotosíntesis (-) y respiración (--); b) concentración de clorofila-a y c) productividad específica, integrada para el eje principal a partir de las mediciones realizadas en los verticilos de las 6 edades-estados.
- Fig. 9** Concentración de clorofila-a presente en la edad-estado 2 durante el año 1986 *versus* la radiación total diaria disponible durante el mismo año.
- Fig. 10** Fotosíntesis (-) y respiración (--) en  $\text{mg O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$  en verticilos de edad-estado 1 a 6 durante 1986: a) extremos; b) edad 2; c) edad 3; d) edad 4; e) edad 5 y f) edad 6.
- Fig. 11** Productividad específica ( $P^B$ ) medida en las 6 edades-estados de los verticilos seleccionadas en el eje principal, durante 1986: a) extremo; b) edad 2; c) edad 3; d) edad 4; e) edad 5 y f) edad 6.
- Fig. 12** a) fotosíntesis; b) concentración de clorofila-a y c) productividad específica medida bajo condiciones de radiación natural (○), lámpara (○), 40% de  $I_0$  (■) y 12% de  $I_0$  (⊞). En a) y b) se indica el error estandar (T).
- Fig. 13** Relación lineal de la concentración de clorofila-a con la radiación total diaria acumulada un día antes de la colecta. a) Ajuste de la concentración de Cl-a obtenida durante el año (curva X). Se indica además el intervalo de cofianza al 95%. b) Valores de concentración de Cl-a obtenido en condiciones de lámpara (○) y mallas a un 40% de  $I_0$  (■) y a un 12% de  $I_0$  (⊞).
- Fig. 14**  $P$  *versus*  $I$  en verticilos de edad 2 de *E. potamogeton* cultivada e incubada bajo condiciones de luz natural. Se grafica el error estandar (T).

**Fig. 15**  $P^B$  versus I para los verticilos de edad-estado siguientes: a) edad 1; b) edad 2; c) edad 6 y d)  $P^B$  integrado para el eje principal. En b) las líneas discontinuas encierran valores de  $P^B$  bajos dada la baja eficiencia fotosintética de su concentración de Cl-a presente durante la incubación. Los valores de  $P^B$  encerrados por el círculo no fueron considerados al establecer la relación de  $P^B$  vs I y representan mediciones fuera del intervalo de confianza mínimo de la media de los valores de  $P^B$  situados entre los 2 y 6 moles de fotones  $m^{-2}h^{-1}$ . En c) se indica la curva de ajuste y el intervalo de confianza de un 95%.

**Fig. 16**  $P^B$  versus I de edad-estado 2 de *E. potamogeton* incubada en condiciones de luz igual o diferente a las de cultivo. Las concentraciones de Cl-a se indican en círculos. A continuación se señala la fecha y condiciones lumínicas de cultivo e incubación de los experimentos.

a) 31/7/86; b) 7/8/86; c) 19/8/86; d) 29/9/86; e) 9/10/86; f) 5/12/86; g) 17/12/86; h) 30/12/86.

<b>N-N</b>	natural en natural	<b>N-L</b>	natural en lámpara
<b>N-2</b>	natural en 40% de $I_0$	<b>N-3</b>	natural en 12% de $I_0$
<b>L-L</b>	lámpara en lámpara	<b>L-N</b>	lámpara en natural
<b>2-2</b>	40% de $I_0$ en 40% de $I_0$	<b>2-N</b>	40% de $I_0$ en natural
<b>3-3</b>	12% de $I_0$ en 12% de $I_0$	<b>3-N</b>	12% de $I_0$ en natural

**Fig. 17** Tasa de crecimiento (G/día) (—) y de mortalidad (Z/día) (--), de verticilos en los 8 cohortes de ejes principales controlados durante 1986.

- Fig. 18** Tasa de crecimiento, G/día (—) y de mortalidad (Z/día) (--), de verticilos, obtenida en a) y d) condiciones naturales; b) y c) bajo lámpara; e) y f) bajo mallas: 40% de  $I_0$  y 12% de  $I_0$ .
- Fig. 19** Probabilidad de sobrevivencia porcentual de ejes principales de *E. potamogeton* cultivados en condiciones naturales de radiación.
- Fig. 20** Probabilidad de sobrevivencia porcentual de ejes principales de *E. potamogeton* cultivados en condiciones naturales: control (cohorte número 5 y 8), lámpara y mallas (40% y 12% de  $I_0$ ).

## LISTA DE TABLAS

- I** Factores físicos y químicos del agua medidos entre enero y diciembre de 1986.
- II** Contenido de nitrógeno total (N) y fósforo total (P) en porcentaje del peso seco de hojas de edad-estado 2 en *E. potamogeton*, medido entre enero y diciembre de 1986.
- III** Rangos porcentuales anuales del contenido de agua en verticilos de *E. potamogeton* en cada edad-estado.
- IV** Producción de biomasa en peso seco y razón P/B diaria de un eje de *E. potamogeton* en peso seco en un día en las cohortes mantenidas en condiciones de luz natural.
- V** Producción de biomasa en peso seco de eje y razón de P/B diario en *E. potamogeton* en un día, en cohortes mantenidas en condiciones de luz aumentada con lámpara y disminuída con mallas a un 40% y 12% de lo .
- VI** Biomasa de *E. potamogeton* (g peso seco m<sup>-2</sup>) en el lugar de colecta (canal eferente) y en las canastas de cultivo instaladas en el canal aductor.
- ANEXO 1** Factores físicos y químicos del agua medidos en el canal aductor en el recinto de la piscicultura de "Aguas Claras" entre los años 1984 y 1985

## RESUMEN

La productividad primaria en los sistemas acuáticos está dada principalmente por las comunidades fotosintetizadoras más conspicuas: el fitoplancton y las macrófitas, y es dependiente de la composición específica y de la tasa fotosintética de estos organismos. Sin embargo, la mayoría de los mecanismos desarrollados por estas comunidades para persistir en determinados ambientes, se relacionan con su actividad fotosintética. En las macrófitas, los mecanismos fisiológicos han sido poco estudiados *in situ* a escalas de tiempo anual. Entre estos mecanismos, la variación de la Cl-a en función de la disponibilidad de luz ha sido una de las más complejas de establecer debido al escaso conocimiento que se tiene acerca de los procesos involucrados en estos cambios.

Dado que muchos autores han señalado la existencia de una relación inversa entre la concentración de Cl-a y la intensidad luminosa, se propone como hipótesis para la macrófita sumergida, *Elodea potamogeton*, una relación inversa entre Cl-a y la luz durante el año, similar a la descrita en un gradiente de luz experimental encontrado para fitoplancton, algas marinas y plantas superiores en general, aun cuando también se ha indicado la existencia de especies fitoplanctónicas y de macrófitas que no han experimentado cambios en el contenido celular de la Cl-a al ser cultivadas en un gradiente de luz, o incluso disminuir el contenido total de pigmentos en las macrófitas cuando la intensidad de luz disminuye.

El objetivo de este estudio fue establecer, en relación con la disponibilidad anual de luz, el efecto de las variaciones de la Cl-a en la actividad fotosintética de *E. potamogeton*.

Para probar la hipótesis nula, se realizaron manipulaciones experimentales de luz, aumentando la radiación (I) mediante una lámpara en un 30% durante los meses de invierno y disminuyéndola a un 40% y a un 12% durante los meses de noviembre y diciembre utilizando mallas neutras.

Como cada mecanismo fisiológico tiene asociado costos energéticos que afectan el crecimiento de las plantas, se determinó también la tasa de crecimiento de esta macrófita mediante el seguimiento demográfico de cohortes de módulos (ejes principales de la planta).

Los resultados obtenidos mostraron que *E. potamogeton* sigue un patrón inverso entre la concentración de Cl-a y la luz disponible durante un año al igual que en las manipulaciones experimentales de luz, aceptando la hipótesis nula.

Las variaciones en la concentración de Cl-a durante el año, mantienen la productividad primaria de la planta, sin embargo pueden afectar su productividad específica ( $P^B$ ). Concentraciones de Cl-a mayores de  $8 \text{ mg g}^{-1}$  peso seco a intensidades de luz saturante ( $2 \text{ moles de fotones m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ), origina bajos valores de  $P^B$  al igual que a intensidades de luz alta, mayores a  $4 \text{ moles de fotones m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ . La aparente fotohinbición de la productividad específica, se explica, en la mayoría de los casos, por la baja eficiencia de la Cl-a a altas concentraciones. El aumento de Cl-a durante el año, se produjo durante los meses de baja radiación solar en invierno y por efecto de autosombreamiento entre los ejes durante noviembre y diciembre.

La plasticidad que presenta *E. potamogeton* para variar ampliamente la concentración de Cl-a, según la disponibilidad de luz, es el mecanismo que le permite obtener la energía solar necesaria para mantener sus tasas

fotosintéticas (P), sus tasas instantáneas de crecimiento (G) y de mortalidad (Z), así como de productividad en biomasa de las cohortes de ejes (P/B) durante el año.

En el sistema de "Aguas Claras" cuyas condiciones físicas y químicas óptimas, principalmente nutrientes no limitantes para el crecimiento y temperatura constante en 16°C, *E. potamogeton* persiste durante el año sin presentar períodos de invernación durante la estación fría de mínima radiación solar como sucede en su congénere *E. canadensis* y posiblemente también en *E. potamogeton* en otros ambientes de Chile.

## INTRODUCCION

En la mayoría de los habitats acuáticos, la productividad primaria es dependiente tanto de la composición específica como de las tasas fotosintéticas de los organismos autótrofos ( Boston *et al* 1989). En estos sistemas acuáticos, las comunidades fotosintetizadoras más conspicuas son el fitoplancton y las macrófitas. Estas últimas harán un aporte significativo dependiendo de si la luz alcanza en un porcentaje importante el fondo del sistema.

Las macrófitas cumplen una función importante en la regulación del metabolismo de sistemas de aguas someras límnicas y marinas (Mann, 1969; Wetzel, 1975). Como autótrofos, influyen en la composición química del agua mediante la fotosíntesis y excreción celular; contribuyen a la formación de detritus; intervienen en el ciclo de los nutrientes y sirven de sustrato a algas, herbívoros y descomponedores (Best, 1982 a,b).

La tasa de fotosíntesis en plantas acuáticas, en condiciones naturales, está limitada básicamente por luz, temperatura y carbono inorgánico disuelto (Bowes, 1989). El efecto de estas variables en la actividad fotosintética de las macrófitas así como también del fitoplancton determinan la productividad primaria de los sistemas acuáticos, entendiéndose por productividad primaria, desde el punto de vista energético (Ricklefs, 1980) a la formación de material orgánico mediante la fotosíntesis o fijación de carbono inorgánico. Stevenson (1988), indica que de estos tres factores, es la radiación solar el factor limitante más importante de la productividad primaria de los lagos. Sin embargo, aún hoy en día, se sabe poco de los mecanismos involucrados del fitoplancton y de las macrófitas sumergidas en sus respuestas frente a la luz. La mayor parte del conocimiento proviene de estudios realizados en plantas terrestres

(Richardson, 1984). Sin embargo, existen problemas al tratar de aplicar el conocimiento que se tiene de los mecanismos desarrollados por los organismos fotosintetizadores terrestres, a los organismos autótrofos acuáticos respecto a las variaciones de luz, temperatura y carbono inorgánico disuelto. Aún cuando existan similitudes en las estrategias seguida por las plantas respecto a la densidad de flujo fotónico requerida para vivir (sol y sombra) o en las vías metabólicas C3, C4 y CAM para la utilización eficiente del carbono inorgánico disuelto, persisten las diferencias en la dinámica del medio (aire y agua) y en la disponibilidad de la cantidad y calidad de los tres factores limitantes mencionados. Los rangos de radiación así como el espectro solar visible, es diferente entre los ambientes sombríos terrestres (rangos altos y longitudes de onda roja) y acuáticos (rangos bajos y longitudes de onda verde); la mayor parte del carbono inorgánico en los sistemas acuáticos está a la forma de  $\text{HCO}_3^-$  y las adaptaciones de plantas terrestres a radiaciones altas para mantener la productividad primaria, se confunde con las regulaciones que se producen para prevenir la pérdida de agua por efecto de la temperatura (Bowes, 1989). Por lo tanto, aunque la fotosíntesis, proceso que ocurre en ambos tipos de sistemas, esté regulada básicamente por luz, los mecanismos fisiológicos que desarrollan las plantas terrestres y macrófitas acuáticas para enfrentar las variaciones de la luz, no necesariamente operan en la misma dirección. Los mecanismos fisiológicos, morfológicos y de la forma de crecimiento de la planta, aunque similares, no tienen la misma función ecológica para el organismo.

La mayoría de las estrategias en el sentido de Grime (1976) desarrolladas por las macrófitas para vivir en determinados habitats acuáticos, están relacionados con su actividad fotosintética (Boston *et al.*, 1989). En ambientes donde existe competencia por luz se producen cambios morfológicos de la planta, como por ejemplo: adelgazamiento o división de las hojas (Kirk, 1983; Boston *et al.*, 1989); aumento del área específica de la hoja, crecimiento en forma de dosel y elongación de los tallos (Kirk, 1983; Goldsborough y Kemp, 1988; Sondergaard, 1988) y

disminución de la reserva de carbohidratos (Boston *op. cit.*). Mecanismos fisiológicos que permiten por ejemplo aumentar la fijación de carbono, comprenden la utilización de vías metabólicas C4 o CAM, y el uso del  $\text{HCO}_3^-$  disuelto en el agua (Hough y Wetzel, 1977; Allen y Spence, 1981; Sand-Jensen y Gordon, 1984; Bowes y Salvucci, 1989; Prins y Elzenga, 1989; Tsuzuki y Miyachi, 1989); uso del  $\text{CO}_2$  presente en el sedimento (Gabrielson *et al* 1984; Bowes y Salvucci, 1989); disminución de la respiración oscura, cambios en la fotosíntesis neta y aumento de la clorofila-a a bajas intensidades de luz (e.g. Sondergaard, 1988).

Todos estos mecanismos, determinan las características del crecimiento de las plantas en diferentes sistemas cuyas condiciones morfométricas y físico-químicas, favorecen el desarrollo de las macrófitas, permitiéndolo explicar los diferentes valores de producción de biomasa.

Entre los mecanismos fisiológicos, la variación de la Cl-a en función de la disponibilidad de luz espacial y temporal, es una de las relaciones más complejas de establecer, dado que el conocimiento de los procesos involucrados en los cambios en concentración de Cl-a es hoy día aún insuficiente.

El aumento de la clorofila-a (Cl-a) a bajas intensidades de luz, ha sido ampliamente descrito para fitoplancton (e.g. Tilzer y Schwarz, 1976; Harris, 1978; Richardson *et al* 1983; Kirk, 1983) y macroalgas marinas (e.g. Wassman y Ramus, 1973; Ramus *et al* 1976a, 1976b, 1977; Ramus 1981; Ramus y van der Meer, 1983; Saffo, 1987), tanto en condiciones experimentales y en gradientes naturales de la intensidad luminosa como los que se producen a medida que aumenta la profundidad de un cuerpo de agua y durante los mínimos de irradiancia anuales. Vale decir, existe una relación inversa entre el contenido de Clorofila-a por unidad de biomasa y la intensidad de la luz (total y fotosintéticamente activa). En macrófitas en condiciones experimentales (de corto período) se ha encontrado también esta relación inversa señalada para fitoplancton (e.g. Kirk, 1983;

Goldsborough, 1988; Sondergaard, 1988).

Sin embargo, la existencia de especies fitoplanctónicas cuyo contenido de Cl-a no varía con la intensidad luminosa, ha sido señalada por Kirk (1983). Bowes y Salvucci (1989), también han indicado para las macrófitas, la no variación del contenido de clorofila total e incluso, su disminución a medida que la profundidad aumenta (disminuye la luz). Las especies de microalgas (diatomeas y algas verdes) se adaptan a las nuevas condiciones de luz, cambiando la concentración de otros pigmentos como Cl-c o fucoxantina, o bien, cambiando las proporciones del contenido celular de Cl-a y Cl-b, mecanismo este último, también utilizado por las macrófitas (Sondergaard, 1988). Kirk (*op cit*) indica que las microalgas, si no alteran su contenido de pigmentos, pueden adaptarse a las nuevas condiciones de luz, disminuyendo la tasa fotosintética máxima cuando la intensidad de luz baja, o aumentándola cuando la intensidad luminosa es alta.

La importancia de conocer las escalas temporales en que ocurren los cambios fisiológicos (como variaciones de Cl-a) y/o morfológicos en las macrófitas es establecer en qué magnitud estos cambios afectan la productividad primaria a escalas de tiempo de horas, días o mayores. Como la mayoría de las mediciones de la actividad fotosintética en plantas acuáticas se han realizado en períodos de tiempo cortos (1-2 horas) en gradientes de luz instantáneo, durante los cuales estos mecanismos permanecen constantes, se desconoce si la productividad primaria está determinada por escalas de tiempo mayores como ocurre en plantas superiores (Boardman, 1977; Richardson *et al*, 1983).

Basados en estos antecedentes, se propone como hipótesis, probar que la concentración de clorofila-a en una macrófita sumergida (*Elodea potamogeton*) aumenta en los meses de menor irradiación solar y disminuye en aquellos con mayor radiación, describiendo un patrón proporcionalmente inverso a la luz disponible durante un año, similar al descrito en un gradiente de luz instantáneo encontrado para otros

autótrofos (fitoplancton, algas marinas y plantas superiores).

Como interesa conocer los mecanismos desarrollados por las macrófitas ante las variaciones de luz en los sistemas acuáticos, y dado lo complejo que resulta realizar el estudio en condiciones naturales, donde las plantas están sometidas a otras variables ambientales principalmente temperatura y nutrientes, se seleccionó un sistema cuyas aguas de origen freático se mantienen sin variaciones significativas durante el año, tanto en sus propiedades abióticas (temperatura, nutrientes) como en su caudal (Pizarro *et al.*, 1985). Este sistema corresponde a los canales del estero Aguas Claras en Peñaflor, (33° 37' S; 70° 51' O), aferentes a la Piscicultura del mismo nombre.

El objetivo fue establecer, en relación con la variación temporal de luz, el efecto de las variaciones de la Cl-a en la actividad fotosintética que determina la productividad anual de una macrófita sumergida con crecimiento vegetativo, *Elodea potamogeton*. Como cada mecanismo fisiológico tiene asociado costos energéticos que afectan el crecimiento de las plantas (Harris, 1978; Richardson *et al.* 1983; Boston, 1989), se determinó también la tasa de crecimiento de esta macrófita, mediante el seguimiento demográfico de cohortes de módulos (ejes principales de la planta) en el sentido de Harper y Bell (1979) y Harper (1980).

En Chile, los estudios realizados en macrófitas se refieren a cinética de nutrientes (e.g. Dellarossa y Moller, 1985), descripción de la estructura de las comunidades en diferentes ecosistemas lénticos y lóticos en relación con algunos factores ambientales (Ramirez *et al.*, 1985) y a la diversidad en condiciones de contaminación de las aguas (Saiz *et al.*, 1980). También se han realizado estudios de producción en helófitas utilizando la técnica de la cosecha (Ramírez y Añazco, 1982), pero no existe información acerca de los mecanismos que determinan la producción primaria de macrófitas sumergidas en los diferentes sistemas lóticos y lénticos existentes en el país.

## MATERIAL Y METODOS

### 1. Características limnicas y taxocenosis predominante en el lugar de estudio.

El sistema lótico de "Aguas Claras" (Peñaflor, a 22 km de Stgo.) en el que se realizó este estudio, está alimentado por aguas de origen freático, las que mantienen propiedades abióticas sin grandes oscilaciones durante el año. Los rangos de las características físico-químicas del estero "Aguas Claras", reportadas por Pizarro *et al.*, 1985 oscila de la siguiente manera: temperatura entre 14° y 16°C, conductividad específica entre 1500 y 1800  $\mu\text{S cm}^{-2}$ , pH sobre 7.1, alcalinidad entre 2.48 y 4.60  $\text{mEq l}^{-1}$  y oxígeno disuelto entre 6.5 y 7.5  $\text{mg l}^{-1}$  (ver Anexo 1).

Durante 1986 se realizó un control periódico de estos factores físicos y químicos así como del contenido de N y P total en el agua y plantas de *Elodea potamogeton*, usando los métodos de Golterman *et al.*, 1978 y Kjeldahl (Zahradnik, 1981).

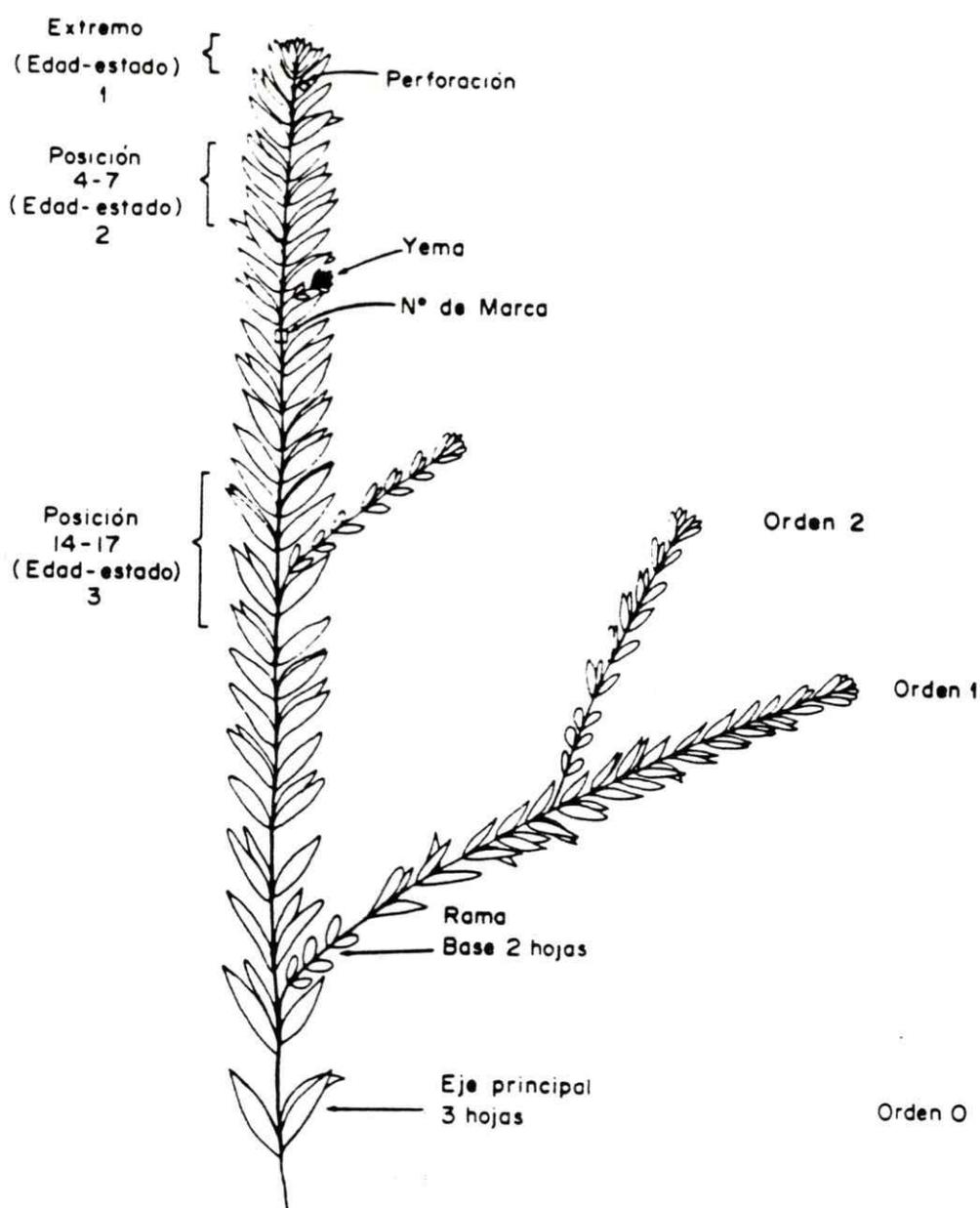
Las macrófitas predominantes en el estero Aguas Claras, de acuerdo a su porcentaje de cobertura durante el verano son: una emergente *Apium nodiflorum* (L.) Lag. y una sumergida apegada al fondo, *Elodea potamogeton* (Bert.) Espinosa.

*Apium nodiflorum* es una hierba helófito con inflorescencias de flores blancas, originaria de Europa. En Chile sólo había sido citada para Ovalle y Limache (Pizarro y Mahu, 1986).

*Elodea potamogeton* es una planta acuática enraizada al sustrato mediante raíces adventicias. Posee flores unisexuales cuyos frutos no han sido observados y es nativa de Chile, Perú y Bolivia (Espinosa, 1927). En Chile se encuentra en forma continua en el valle central, entre Valparaíso y Temuco. También ha sido encontrada en lagunas altiplánicas del extremo norte (Ramírez *et al.*, 1981). Se ha elegido *E. potamogeton* para realizar este estudio porque además de su abundancia, sus características de crecimiento clonal permiten fácilmente la cuantificación de sus módulos (hojas y ramas). Las ramificaciones aparecen cada cierto número de verticilos en cada eje principal, generalmente cada 8 a 10. Cada verticilo tiene 3 hojas y sólo en la base de las ramificaciones existen dos (Fig. 1).

La identificación de *Elodea potamogeton* se basó en las características de la flor (Fig. 2) y dimensiones de las hojas (Espinosa, 1927; ST. John, 1963 y Ramírez *et al.*, 1981). Aunque en el sistema lótico de "Aguas Claras" no se encontró plantas con flores, estas fueron abundantes durante primavera-verano en plantas procedentes del estero Aguas Claras, pero cultivadas en un estanque artificial en Santiago.

*Elodea potamogeton* se desarrolla abundantemente en forma natural en el sector de la compuerta y canal eferente (Fig. 3). Sin embargo, para evitar las variaciones del nivel de agua provocadas por regulaciones que se realizan en la piscicultura, detectadas al iniciar el experimento en el canal eferente, se transplantaron plantas de este lugar en densidad y biomasa similar a las allí encontradas, a contenedores plásticos con sustrato proveniente del mismo lugar. Los contenedores se sumergieron en el canal aductor, aclimatándolas entre 3-4 semanas antes de proceder a cualquier medición. Este canal aductor de concreto tiene 1.93 m de ancho y 0.92 m de profundidad (Fig. 3) y encauza artificialmente al estero Aguas Claras en su paso por el sector de la piscicultura, alcanzando un caudal de  $0.647 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  y una velocidad media de  $1.769 \text{ m s}^{-1}$ . Tanto el nivel del agua en el canal como su velocidad se mantienen constante durante el año.



**Fig. 1** Patrón de crecimiento de un eje principal de *E. potamogeton*. Se indica la posición de los verticilos utilizados en la medición de fotosíntesis y concentración de clorofila así como el modo de marcaje destinado al control demográfico.

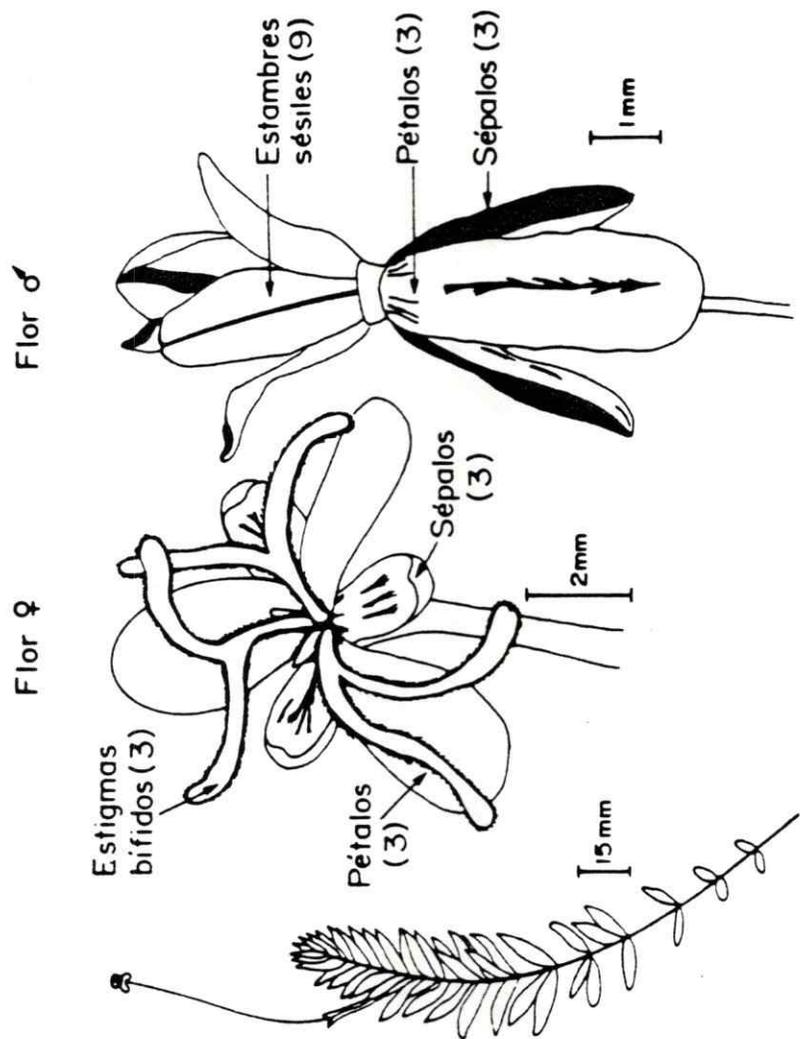
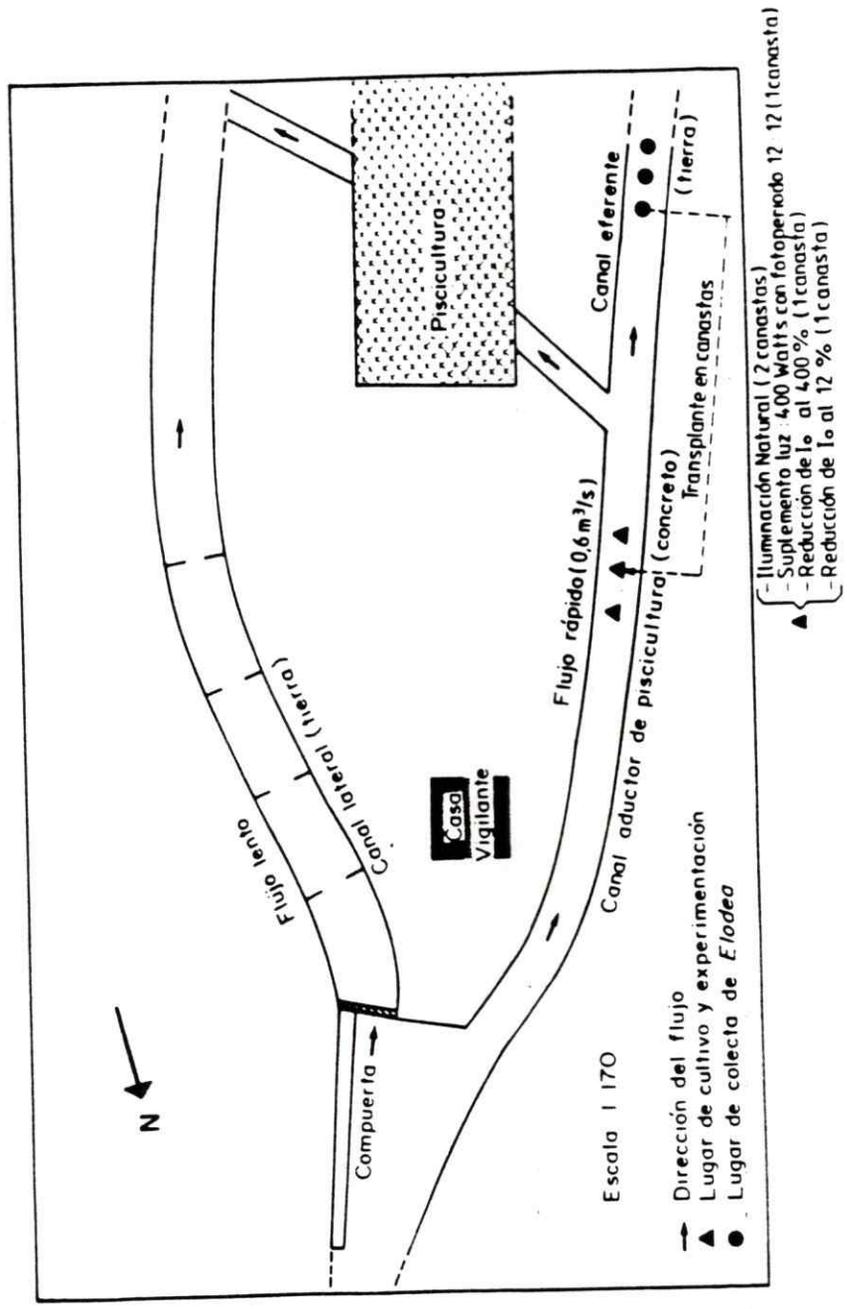


Fig. 2 Habito y flor de *Elodea potamogeton* (Bert.) Espinosa.



**Fig. 3** Esquema del sistema de canales del estero Aguas Claras indicando los lugares de colecta y experimentación de *E. potamogeton*.

## 2. Biomasa, contenido de clorofila-a (Cl-a) y productividad primaria (P) en *E. potamogeton*

### 2.1. Definición de las edades-estados de los verticilos

Como ha sido señalado por varios autores que las zonas de crecimientos en la planta así como el envejecimiento de hojas y tallos en macrófitas límnicas y de talos en macroalgas marinas, afectan la actividad fotosintética y contenido de Cl-a (Prézelin, 1981; Ramus, 1981; Niell, 1984), las mediciones de fotosíntesis y concentración de Cl-a se realizaron según la edad estado de las hojas.

Para conocer la biomasa, contenido de clorofila-a (Cl-a), productividad primaria y la variación de estos procesos según la edad-estado de las hojas, se tomó los extremos y cuatro verticilos unidos a su tallo hasta alcanzar 9 estados. La posición de los verticilos en el eje principal fue: apical (extremo), 4-7, 14-17, 24-27, 34-37, 44-47, 54-57, 64-67, 74-77, dependiendo de la longitud del eje principal o rama de orden 0 (Fig. 1). Cada posición representa la edad-estado 1, 2, 3, etc. Los cuatro verticilos de las diferentes edades-estados, corresponden a la posición central del segmento en que previamente se dividió el eje principal el cual constó de 10 verticilos comenzando por el primer verticilo de hojas desarrolladas después del extremo. Los criterios de elección de la porción central de este segmento fueron pesquisar diferencias en fotosíntesis y concentración de clorofila-a según el estado fisiológico de las hojas y la imposibilidad de poder analizar en forma continua el total de verticilos presentes en un eje principal que en ocasiones llegaron a más de 80.

## 2.2. Estimación de biomasa en las diferentes edades-estados de los verticilos.

Tres réplicas de cada edad-estado, separando hojas y tallos, se destinaron para medir biomasa (peso fresco, peso seco) y contenido de agua expresado como % promedio de las réplicas. Las muestras se trasladaron al laboratorio en contenedores refrigerados. Allí se procedió a lavar y limpiar el material cuidadosamente. Previa eliminación del exceso de agua mediante papel secante, se pesó y dejó secar a peso constante a 60°C. También se midió la longitud del tallo para conocer la relación longitud-peso fresco. A partir de esta ecuación y el contenido porcentual del agua es posible estimar el peso seco del tallo en cada edad-estado y descontarlo en aquellas réplicas destinadas a determinar productividad primaria en material fresco, donde se consideró los verticilos más el tallo en la incubación para no facilitar el intercambio de gases ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{O}_2$ ) o iones ( $\text{HCO}_3^-$ ) entre la hoja y el agua.

## 2.3. Determinación de clorofila-a (Cl-a) y productividad primaria (P) en diferentes edades-estados.

En otras tres réplicas por cada edad, separando hojas y tallos, se determinó la concentración de clorofila-a y clorofila-b. Para ello se maceró la muestra de peso fresco conocido, en un homogenizador de vidrio (Potter). La extracción se realizó con 10 ml de acetona al 90% y se dejó entre 24 a 48 horas a 4°C (Vollenweider, 1969, modificado). Luego se centrifugaron los extractos durante 20 minutos a 3500 g y a 4°C. Se leyó la absorbancia de los extractos actónicos en un espectrofotómetro Shimadzu UV-150-02, las diferentes longitudes de onda indicadas por Jeffrey y Humphrey (1975). Los resultados se expresan en mg Cl-a (g peso seco de hoja)<sup>-1</sup>. El peso seco de las hojas se estimó por el contenido de agua en los verticilos y la relación longitud-peso del tallo en las muestras destinadas a medir biomasa. La clorofila-a presente en los tallos no alcanza a ser el 10%

de la concentración de clorofila-a en las hojas, por esta razón, la actividad fotosintética y la Cl-a se expresaron sólo basándose en la biomasa de las hojas.

La productividad primaria se estimó cuantificando el oxígeno disuelto en el agua mediante el método Winkler modificado (Talling, 1973). Para tal efecto, se introdujeron los verticilos con su tallo en botellas de vidrio (Pyrex) de 135 ml. El agua se agregó a través de una manguera conectada a un recipiente de 10 litros dejando escurrir dos a tres veces el volumen de la botella. Luego se incubaron durante 1-2 horas. La precisión del método utilizado en la cuantificación del oxígeno disuelto en el agua es de  $0.01 \text{ mg O}_2 \text{ l}^{-1}$ .

Al finalizar la incubación, el conjunto de botellas por cada segmento de plantas (tres botellas claras y dos oscuras), más las dos botellas que se fijaron con reactivos Winkler (Sulfato de Manganeso más Yoduro alcalino) al inicio de la incubación, se trasladaron sumergidas en agua y en oscuridad hasta el laboratorio. Previa acidificación con  $\text{H}_2\text{SO}_4$  concentrado, la titulación se realiza dentro de las 48 horas después de finalizado el experimento, determinando el punto final de titulación potenciométricamente (Talling *op cit*). La productividad primaria se expresa en  $\text{mg O}_2$  (peso seco de hojas) $^{-1} \text{ h}^{-1}$ , en un volumen de 135 ml (volumen de la botella de oxígeno).

La productividad específica ( $\text{P}^{\text{B}}$ ), la productividad primaria (P) y clorofila-a (Cl-a) medidas en las edades 1 a la 6, se integró para un eje de 47 verticilos.

El peso seco de hojas y tallos en los que se midió concentración de Cl-a en cada edad-estado (en peso fresco), se calculó a partir de su contenido porcentual promedio de agua.

### 3. Control demográfico de hojas y ramas.

#### 3.1. Marcaje de módulos

Para llevar el registro de las hojas que nacen y su estructura de edad-estado ya definida, en el tiempo, se marcó in situ con una etiqueta numerada, hasta 25 ejes principales o ramas de orden 0, en diferentes momentos del año. A estos ejes, de no más de 20 verticilos de longitud y con yemas, se les perforó el último verticilo de hojas bien desarrollado después del extremo (Fig. 1). Cada cohorte de ejes principales se controló semanal o quincenalmente en términos de generación de verticilos en el eje y en sus ramas laterales. A este conjunto de ejes de igual número de verticilos se le denominó cohorte.

#### 3.2. Tasa de crecimiento instantánea

La tasa de crecimiento instantáneo ( $G/\text{día}$ ), que expresa la generación promedio de verticilos por día en un eje en términos de biomasa, y la mortalidad instantánea ( $Z/\text{día}$ ) de verticilos en la población (cohorte) que expresa el número de verticilos muertos por día por cada verticilo presente en la cohorte, fueron obtenidos mediante un método comunmente usado en aguas límnicas, para estimar producción en poblaciones animales y de plantas (Mathews y Westlake, 1969; Mathews, 1970). Este método, variante del análisis demográfico, fue fundamentado matemáticamente por Ricker (1946) y Allen (1951) (Waters, 1976). Su forma más simple está dada por

$$P_d = B G \quad \text{en que}$$

$P_d$  : es la producción de biomasa por cohorte por día (en el caso de este estudio)

- B** : es la biomasa media de verticilos de ejes y ramas de la cohorte controlada en el periodo de tiempo  $t_0$  y  $t_1$ . Se expresa como [g cohorte<sup>-1</sup>]
- G** : es la tasa de crecimiento instantáneo, expresado como gramos de peso fresco por eje por día. Se obtiene de la expresión

$$W_t - W_0 = e^{Gt} \quad \text{donde}$$

**$W_t$**  : es el peso medio de un eje o rama presente en la cohorte al final del período  $t$  ( $= t_1$ ) y se expresa como [g eje<sup>-1</sup>]

**$W_0$**  : es el peso medio de un eje o rama presente en la cohorte al inicio del período  $t$  ( $= t_0$ )

(El peso medio de un eje o rama [ **$W$** ] se obtuvo a partir de la relación número de verticilos vs peso seco del eje considerando 29 ejes entre 11 y 69 verticilos de longitud).

A partir de  $P_d$  y  $B$  obtenido es posible calcular la razón  $P/B$ , donde  $P_d$  es la producción diaria en un período  $t_0$  y  $t_1$  y  $B$  es la biomasa presente en el tiempo  $t_0$ .  $P/B$  de una cohorte, se denomina inapropiadamente tasa de recambio dado que en las cohortes no se alcanza a producir un reciclamiento de materiales o reemplazo de módulos (Waters, 1976). Es equivalente a la tasa de productividad del día de una cohorte.

P/B obtenido de cohortes es ampliamente usado (e. g. Waters, 1976; George y Edwards, 1974; Margalef, 1983) tanto para comparar productividades en diferentes poblaciones o sistemas como para estimar producción multiplicando una razón conocida de P/B en un tiempo determinado, por una estimación de biomasa en la misma unidad de tiempo.

### 3.3. Tasa de mortalidad instantánea

La tasa de mortalidad instantánea ( $Z/\text{día}$ ) se obtiene de la expresión

$$N_t = N_0 e^{-Zt} \quad \text{donde}$$

$N_t$  : es el número de verticilos presente en la cohorte en  $t_0$  menos el número de verticilos muertos en  $t_1$

$N_0$  : es el número de verticilos presente en la cohorte al iniciar el período,  $t_0$

## 4. Experimentos de luz para evaluar la hipótesis nula referida a condiciones naturales de intensidad lumínica

### 4.1 Experimentos para originar gradientes de luz *in situ*

Para probar experimentalmente la hipótesis nula, referida a que son las variaciones temporales de luz las que afectan las concentraciones de Cl-a, productividad y crecimiento de *Elodea potamogeton* en el sistema lótico de Aguas Claras, se cultivaron plantas *in situ*, aumentando y disminuyendo artificialmente la intensidad de la radiación disponible, tomando como control durante el mismo período, plantas cultivadas en 2 canastas bajo condiciones de luz natural.

Durante el período anual de mínima intensidad lumínica (invierno), se mantuvo una canasta con plantas bajo luz artificial, aumentando la radiación natural en un 30%, mediante una ampolleta Phillips HPIT de 400 watts con reflector. Este reflector se ubicó sobre el canal aductor, por encima de las canastas sumergidas con plantas, de manera que la temperatura se mantuvo dentro del rango antes medido, debido al alto caudal y velocidad del agua en el canal. El espectro de emisión de la ampolleta fue similar al de la radiación visible (medido con filtros Kalshico N 268 WA azul, verde y rojo). Se utilizó un fotoperiodo de 12:12.

Durante el período de mayor intensidad lumínica (primavera), se disminuyó la radiación solar natural incidente a un 40% y 12% durante diciembre, superponiendo capas de mallas neutras (Rachel). Bajo estas condiciones de luz se mantuvo una canasta con plantas por cada experimento.

El análisis estadístico paramétrico (ANOVA y CORRELACION) y no paramétrico (MANN-WITNEY, FRIEDMAN) de las variables biológicas controladas fue realizado mediante el paquete estadístico S.A.S., disponible en el Servicio de Computación e Informática de la Universidad de Chile y a través del programa Cricket Graphic II y Stat-View 512+ (Macintosh).

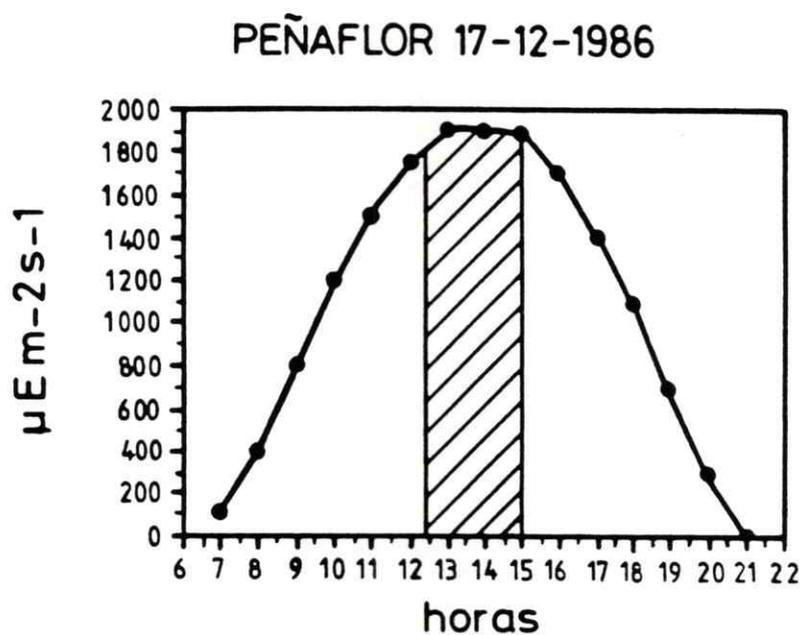
#### 4.2. Registros de radiación solar

Paralelamente a la incubación, se realizaron mediciones instantáneas a intervalos de media hora, de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) en el aire y en el agua en  $\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$  mediante un cuantómetro Li-Cor. Para obtener la RFA disponible durante el período de incubación, se integró mediante planimetría.

Durante los días de muestreo el registro continuo de radiación total se obtuvo con un inscriptor portátil (Goertz). El registro de radiación solar

obtenido con un actinógrafo, se calibró con las mediciones puntuales de RFA para obtener la radiación fotosintéticamente activa integrada durante el período de incubación (Fig. 4). Esta radiación disponible se expresa como moles de fotones  $\text{m}^{-2} \text{h}^{-1}$ .

El registro de radiación total diaria para el año 1986 proviene de la estación de Melipilla (Dirección Meteorológica de Chile), lugar de control más cercano al sitio de estudio. Esta radiación se expresa en  $\text{cal cm}^{-2} \text{día}^{-1}$ .



**Fig. 4** Radiación fotosintéticamente activa (RFA) recibida en un día despejado. Se indica el área integrada de radiación recibida durante la incubación (▨).

## RESULTADOS

### 1. Características físicas, químicas del sistema lótico de Aguas Claras, Peñaflores, y del crecimiento estructural de *Elodea potamogeton*

En el control periódico de los factores físicos y químicos del agua en el canal aductor a la piscicultura de Aguas Claras (Tabla I) se obtuvieron valores dentro de los rangos citados por Pizarro *et al.*, 1985 (Anexo 1).

El contenido de N y P total expresado como porcentaje del peso seco de la hoja (Tabla II), en general fue superior a los porcentajes citados como mínimos necesarios para el crecimiento normal de estas plantas (Gerloff y Krombholz, 1966). Sin embargo, aunque hubo meses (enero, marzo y mayo) en que el contenido de N total en las plantas estuvo por debajo del límite porcentual de 1.30% para N y 0.13% para P, el crecimiento de *Elodea* no fue afectado como se muestra en los resultados de crecimiento, productividad primaria y concentración de clorofila-a, analizados más adelante. Otro antecedente que evalúa esta afirmación es la carencia en *Elodea* de flores y frutos en el sitio de estudio, lo que sugiere que gran parte de la energía fijada se destina al crecimiento vegetativo (producción de hojas, ramas y raíces adventicias).

La Fig. 5 muestra el patrón de radiación solar total diaria recibida durante 1986 con una media anual de  $316 \text{ cal cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$ . El periodo de mínima radiación, se produce entre los meses de abril y agosto, mientras que en septiembre se mantiene oscilante alrededor de esta media, el resto de los meses presenta radiaciones mayores.

La forma de crecimiento de la población de *E. potamogeton* sometida a un flujo de agua es de tipo laminar (horizontal), produciéndose

TABLA I

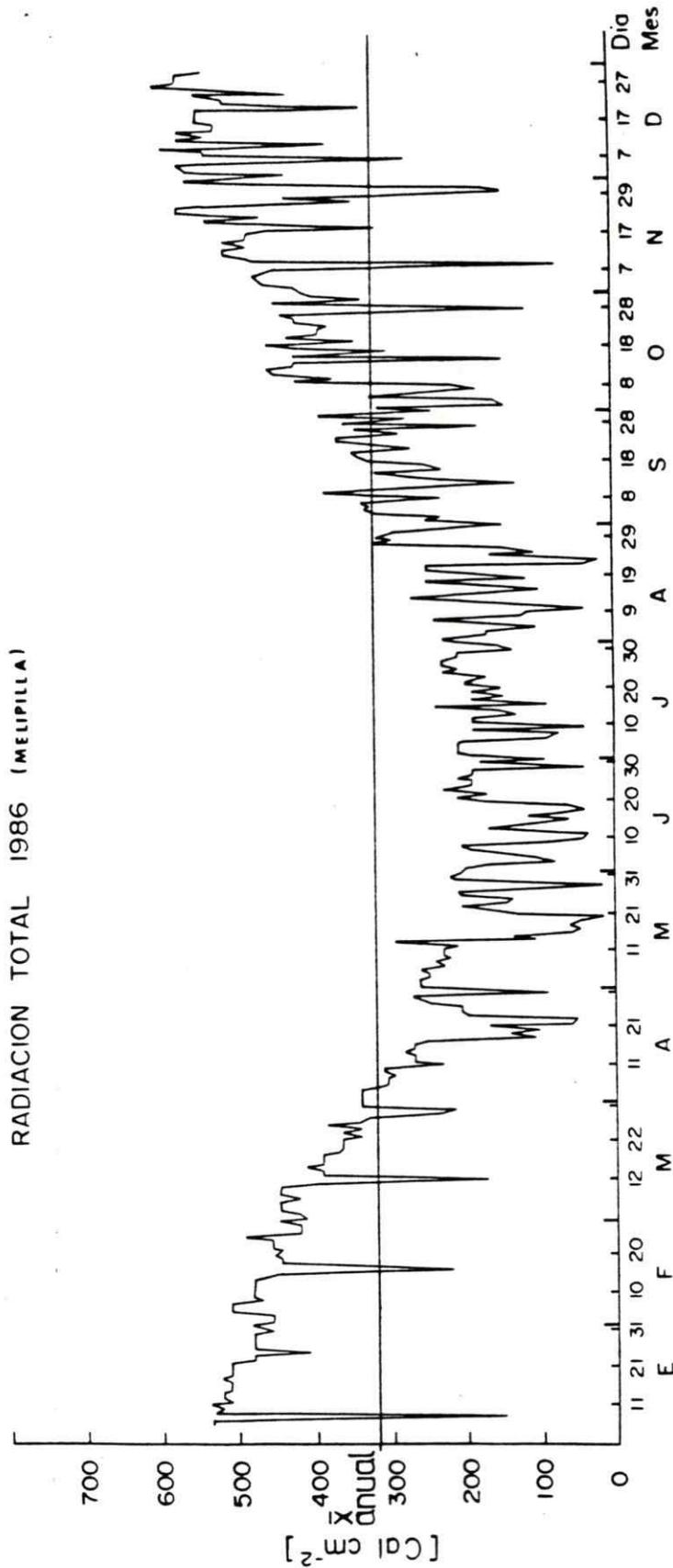
Factores físicos y químicos del agua medidos entre enero y diciembre de 1986

Factores físicos y químicos	Promedio $\pm$ DS	Rango	n
Temperatura (°C)	16.1 $\pm$ 0.2	15.6 - 16.3	13
Alcalinidad (mE)	4.4 $\pm$ 0.4	4.4 - 5.3	10
pH	7.0 $\pm$ 0.2	6.8 - 7.2	4
Conductividad ( $\mu$ S cm <sup>-2</sup> )	1233.0 $\pm$ 58.0	1200 - 1300	3
Oxígeno disuelto (mg O <sub>2</sub> l <sup>-1</sup> )	7.4 $\pm$ 0.3	6.3 - 8.0	56

TABLA II

Contenido de nitrógeno (N) y fósforo (P) total en porcentaje del peso seco de hojas de edad-estado 2 en *E. potamogeton*, medido entre enero y diciembre de 1986

Fecha [mes/día/año]	P total [ $\mu\text{g}/\text{mg}$ seco]	%	N total [ $\mu\text{g}/\text{mg}$ seco]	%
1/3/86	5,9	0,6	4,3	0,4
3/13/86	8,8	0,9	6,5	0,6
5/20/86	4,1	0,4	4,4	0,4
6/23/86	7,1	0,7	32,7	3,3
9/10/86	6,6	0,7	31,1	3,1
10/9/86	7,2	0,7	31,1	3,1
10/24/86	8,4	0,8	32,5	3,2



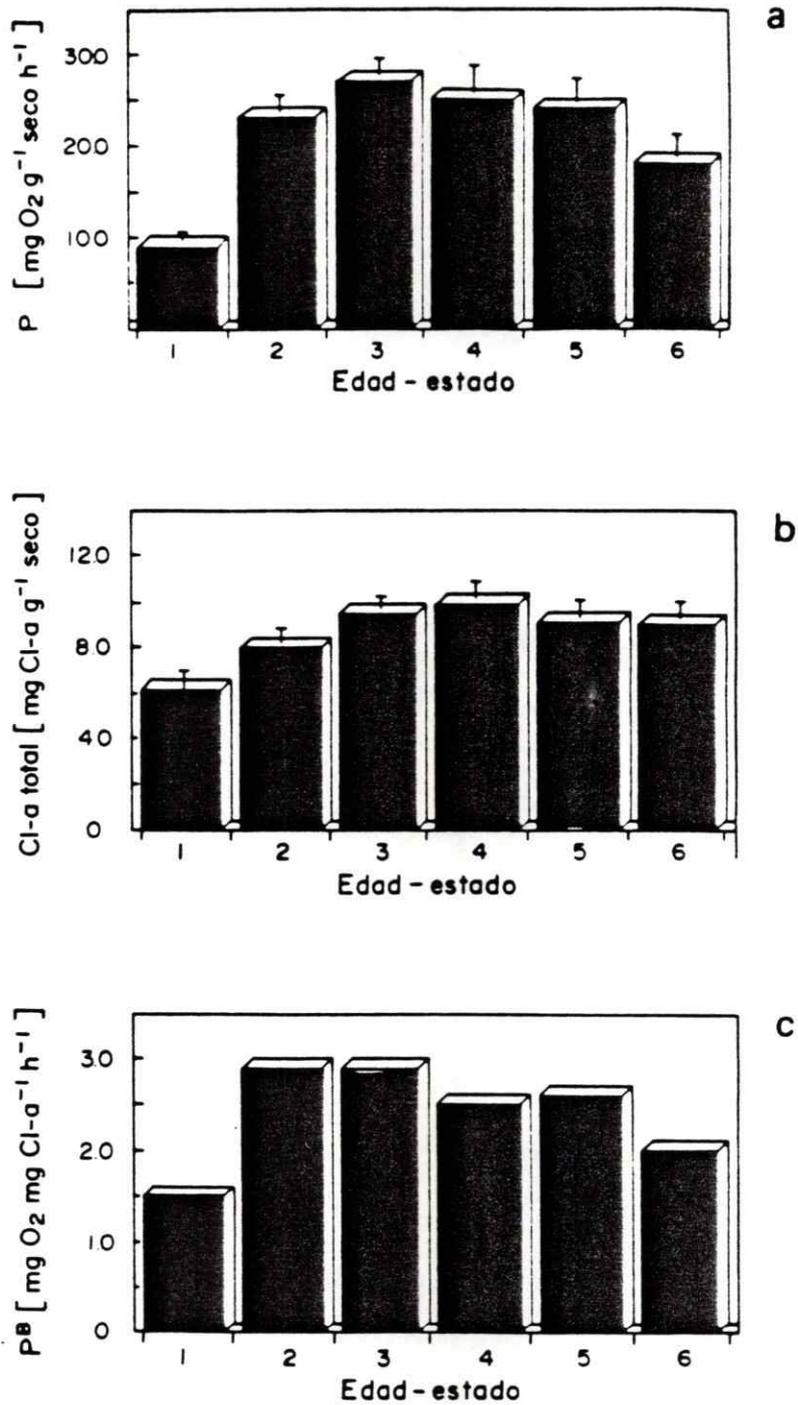
**Fig. 5** Radiación total diaria recibida ( $\text{cal cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) durante 1986 y registrada en la Estación Meteorológica más cercana (Melipilla, Dirección Meteorológica de Chile) al lugar de experimentación.

autosombreamiento entre los ejes. En estas condiciones de crecimiento, la luz se extingue totalmente a 5 cm desde la superficie de la mata.

## 2. Biomasa, concentración de clorofila-a, productividad primaria y productividad específica en ejes de *Elodea potamogeton* en condiciones naturales de luz

Durante el año, las diferentes edades-estados de los verticilos (Fig. 6) presentaron en promedio diferencias significativas (ANOVA,  $p < 0.001$ ) de productividad primaria (P), clorofila-a (Cl-a) y productividad específica neta ( $P^B$ ). Esta diferencia está dada por la distinta condición fisiológica de los módulos, sin embargo (en función de la estructura modular) las tendencias entre variables fueron similares (Correlación,  $p < 0.05$ ).  $P^B$  se define como la capacidad que tiene cada molécula de clorofila-a para fijar carbono mediante el proceso fotosintético, medido en este caso como liberación de oxígeno, y corresponde al cociente entre productividad primaria y concentración de Cl-a. La menor actividad fotosintética (P), concentración de Cl-a y  $P^B$  se dio en los extremos apicales (edad-estado 1) (Fig. 6), fueron máximas en las edades-estados 2 y 3, y disminuyeron hacia las edades mayores. También se midieron estos parámetros en verticilos de edad-estado 7, 8 y 9, sólo en tres ocasiones (enero, septiembre y diciembre) debido a la baja frecuencia en las canastas de ejes principales con un número de verticilos mayor a 50. P en las edades 7, 8 y 9, fluctuó entre los 5.7 y 15.2 mg O<sub>2</sub> g<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> mientras que la Cl-a osciló entre los 2.1 y 8.4 mg (g seco)<sup>-1</sup>.

En las edades-estados 3 y 4 se encontraron en promedio, los valores más altos de productividad primaria y concentraciones de clorofila-a. Sin embargo, en términos de  $P^B$ , estos fueron iguales o incluso menores a  $P^B$  encontrados en la edad-estado 2. La razón por la cual se eligió la edad-estado 2 para medir Cl-a, P y  $P^B$ , fuera de su facilidad de manipulación, fue

**Fig. 6**

Promedios anuales de a) fotosíntesis; b) concentración de clorofila-a y c) productividad específica en verticilos de edades-estados 1 a 6.

En a) y b) se indica el error estandar (I).

por su mayor eficiencia clorofílica ( $P^B$ ) y por su menor competencia por luz dada su cercanía al extremo apical.

Considerando los resultados en productividad y concentración de Cl-a anual según la edad-estado de los verticilos (Fig. 6a y 6b), estimaciones de P y Cl-a por área ( $m^{-2}$ ) a partir de edades 1, 2 y 3 puede ser válida para una población de ejes jóvenes (ejes cortos), pero puede subestimarse cuando la población es más antigua (ejes largos) porque los verticilos de edad 4, 5 y 6 poseen en promedio mayor P y Cl-a como es posible se observa en las Figs. 6a y 6b.

## 2.1. Biomasa de ejes

La relación entre peso fresco y longitud del tallo destinada a conocer la biomasa de cada edad-estado de los verticilos, de tipo potencial, está descrita por la ecuación:

---


$$\text{Peso fresco} = 28.4 * \text{long. tallo}^{1.1}$$


---

$$\begin{aligned} n &= 333 \\ ES &= 25 \\ \text{Rango} &= 8.9-243.8 \end{aligned}$$

$$(r = 0.93; p < 0.001)$$

Las estimaciones del contenido de agua realizada separadamente en tallos y hojas fue de  $95.2 \pm 1.2 \%$  para los tallos y se mantuvo sin diferencias significativas durante el año. El peso seco de las hojas en las mediciones de clorofila-a donde se pesaron hojas y tallos por separado, se conoció en cada experimento a partir del contenido de agua porcentual promedio obtenido en las réplicas destinadas a conocer la biomasa seca de

las hojas. Los porcentajes de agua en las hojas, entre 84.2 y 94.1 % varió significativamente ( $p < 0.001$ ) durante el año y entre cada edad-estado (Tabla III). El porcentaje en peso del tallo llegó a alcanzar un 60% del peso total de los verticilos (tallo más hojas) de edad 6, cuando la longitud del tallo en relación al número de verticilos se hace mayor.

## 2.2 Concentración de Clorofila-a (Cl-a)

La concentración de clorofila-a (Cl-a) en las diferentes edades-estados de los verticilos durante el año, se muestra en la Fig. 7. El patrón anual es similar para las edades-estados 2 a 6, en cambio el patrón anual de los extremos apicales (edad-estado 1) es significativamente diferente (Friedman,  $p < 0.01$ ). La edad 1 muestra un período de menor Cl-a a fines de septiembre y durante octubre manteniendo en general un patrón mas bien estable durante el resto del año (Fig. 7b). En las edades-estados mayores que seis (Figs. 7b a 7f) se evidencian períodos de máximos en concentraciones de Cl-a total, a fines de abril y durante los meses de mayo y junio.

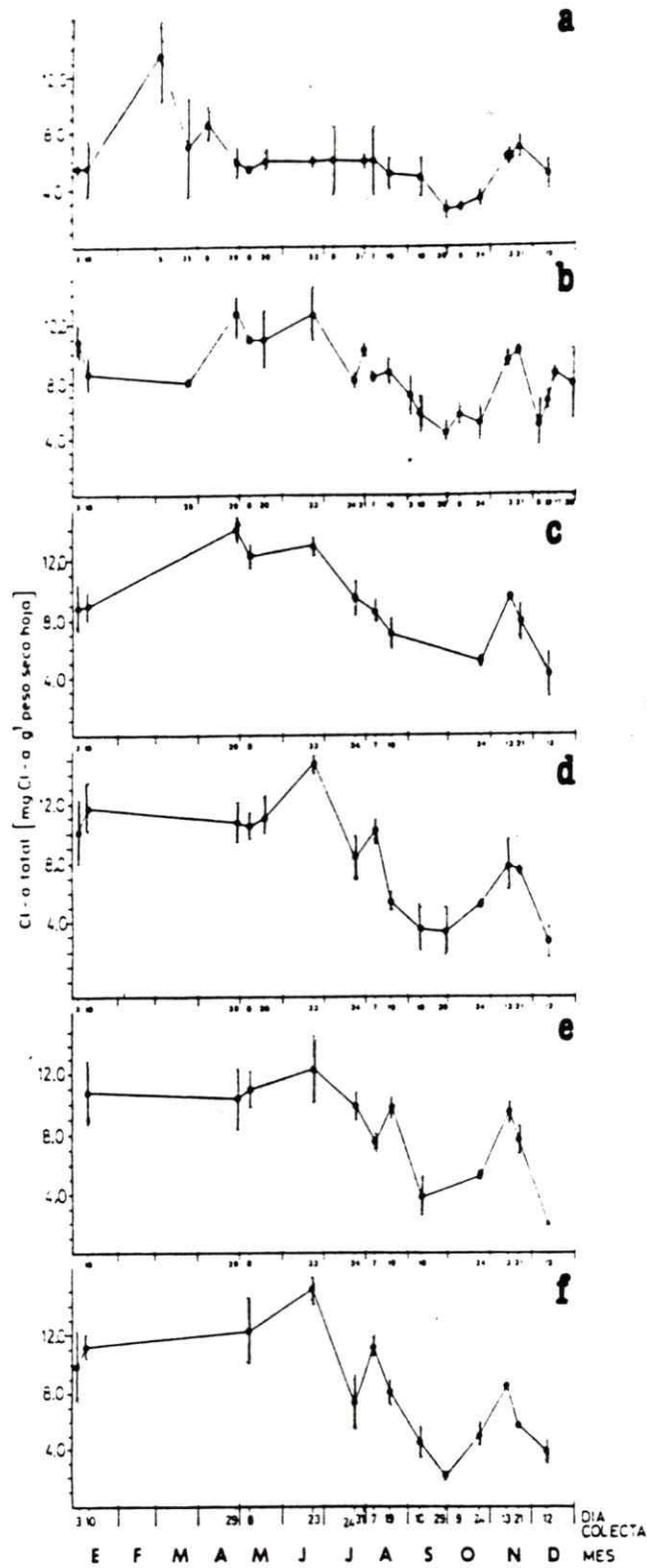
Durante el mes de noviembre se observó un aumento en la concentración de clorofila-a total en todas las edades-estados pero sin llegar a alcanzar las máximas magnitudes. La tendencia anual observada para cada una de las edades-estados entre 1 y 6, se reflejan en los valores de Cl-a integrados para el eje (Fig. 8b), existiendo incluso alta correlación ( $p < 0.01$ ) entre la Cl-a medida en las diferentes edades-estados y la integrada para el eje.

En la Fig. 9 es posible observar que la concentración de Cl-a en los módulos de la edad-estado 2, presenta durante el año 1986, un patrón inverso al patrón de radiación total diaria. Durante los meses de abril a julio, esto es más notorio cuando la radiación total diaria está por debajo de la media anual ( $316 \text{ cal cm}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ).

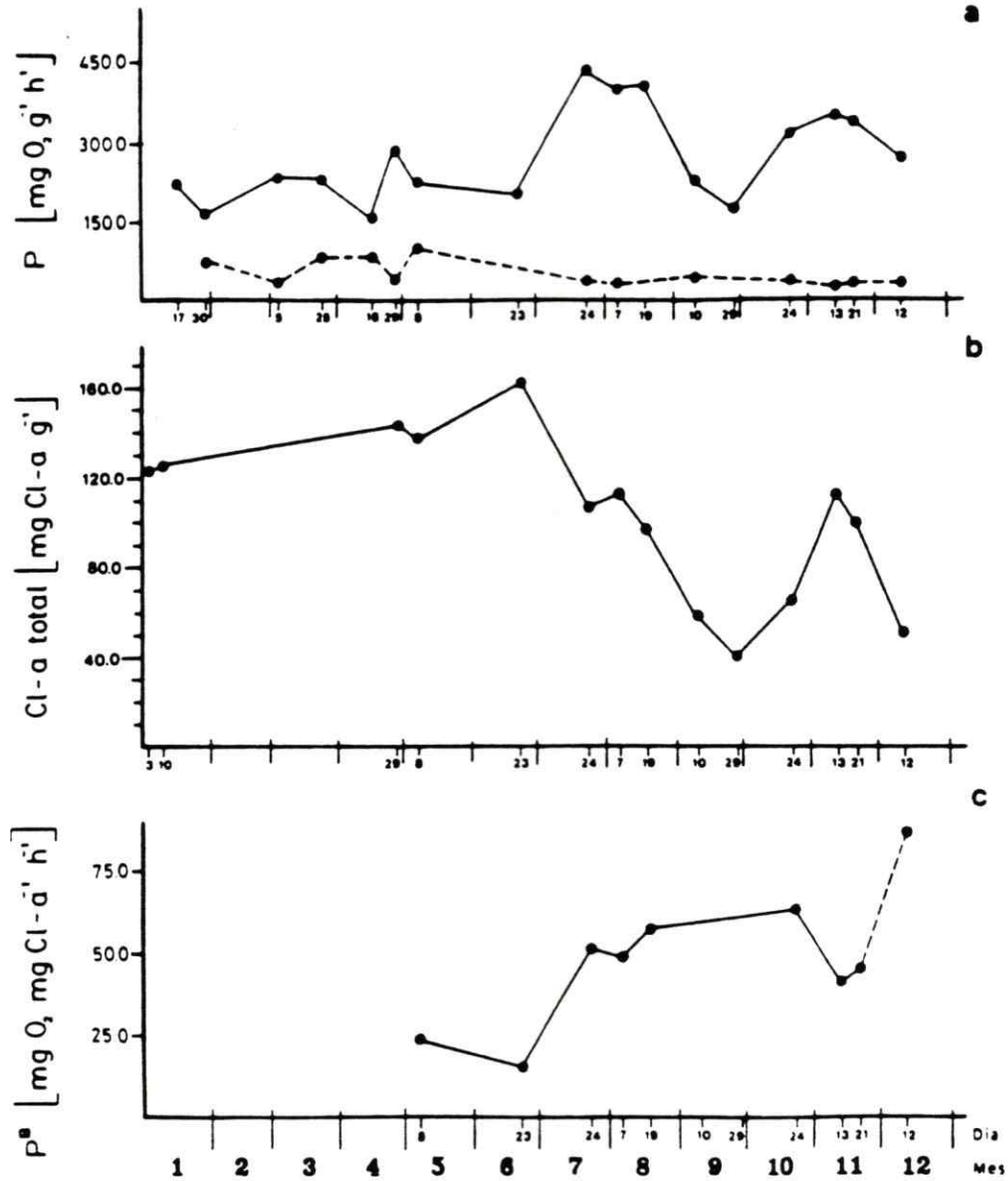
TABLA III

Rangos porcentuales anuales del contenido de agua en verticilos de *E. potamogeton* en cada edad-estado

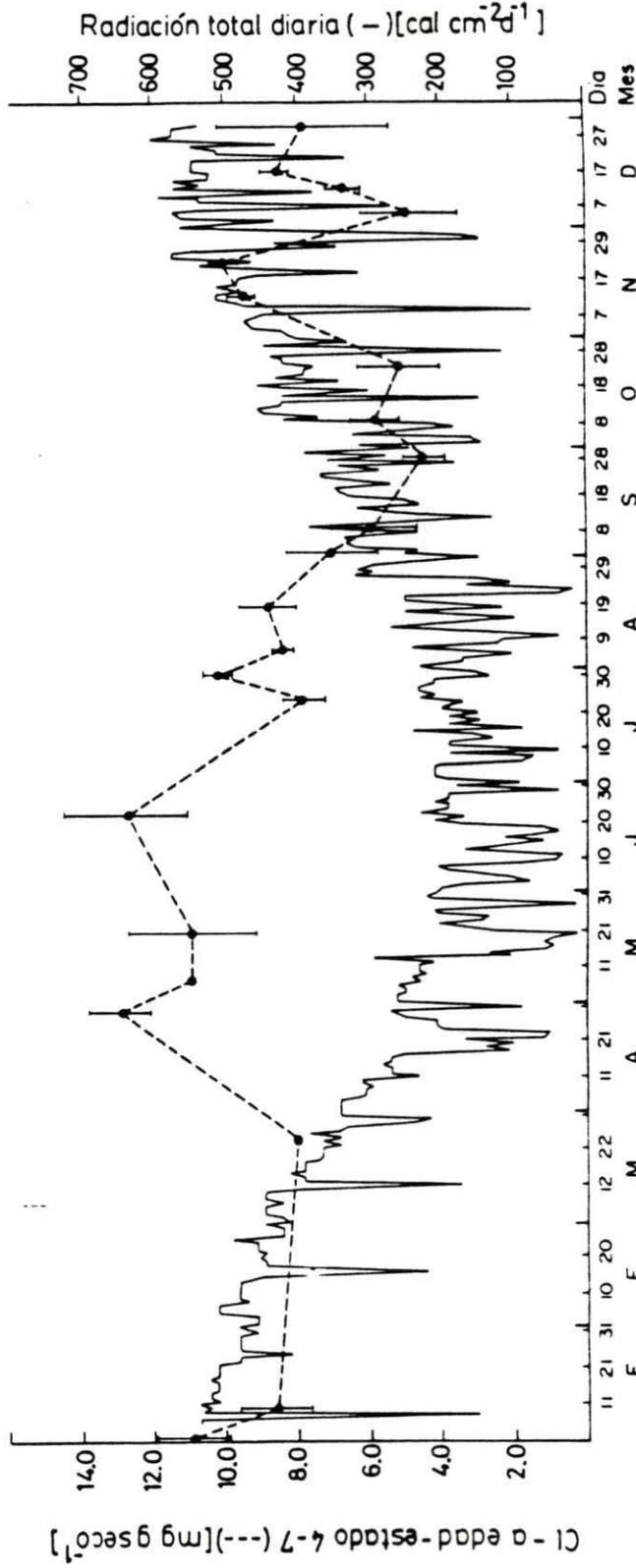
Edad-estado	Contenido de agua (%)
1	90,5 - 94,1
2	86,4 - 92,8
3	85,6 - 93,2
4	86,4 - 91,5
5	87,2 - 93,9
6	84,9 - 92,8
7	88,3 - 92,4
8	84,2 - 92,2
9	89,0 - 92,0



**Fig. 7** Concentración de clorofila-a medida en verticilos de edades-estados 1 a 6 durante 1986: a) extremo; b) edad 2; c) edad 3; d) edad 4; e) edad 5 y f) edad 6.



**Fig. 8** a) fotosíntesis (-) y respiración (--); b) concentración de clorofila-a y c) productividad específica, integrada para el eje principal a partir de las mediciones realizadas en los verticilos de las 6 edades-estados.



**Fig. 9** Concentración de clorofila-a presente en la edad-estado 2 durante el año 1986 *versus* la radiación total diaria disponible durante el mismo año.

La concentración de clorofila-a integrada para todo el eje fue máxima entre abril y junio (otoño) con  $143.5$  y  $162.8$  mg Cl-a eje<sup>-1</sup>. También en otoño fue máxima en las edades 2 ( $12.4 \pm 2.3$ ) y 6 ( $15.2 \pm 0.6$  mg Cl-a [g seco hoja]<sup>-1</sup>) y en los extremos casi siempre fue más baja oscilando alrededor de los 6 mg Cl-a (g seco hoja)<sup>-1</sup> durante el año, presentando sólo una máxima puntual en marzo (Fig. 7a).

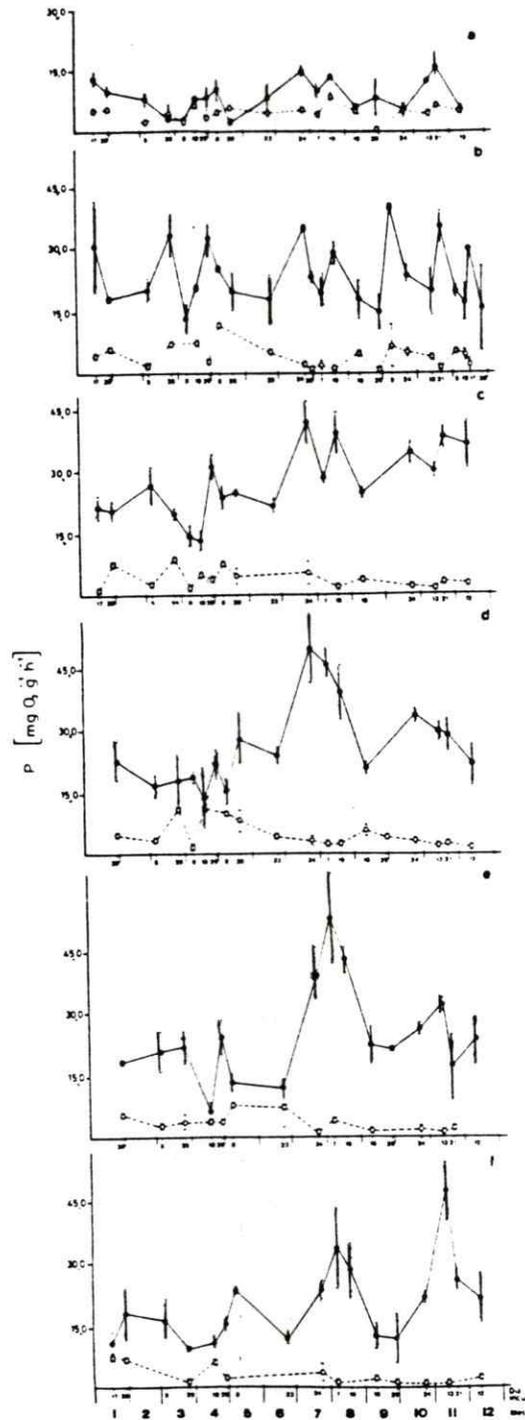
Los valores máximos en concentración de Cl-a señalados para *E. canadensis* (Pokorny *et al.*, 1984), expresadas para hojas y tallos, alcanzan entre los  $3.5 \pm 0.5$  y  $5.9 \pm 0.4$  mg Cl-a (g seco planta)<sup>-1</sup> durante el período de crecimiento (verano en el hemisferio norte). La mínima concentración de Cl-a en verticilos de edad-estado 2 a 6 de *E. potamogeton* fluctuó entre los  $2.0 \pm 0.3$  y  $4.4 \pm 0.6$  mg Cl-a (g seco hoja)<sup>-1</sup> a fines de septiembre (inicio de la primavera) con una diferencia en la Cl-a anual de 3 a 7 veces entre el máximo y el mínimo.

El error estandar porcentual en la concentración de Cl-a para la totalidad de las réplicas (n=93) oscila entre el 1.5 y el 38%. Dado que sólo el 5% de estas réplicas están por sobre el 21% del ES para un límite de confianza superior al 95%, se han considerado la totalidad de los datos.

La razón Cl-a/Cl-b en *E. potamogeton*, medida en la edad-estado 2, se mantuvo sin diferencias significativas durante el año al igual que en los experimentos de luz.

### 2.3. Productividad primaria (P)

La productividad primaria durante el año en las diferentes edades-estados se muestra en la Fig. 10. Las edades 2 a la 5 presentaron un patrón anual similar mientras que la edad 1 y 6 difieren significativamente del resto (Friedman,  $p < 0.001$ ). En los extremos es posible observar ciclos de magnitudes máximas semejantes en enero, abril-mayo, julio-agosto y noviembre (Fig. 10a). La productividad en la edad-estado 2 es muy



**Fig. 10** Fotosíntesis (-) y respiración (--) en  $\text{mg O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$  en verticilos de edad-estado 1 a 6 durante 1986: a) extremos; b) edad 2; c) edad 3; d) edad 4; e) edad 5 y f) edad 6.

irregular durante todo el año, no existiendo periodos de máximos y mínimos destacables. Desde las edades 3 a 6 es posible visualizar un periodo de máxima actividad fotosintética a fines de julio que se extiende hasta agosto. La productividad encontrada en las diferentes edades-estados (Fig. 10a-10f), fue integrada para el eje (Fig. 8a) y mostró una tendencia anual similar al de las edades-estados 3, 4, 5 y 6 (Correlación,  $p < 0.01$ ). En esta figura se aprecia que el periodo de máxima actividad fotosintética para un eje de 47 verticilos fue entre julio-agosto (458 y 428 mg O<sub>2</sub> [g seco hoja]<sup>-1</sup>) y entre octubre a diciembre. Estos máximos de julio y agosto fueron entre 1.7 y 2.7 veces mayores respecto a los mínimos anuales (abril).

El error estandar (ES) porcentual en 111 réplicas destinadas a estimar productividad primaria, osciló entre el 1.0 y 80% de la media para el trío de réplicas en cada edad-estado, sin embargo el 91% del total de réplicas está por debajo del 24% del ES con un límite de confianza superior del 95%. Considerando que dentro del error total se encuentra el error por: titulación (1%, comprobado experimentalmente), volumen de las botellas de oxígeno (0.7%), preparación de reactivos químicos y manipulación del material experimental, errores que son constantes en todas las réplicas, queda que la fuente que incorpora el mayor error es la respuesta individual de los módulos (verticilos) dando lugar a que el 9% de las mediciones tenga un error estandar porcentual mayor a 24, por lo tanto se consideró la totalidad de los datos.

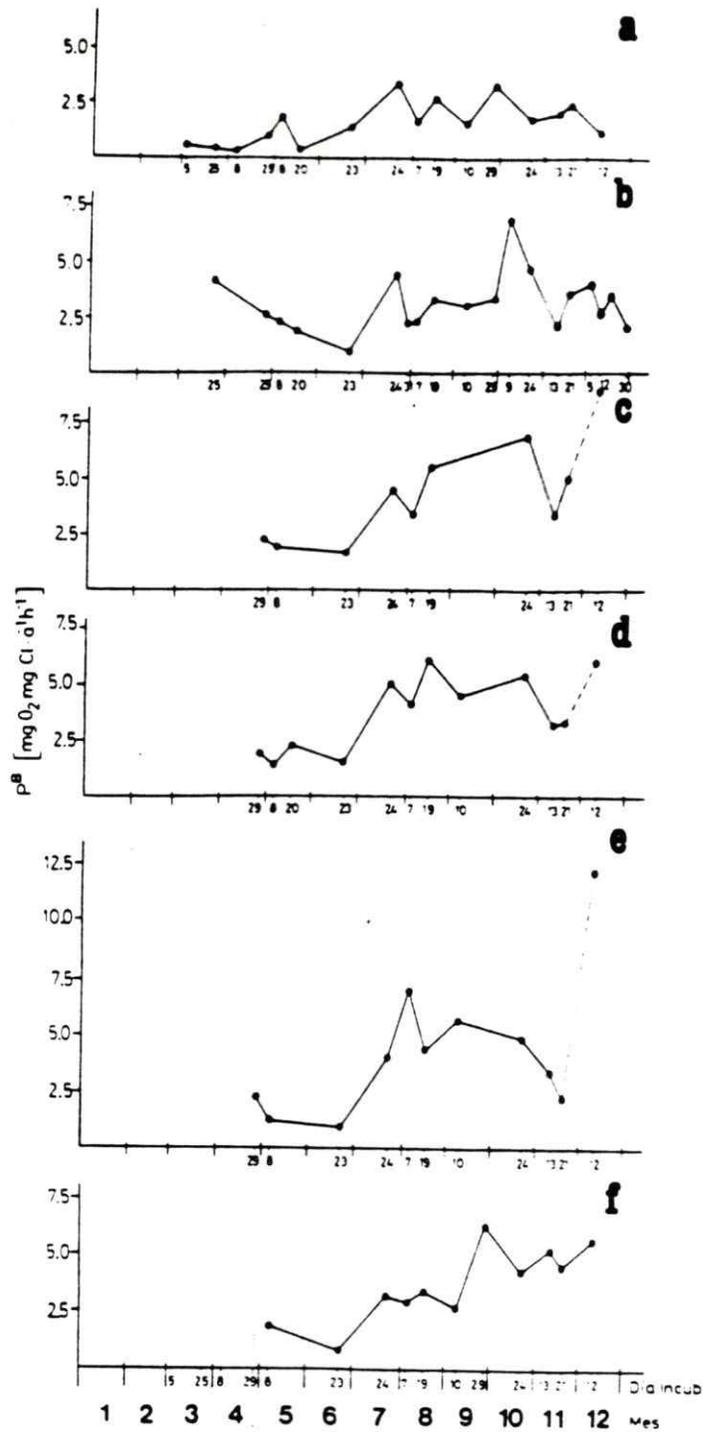
La respiración medida mediante la botella oscura, osciló entre 1 y 73% de la productividad bruta, para todas las edades-estados de los verticilos. El mayor valor se obtuvo en los extremos apicales (edad-estado 1) y alcanzó 73% en mayo. La respiración de las edades 2 y 3 osciló entre el 2 y 27% (rango menor), mientras que en la edades 4, 5 y 6 fue entre 3 y 46%.

Los valores de productividad primaria de *E. potamogeton* expresados en peso seco, se transformaron a peso fresco para compararlos con los de la literatura. Para *E. canadensis*, la productividad máxima medida en incubador es de  $6.0 \text{ mg O}_2 (\text{g fresco planta})^{-1} \text{ h}^{-1}$  a  $15 \text{ }^\circ\text{C}$  (Pokorny *et al.* 1984 y Ondok *et al.* 1984) y puede incrementarse a los  $20 \text{ }^\circ\text{C}$  (Bowmer *et al.*, 1984). Comparando con las edades 3, 4 y 5 de *E. potamogeton* la productividad máxima de para  $(2.4 \pm 0.1, 2.2 \pm 0.1 \text{ y } 1.6 \pm 0.0 \text{ mg O}_2 [\text{g fresco planta}]^{-1} \text{ h}^{-1})$  respectivamente, resulta ser 2 a 4 veces mayor. La incubación bajo distintas condiciones experimentales (turbulencia del agua dentro de la botella mediante un agitador magnético), probablemente contribuyen a que la actividad fotosintética para *E. canadensis* sea mayor, ya que se ha señalado que los sistemas acuáticos lénticos facilitan la formación y permanencia de una capa límite en las hojas, que actúa como barrera al intercambio de gases ( $\text{CO}_2, \text{O}_2$ ) entre ésta y el agua (Sculthorpe, 1967; Sorrel y Dromgoole, 1986).

#### 2.4. Productividad específica ( $P^B$ )

Las estimaciones de  $P^B$  en las 6 edades-estados se muestran en la Fig. 11. El patrón anual de las edades-estados 2 a la 6 es similar, mientras que la edad 1 difiere significativamente de estos (Friedman,  $p < 0.05$ ).

La edad 1 muestra un  $P^B$  que se mantiene oscilante durante los meses de abril a noviembre (Fig. 11a). En la curva de  $P^B$  en la edad-estado 2 (Fig. 11b), la tendencia general es fluctuante durante el año. Aunque no existe un período máximo definido para esta edad, hay máximos puntuales en julio y octubre. Estos máximos fueron claramente evidentes y más sostenidos entre los mismos meses, para las edades-estados 3, 4 y 5 (Fig. 11c a 11e). El período de mínima productividad específica para todas las edades se presentó entre abril y junio, con una tendencia a disminuir en noviembre, en diciembre se observó un aumento puntual pronunciada en las edades 3, 4 y 5 (Fig. 11c, 11d y 11e). Para la edad-estado 6 (Fig. 11f), aunque oscilante, su tendencia general a lo largo del año siempre es



**Fig. 11** Productividad específica ( $p^B$ ) medida en las 6 edades-estados de los verticilos seleccionadas en el eje principal, durante 1986: a) extremo; b) edad 2; c) edad 3; d) edad 4; e) edad 5 y f) edad 6.

ascendente. La curva de  $P^B$  integrada para el eje (Fig. 8c) presenta una correlación significativamente alta ( $p < 0.01$ ) con las edades 3 a la 5 y sus máximos fueron entre julio y octubre.

La información disponible acerca de la productividad específica para gran parte de las macrófitas es entre los  $0.12$  a  $0.30 \text{ g C (g Cl-a)}^{-1} \text{ h}^{-1}$  (Margalef, 1983), particularmente en *E. canadensis* se ha registrado un  $P^B$  entre  $0.117$  y  $0.350 \text{ g C (g Cl-a)}^{-1} \text{ h}^{-1}$  (Pokorny *et al.*, 1984). *E. potamogeton* en cambio presentó un rango mayor,  $0.3$  y  $2.6 \text{ g C (g Cl-a)}^{-1} \text{ h}^{-1}$ . Esta aparente mayor eficiencia de *E. potamogeton* podría deberse a que se desconoce la unidad de biomasa considerada por los otros autores y un probable sesgo al considerar productividad o Cl-a en relación al peso fresco o peso seco de las plantas y la inclusión o exclusión de tallos en las mediciones.

### 3. Clorofila-a, Productividad primaria y Productividad específica obtenida en condiciones experimentales de luz.

Los resultados de Cl-a, P y  $P^B$  en la edad-estado 2 en los diferentes tratamientos de luz entre julio y octubre y sus correspondiente controles se muestran en la Fig. 12.

La concentración de Cl-a fue significativamente diferente entre las plantas controles y plantas bajo luz aumentada en un 30% disminuyendo ambas en forma directamente proporcional ( $r = -0.96$ ,  $p < 0.035$ ) cuando la radiación solar total diaria aumentó significativamente ( $r = 0.62$ ,  $p < 0.001$ ) entre el 31 de julio y 29 de septiembre (Fig. 12b) con excepción del valor obtenido bajo lámpara el 9 de octubre.

La productividad primaria (P) de verticilos cultivados e incubados bajo lámpara siguieron un patrón de máximos y mínimos inverso al descrito

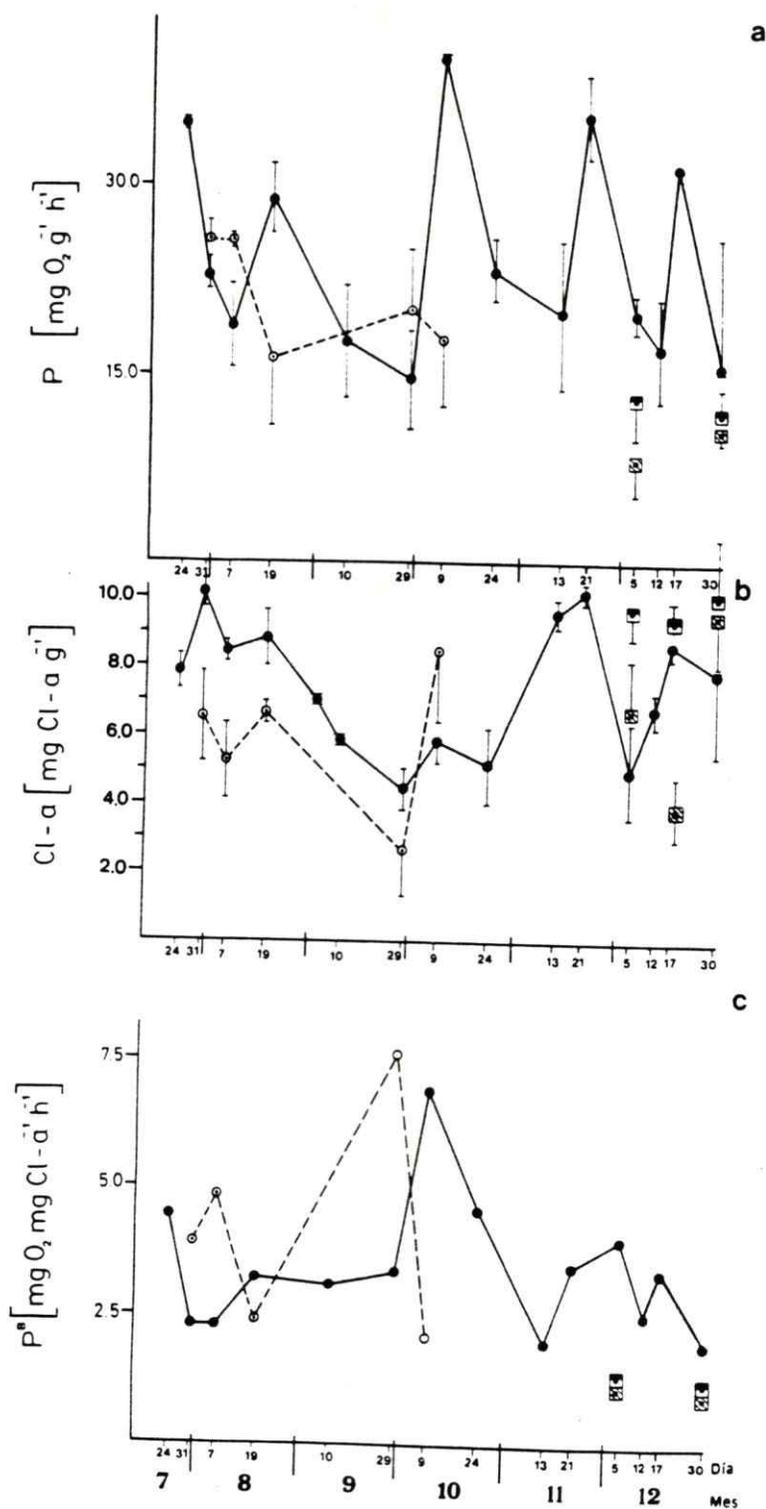


Fig. 12

a) fotosíntesis; b) concentración de clorofila-a y c) productividad específica medida bajo condiciones de radiación natural (●), lámpara (○), 40% de  $I_0$  (■) y 12% de  $I_0$  (◻). En a) y b) se indica el error estándar (T).

para condiciones naturales de radiación solar (Fig. 12a, O), en cambio la actividad fotosintética de verticilos cultivados e incubados a un 40% y 12% de la radiación incidente (mallas) presentaron valores siempre inferiores al control (Fig. 12a, ■ y ▣).

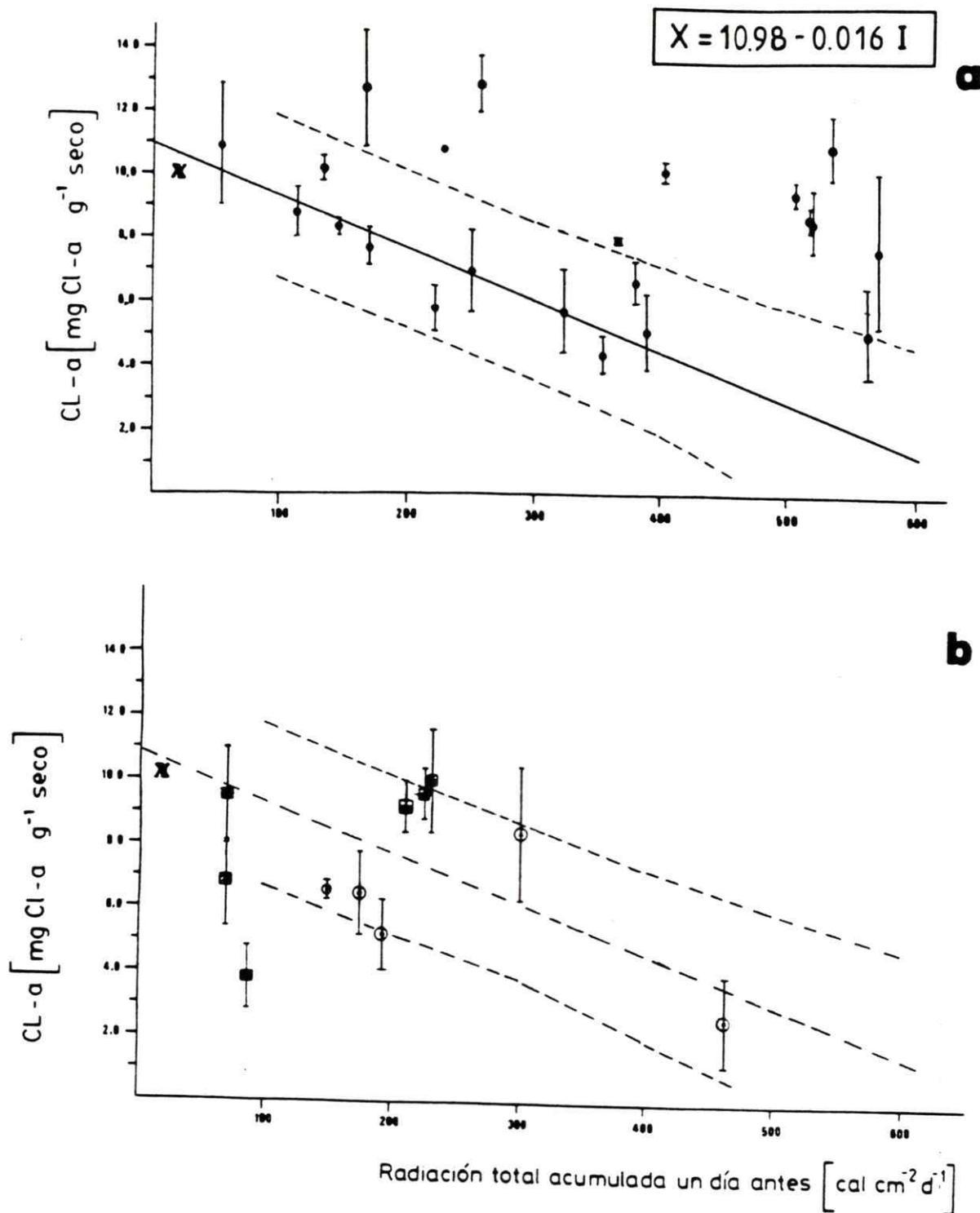
$P^B$  en condiciones de luz aumentada también presentó al igual que P, un patrón contrario al  $P^B$  obtenido en condiciones naturales de radiación (Fig. 12c, O). Asimismo,  $P^B$  en condiciones de luz disminuida fue menor respecto a  $P^B$  obtenido bajo radiación natural (Fig. 12c, ■ y ▣).

#### 4. Concentración de Clorofila-a, Productividad primaria y Productividad específica *versus* Intensidad de luz natural.

##### 4.1. Clorofila-a e intensidad de luz

La concentración de Cl-a promedio obtenida entre el 31 de julio y el 29 de octubre en condiciones naturales de luz, fue inversamente proporcional a la radiación total diaria disponible un día antes de la colecta de las muestras ( $r=0.91$ ,  $p < 0.046$ ) y la curva de ajuste de estos valores fue utilizada para establecer las concentraciones de Cl-a con historias de luz similares durante el resto del año.

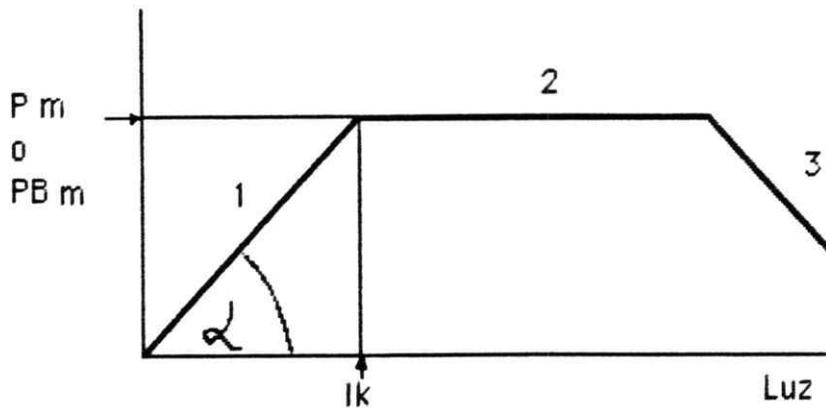
Los valores de Cl-a promedio obtenidas durante el año e incluidas en los intervalos de confianza del 95% de X, también presentaron una relación altamente significativa e inversamente proporcional ( $r=0.88$ ,  $p < 0.001$ ) con la radiación total diaria disponible el día anterior a la colecta de las muestras (Fig. 13a). La curva de ajuste resultante de esta relación se denominó X. Las concentraciones de Cl-a mayores a la predicha por X (fuera del intervalo de confianza del 95%) habrían estado sometidas a una fotohistoria diferente o densidad de flujo fotónico menor que los valores de X.



**Fig. 13** Relación lineal de la concentración de clorofila-a con la radiación total diaria acumulada un día antes de la colecta. a) Ajuste de la concentración de Cl-a obtenida durante el año (curva X). Se indica además el intervalo de cofianza al 95%. b) Valores de concentración de Cl-a obtenido en condiciones de lámpara (O) y mallas a un 40% de I<sub>0</sub> (■) y a un 12% de I<sub>0</sub> (◐).

#### 4.2. Productividad primaria e intensidad de luz

En general, la actividad fotosintética en un gradiente de luz instantáneo se aproxima a una hipérbola rectangular en la que es posible distinguir tres respuestas:



1. Zona limitada por luz, donde la fotosíntesis es lineal y directamente proporcional a la cantidad de luz recibida. Esta zona define una pendiente, cuya magnitud dependerá de la eficiencia fotosintética a bajas intensidades de luz y es característico de cada especie o comunidad.

$I_k$  es la intensidad de luz a la cual se establece teóricamente el inicio de la condición saturante.

2. Zona saturada por luz en que la actividad fotosintética ( $P$ ) o la actividad fotosintética específica ( $P^B$ ) se hace máxima ( $P_m$  o  $P^B_m$ ) e independiente de la cantidad de radiación solar.
3. Zona de inhibición de la actividad fotosintética en que se produce saturación del aparato fotosintetizador.

La actividad fotosintética (P) de verticilos de edad 2 cultivados e incubados en el gradiente de luz natural durante el año (Fig. 14) mostró gran variabilidad de las respuestas y sin relación con las variaciones de RFA anual. La misma distribución de P se obtuvo en las edades 3, 4, 5 y 6, motivo por el cual no fueron presentados en figuras.

### 4.3. Productividad específica e intensidad de luz

Aunque durante 1986  $p^B$  se midió en cada una de las edades-estados, se seleccionaron para efectos de comparación, la edades 1, 2 y 6 cuyas tendencias P vs I son significativamente diferentes. Las edades 3, 4 y 5 que presentaron similar tendencia con la edad-estado 2.

La relación entre la radiación fotosintéticamente activa (RFA) durante el período de incubación (moles de fotones  $m^{-2} h^{-1}$ ) y  $p^B$  por edad y  $p^B$  integrado para el eje, se muestran en la Fig. 15. La relación  $p^B$  vs I para la edad 2 (Fig. 15b) aunque posee una tendencia hiperbólica rectangular típica presenta algunas puntos que se desvían de esta tendencia (valores encerrados en círculos).

Recientemente, en la relación P vs I, el mejor ajuste se ha dado en comunidades fitoplanctónicas (Jassby y Platt, 1976) y en macroalgas marinas (Coutinho y Zingmark, 1987) considerando  $p^B$  según:

$$p^B = p^B_m \tanh ( I/p^B_m )$$

que se obtiene de

$$p^B = I - R_B \quad \text{donde}$$

$\alpha$  : es la pendiente de la  
curva en la zona 1

$R_B$  : es la respiración

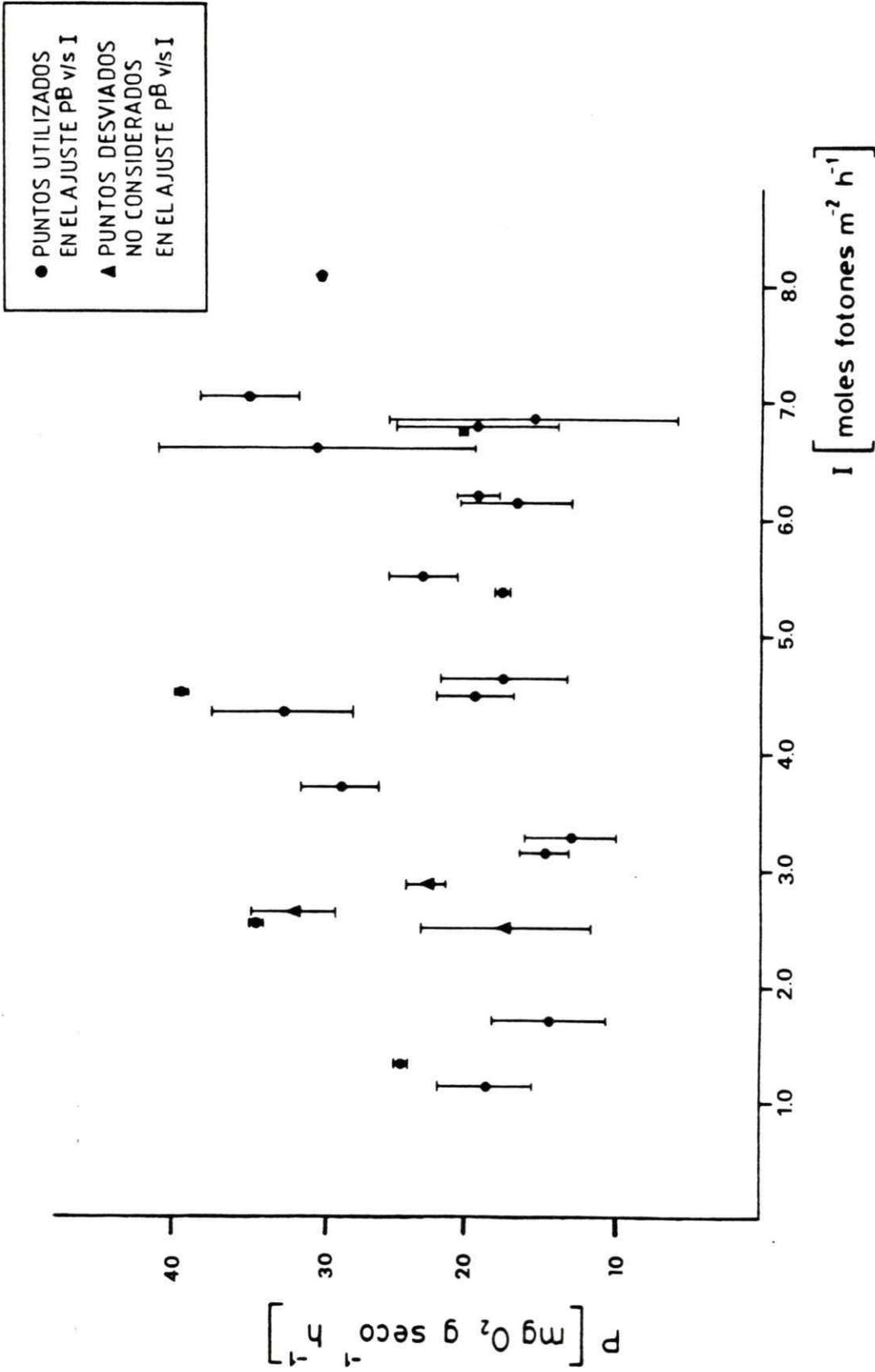
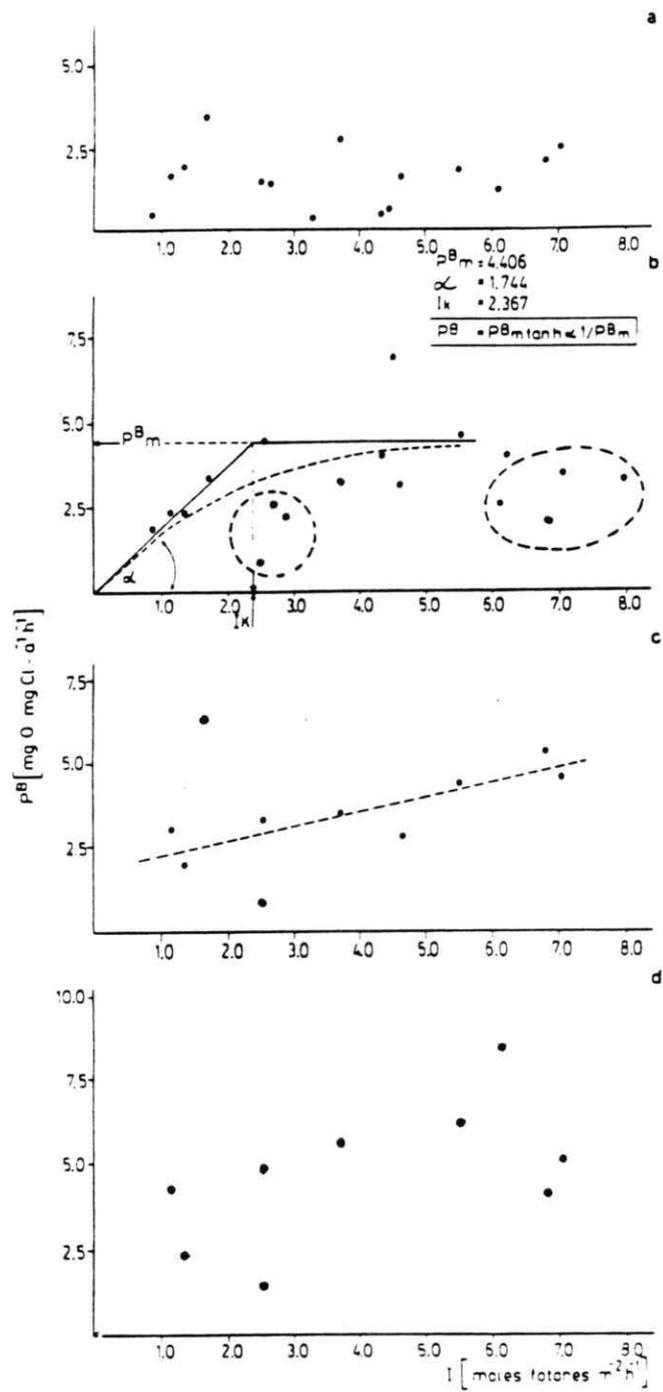


Fig. 14 *P versus I* en verticilos de edad 2 de *E. polamogeton* cultivada e incubada bajo condiciones de luz natural. Se grafica el error estandar (I).

**Fig. 15**  $P^B$  *versus*  $I$  para los verticilos de edad-estado siguientes: a) edad 1; b) edad 2; c) edad 6 y d)  $P^B$  integrado para el eje principal. En b) las líneas discontinuas encierran valores de  $P^B$  bajos dada la baja eficiencia fotosintética de su concentración de Cl-a presente durante la incubación. Los valores de  $P^B$  encerrados por el círculo no fueron considerados al establecer la relación de  $P^B$  vs  $I$  y representan mediciones fuera del intervalo de confianza mínimo de la media de los valores de  $P^B$  situados entre los 2 y 6 moles de fotones  $m^{-2}h^{-1}$ . En c) se indica la curva de ajuste y el intervalo de confianza de un 95%.



Este modelo se aplicó para el caso de la edad 2, en aquellos valores de  $P^B$  cuya concentración de Cl-a se encontró dentro del intervalo de confianza de la curva X. Sin embargo, dos valores de Cl-a (31 de julio y 12 de diciembre) incluidos dentro del intervalo de confianza, presentaron  $P^B$  inferiores al promedio (Mann-Whitney,  $p < 0.05$ ) en la zona de radiación fotosintéticamente o baja eficiencia fotosintética en la zona de saturación y de sobresaturación (Fig. 15b,  $\Theta$ ). En general, la mayor variabilidad se presentó en la zona de radiación óptima (zona 2) y en la zona de inhibición (zona 3) mientras que la variabilidad fue menor en la zona limitada por luz donde se obtuvo un buen ajuste lineal ( $r=0.95$ ,  $p < 0.05$ ).

Las edades 3, 4 y 5 también se ajustan a una hipérbola rectangular como la edad-estado 2 pero los verticilos de edad 1 y 6 presentaron relaciones diferentes. En la edad 1,  $P^B$  se comporta independiente respecto a la RFA (Fig. 15a), en cambio para la edad 6 (Fig. 15c)  $P^B$  es proporcional a la disponibilidad de RFA ( $r= 0.84$ ) aunque no de manera significativa.  $P^B$  integrada para el eje en relación a la disponibilidad de RFA (Fig. 15d), muestra la tendencia y desviaciones descritos para la edad-estado 2.

## 5. Clorofila-a y Productividad específica *versus* intensidad de luz experimental

### 5.1. Clorofila-a (Cl-a) e intensidad de luz experimental

En la Fig. 13b, se compara el ajuste lineal obtenido en la Fig. 13a con los valores para Cl-a proveniente de las muestras sometidas a los tratamientos de luz (lámpara y mallas). A igual intensidad de luz, los valores de Cl-a de plantas en condiciones de luz aumentada artificialmente tienden a estar bajo la curva X (Fig. 13b), mientras que la concentración de Cl-a de plantas cultivadas a un 40% de  $I_0$ , están por sobre la misma curva. Sin embargo, la concentración de Cl-a obtenida en plantas cultivadas en

condiciones de luz correspondiente al 12% de  $I_0$  son inferiores a los de plantas provenientes de condiciones de luz natural y de un 40% de  $I_0$ .

## 5.2. Productividad específica ( $P^B$ ) e intensidad de luz experimental

Dado que  $P^B$  mostró una tendencia hiperbólica rectangular con la intensidad lumínica natural, se analizó  $P^B$  obtenido en los experimentos de luz, cuyo objetivo era analizar la rapidez de respuesta de  $P^B$  frente a los cambios diarios de radiación solar.

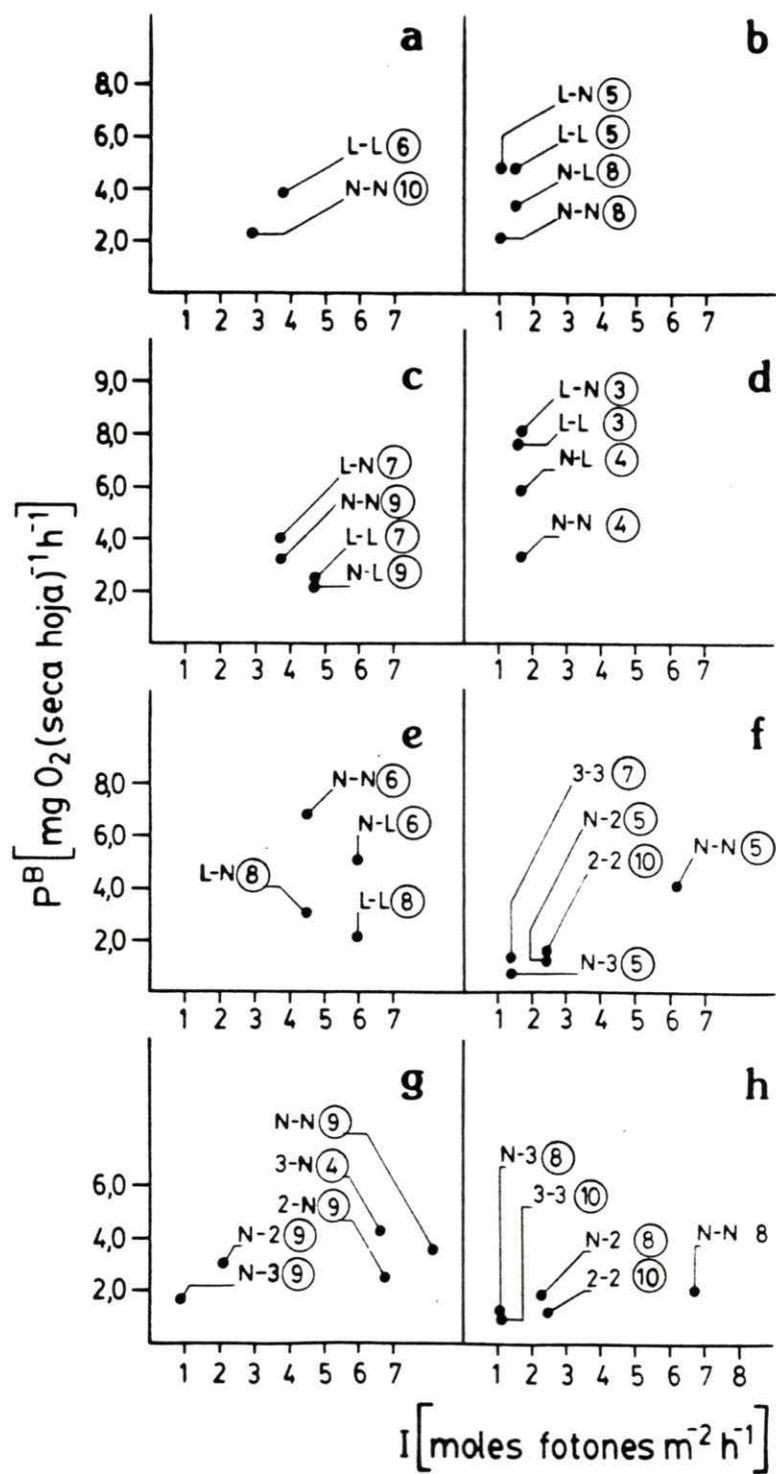
En la Fig. 16, se muestran los valores de  $P^B$  obtenidos en plantas que cultivadas en determinadas condiciones de luz, fueron incubadas a igual o diferentes condiciones lumínicas. En todos los experimentos  $P^B$  fue mayor cuando la concentración de Cl-a fue menor. En la zona limitada por luz ( $< 2$  moles fotones  $m^{-2} h^{-1}$ ) la eficiencia de la Cl-a es mayor, siendo  $2.6 mg g^{-1}$  suficientes para mantener la fotosíntesis alta. Una concentración mayor de Cl-a en este rango de luz, cambia su eficiencia. A intensidad de luz mayores,  $4$  moles fotones  $m^{-2} h^{-1}$ ,  $P^B$  disminuye en la mayoría de los experimentos por efecto de una menor eficiencia de la Cl-a (Fig. 16e) más que por efecto de fotoinhibición. La fotoinhibición probablemente pudo ocurrir en alguno de los experimentos, en el que diferentes concentraciones de Cl-a alcanzaron valores de  $P^B$  similares (Fig. 16c).

La varianza de un 80% observada en la curva de  $P^B$  vs  $I$  de plantas incubadas en condiciones de luz diferente a las cultivadas (Fig. 16), se atribuye a los tiempos de ajuste de *E. potamogeton* para responder a los cambios instantáneos de luz, comparado con la varianza del 20% presentada por los módulos cultivados e incubados en condiciones naturales (Fig. 15b).

**Fig. 16**  $P^B$  versus I de edad-estado 2 de *E. potamogeton* incubada en condiciones de luz igual o diferente a las de cultivo. Las concentraciones de Cl-a se indican en círculos. A continuación se señala la fecha y condiciones lumínicas de cultivo e incubación de los experimentos.

a) 31/7/86; b) 7/8/86; c) 19/8/86; d) 29/9/86; e) 9/10/86; f) 5/12/86; g) 17/12/86; h) 30/12/86.

<b>N-N</b>	natural en natural	<b>N-L</b>	natural en lámpara
<b>N-2</b>	natural en 40% de lo	<b>N-3</b>	natural en 12% de lo
<b>L-L</b>	lámpara en lámpara	<b>L-N</b>	lámpara en natural
<b>2-2</b>	40% de lo en 40% de lo	<b>2-N</b>	40% de lo en natural
<b>3-3</b>	12% de lo en 12% de lo	<b>3-N</b>	12% de lo en natural



## 6. Tasas de crecimiento y mortalidad, producción y tasas de recambio diaria por cohorte de ejes y biomasa por área ( $m^2$ ) en condiciones de luz natural y experimental

### 6.1. Tasas de crecimiento (G) y mortalidad (Z)

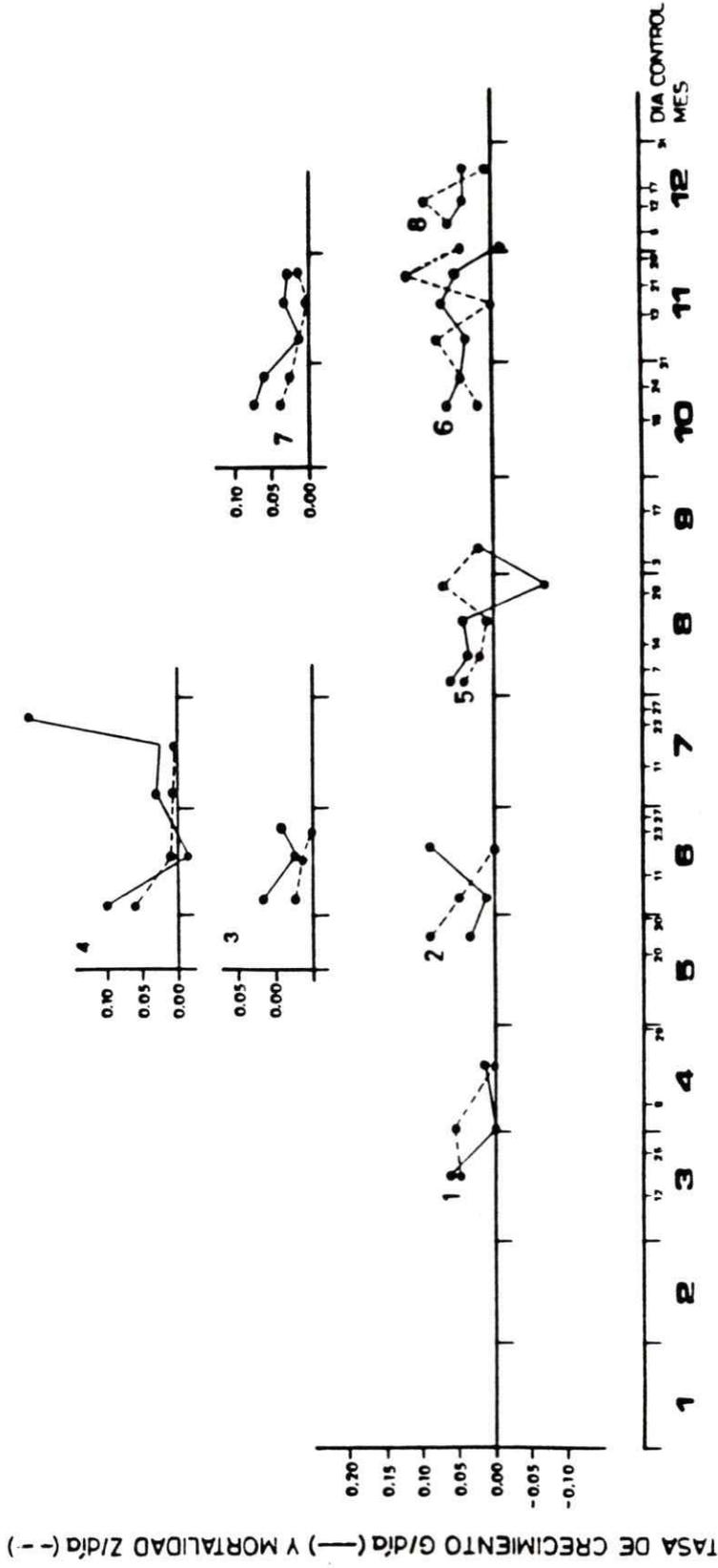
Valores puntuales de la tasa de crecimiento por día (G/día) por sobre  $0.10 \text{ g eje}^{-1} \text{ d}^{-1}$  se presentaron entre junio y julio (cohorte N° 4) cuando la radiación total diaria fue mínima. Sin embargo G/día en ningún periodo presentó tendencias claras de aumento o disminución.

Tasas de crecimiento con valores negativos se presentaron en las cohortes números 4, 5 y 6 ( $-0.014$ ,  $-0.073$  y  $-0.020 \text{ g eje}^{-1} \text{ día}^{-1}$  respectivamente) en junio, hacia fines de agosto y fines de noviembre respectivamente.

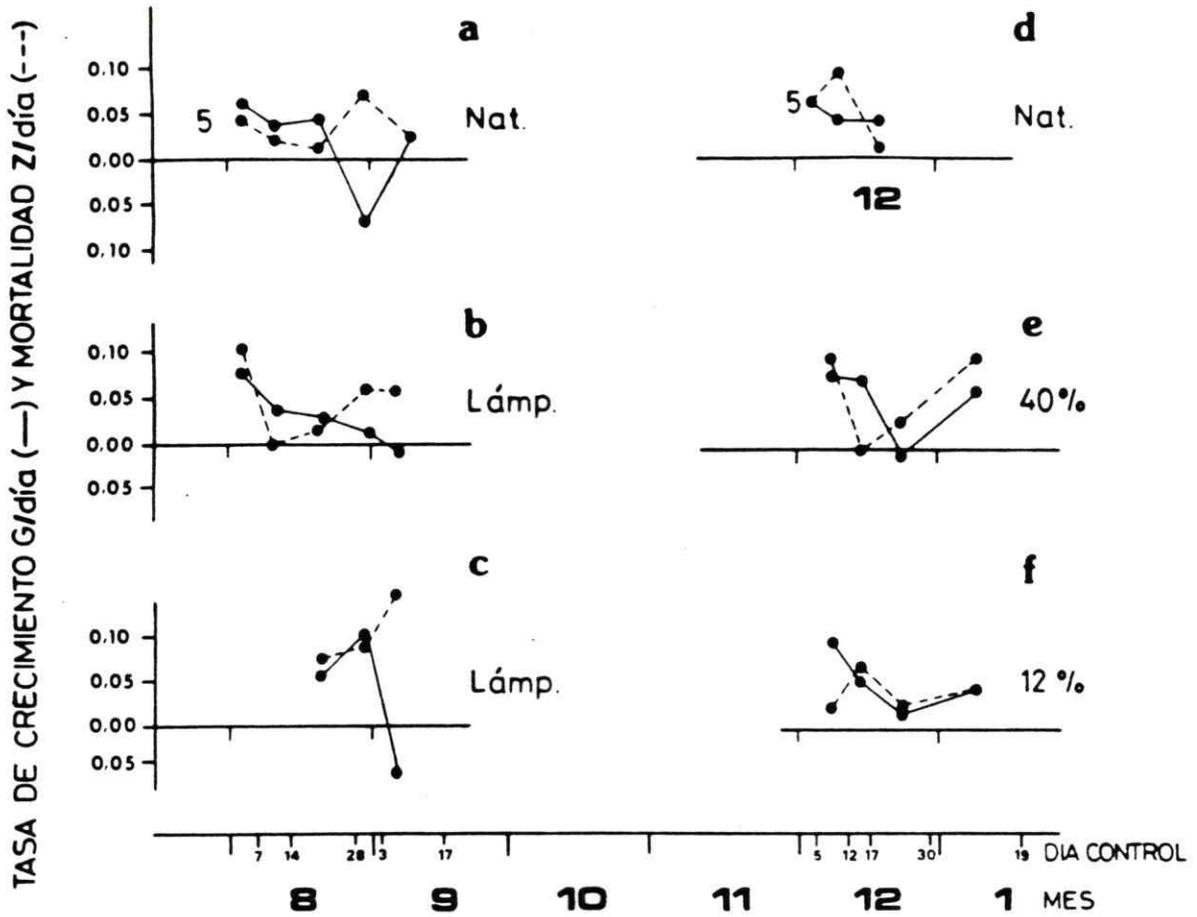
La tasa de mortalidad instantánea (Z/día) aumentó hasta  $0.119 \text{ verticilos eje}^{-1} \text{ día}^{-1}$  a fines de noviembre, alcanzando valores menores varias veces durante el año (Fig. 17, ---). En general G y Z tienen tendencias similares en los periodos iniciales de la cohorte, llegando a desfasarse totalmente en sus periodos medios y finales de vida (Fig. 17). Sin embargo Z también fue variable durante el año.

En plantas cultivadas bajo lámpara, G/día de la cohorte N° 5 tiende a mantenerse positivo hasta mediados de su ciclo de vida (Fig. 18a, 18b y 18c) y disminuye alcanzando valores negativos al final de dicho ciclo (septiembre), mientras que en condiciones naturales tiende a aumentar nuevamente. La tasa de mortalidad instantánea, Z/día en condiciones de cultivo bajo lámpara tiende a aumentar hacia el periodo final de crecimiento mientras que en condiciones de luz natural disminuye.

Al reducir experimentalmente la radiación solar incidente en un 40 y un 12%, G y Z presentan igual tendencia (Fig. 18e y 18f) a diferencia del



**Fig. 17** Tasa de crecimiento (G/día) (—) y de mortalidad (Z/día) (---), de verticilos en los 8 cohortes de ejes principales controlados durante 1986.



**Fig. 18** Tasa de crecimiento, G/día (—) y de mortalidad (Z/día) (---), de verticilos, obtenida en a) y d) condiciones naturales; b) y c) bajo lámpara; e) y f) bajo mallas: 40% de  $I_0$  y 12% de  $I_0$ .

control, donde ambas tasas están desfasadas. Al inicio del periodo de registro G/día aumenta en forma inversa al gradiente de luz (Natural, 40% y 12% de  $I_0$ ) desde 0.06, 0.08 hasta 0.15 respectivamente. En el periodo intermedio, G/día disminuye para volver a aumentar hacia el final del periodo de la cohorte, coincidiendo con un aumento de Z/día. En ambas condiciones de luz disminuida, G fue mayor que bajo condiciones naturales de cultivo con tendencia a maximizarse al comienzo y al final del periodo de crecimiento, en cambio Z/día aumentó sólo al final del ciclo.

## 6.2. Producción (Pd), tasas de recambio (P/B) y sobrevivencia de la cohorte

La producción instantánea en términos de biomasa por cohortes, obtenida a partir de la tasa de crecimiento instantáneo (G/día), de *E. potamogeton* cultivada en condiciones naturales, se presenta en la Tabla IV. Valores de producción mayores a 50 g cohorte<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>, ocurrieron entre fines de julio y noviembre (cohorte 5, 6 y 7). Aunque a fines de julio existió un máximo puntual en producción (546 g cohorte<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>), una mayor frecuencia sobre 50 g cohorte<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup> se produjo entre agosto y noviembre (cohortes 6 y 7). Del mismo modo, aunque el valor de producción mínimo ocurre a fines de septiembre (-150 g cohorte<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>), una mayor frecuencia con valores bajo los 50 g cohorte<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup> se obtuvo entre marzo a septiembre y durante diciembre (Tabla IV).

Las mayores producciones instantáneas por eje bajo luz artificial, oscilaron entre los 49 y 82 g cohorte<sup>-1</sup> (Tabla V) alcanzando valores mínimos de -8 y -22 g cohorte<sup>-1</sup>. Estos intervalos fueron mayores al encontrado en el control que osciló entre -150 y 69 g cohorte<sup>-1</sup>.

En condiciones de luz disminuida (40 y 12% de  $I_0$ ) el intervalo mayor de producción, sobrepasó el máximo obtenido en el control (80.9 y 48.9 vs 45 g cohorte<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>), mientras que los valores mínimos entre -10 y 14 g

TABLA IV

Producción de biomasa en peso seco y razón P/B diario de *E. potamogeton* en un día, en las cohortes mantenidas en condiciones de luz natural

N° cohorte	Fecha [mes/día/año]	Producción [g seco/cohorte/día]	P/B
			[g seco/cohorte/día] [biomasa en tn]
1	3/25/86	23,3	0,092
	4/8/86	-1,2	-0,005
	4/29/86	11,8	0,021
2	5/30/86	9,0	0,031
	6/11/86	2,8	0,011
	6/27/86	20,9	0,091
3	6/11/86	17,7	0,111
	6/23/86	8,2	0,023
	6/27/86	19,2	0,048
4	6/11/86	30,1	0,151
	6/27/86	-7,8	-0,019
	7/16/86	35,1	0,048
	7/24/86	48,4	0,03
	7/31/86	546,1	0,216
5	8/7/86	38,2	0,1
	8/14/86	36,2	0,042
	8/28/86	69,4	0,059
	9/3/86	-149,8	-0,069
	9/17/86	47,6	0,025
6	10/24/86	43,5	0,18
	10/31/86	58,2	0,051
	11/13/86	55,3	0,038
	11/21/86	110,7	0,072
	11/28/86	58,4	0,035
	12/5/86	296,8	0,41
7	10/24/86	58,9	0,156
	10/31/86	95,7	0,08
	11/13/86	34,5	0,019
	11/21/86	128,8	0,04
	11/28/86	136,6	0,031
8	12/12/86	37,2	0,087
	12/17/86	30,8	0,038
	12/30/86	45,4	0,06
			prom. = 0,057

TABLA Y

**Producción de biomasa en peso seco de eje y razón de P/B diario en E. potamogeton en un día, en cohortes mantenidas en condiciones de luz aumentada con lámpara y disminuída con mallas a un 40% y 12% de lo**

Experimento luz	Fecha control [mes/día/año]	Producción [g/cohorte/día]	P/B
			[g/cohorte/día] [biomasa en tn]
<b>Lámpara</b>	8/7/86	49,0	0,09
	8/14/86	32,1	0,05
	8/28/86	37,3	0,036
	3/9/86	20,8	0,016
	10/9/86	-7,9	-0,005
<b>Lámpara</b>	8/28/86	38,3	0,064
	9/3/86	82,2	0,103
	9/10/86	-21,5	-0,039
<b>40% de lo</b>	12/12/86	49,6	0,124
	12/17/86	75,5	0,089
	12/30/86	-10,0	-0,008
	1/20/86	80,9	0,037
<b>12% de lo</b>	12/12/86	48,9	0,148
	12/17/86	29,8	0,052
	12/30/86	13,8	0,025
	1/20/86	30,0	0,036

cohorte<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>, fueron menores a los 31 g cohorte<sup>-1</sup> obtenido en condiciones naturales.

Durante el año, la tasa de recambio (P/B) de las cohortes es variable sin mostrar tendencias a aumentar o disminuir por cohorte o entre cohortes siguiendo las mismas tendencias observadas para G/día.

Dada la variabilidad de P/B diario, se calculó el promedio anual de todas las cohortes para comparar con la literatura disponible. Este fue de 0.057 y considerando un periodo vital promedio de 60 días por cohorte, se obtiene un P/B promedio para cada cohorte de 3.4. Dado que el número de generaciones promedio durante 1986 fue de seis, se obtiene un P/B anual de 20. Este valor es superior al reportado por Margalef (1983) para helófitas cuyo P/B anual está entre 2 y 7 quien sin embargo no aclara como se realizaron los cálculos. El único dato comparable corresponde a P/B anual en zooplancton (Waters, 1976), para especies con 4 a 5 generaciones por año, donde P/B es de 20, disminuyendo para aquellas especies que presentan ciclos de vida muy largo. Westlake *et al* (1980) señala que existen pocos estudios que detallen los ciclos de vida y crecimiento anual en plantas acuáticas.

Los periodos de sobrevivencia de las 8 cohortes controladas en condiciones naturales de luz entre marzo y diciembre de 1986 (Fig. 19) estuvo entre los 22 y 67 días. El periodo de menor duración (cohorte 2) ocurrió en mayo, mientras que en el resto del año este periodo fue mayor a los 53 días tanto en condiciones naturales de luz como bajo lámpara y mallas (Fig. 20). La sobrevivencia de sólo 22 días detectada en la cohorte de mayo no se registró en las cohortes más próximas (marzo-abril y junio-julio). En general se observó que el tiempo de sobrevivencia de los ejes principales no mostró tendencia a aumentar o a disminuir en relación a la disponibilidad de luz anual.

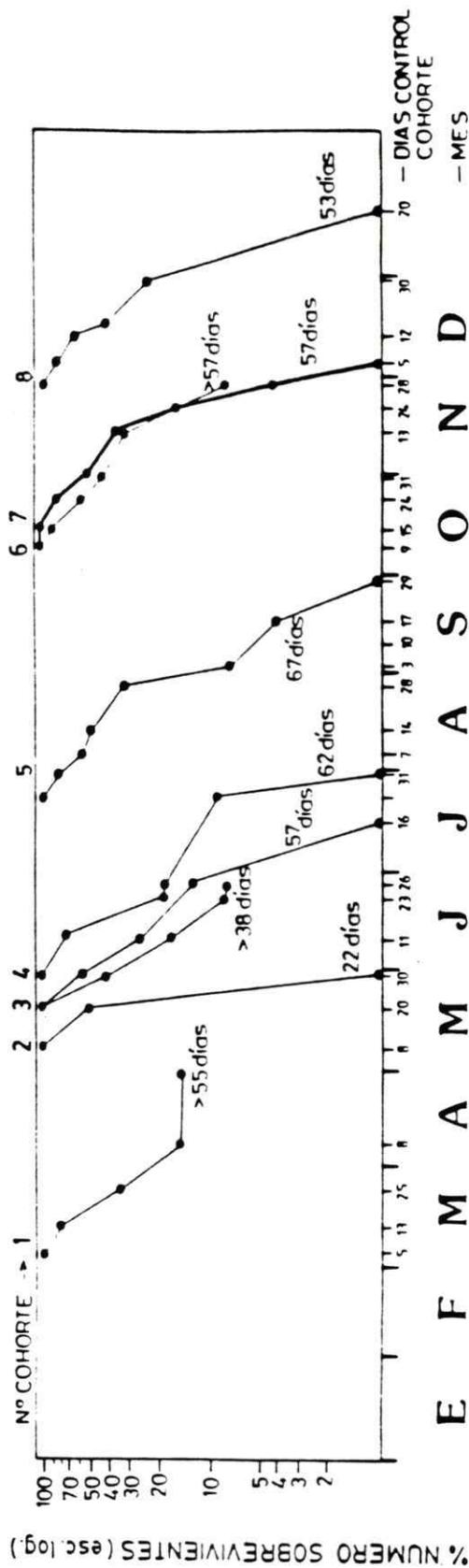
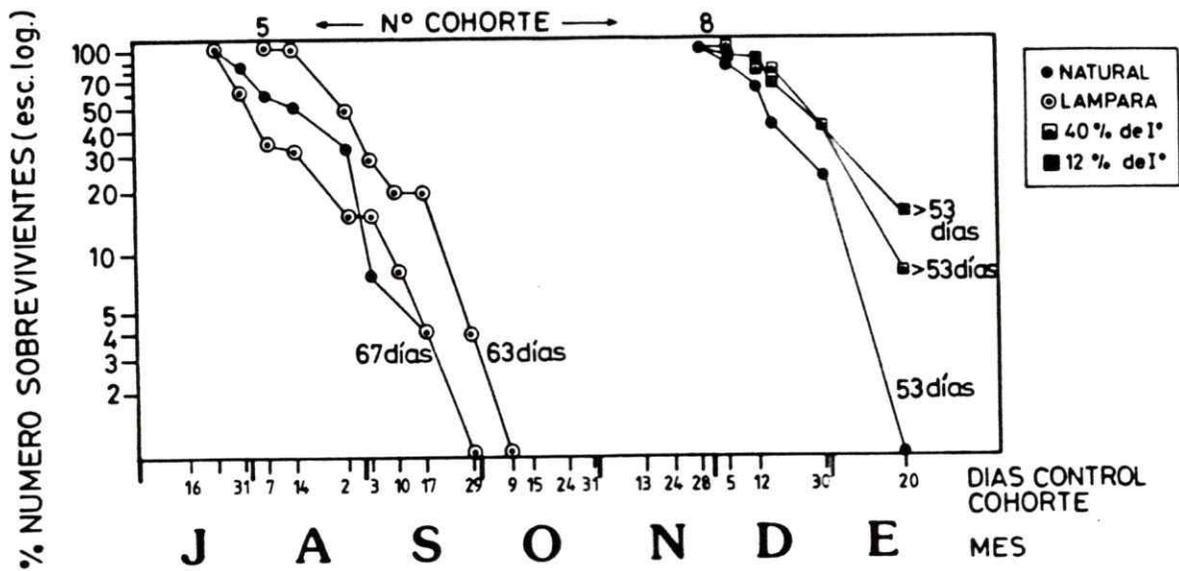


Fig. 19 Probabilidad de sobrevivencia porcentual de ejes principales de *E. potamogeton* cultivados en condiciones naturales de radiación.



**Fig. 20** Probabilidad de sobrevivencia porcentual de ejes principales de *E. potamogeton* cultivados en condiciones naturales (cohorte número 5 y 8), lámpara y mallas (40% y 12% de I°).

### 6.3. Biomasa por área ( $m^{-2}$ )

La biomasa por  $m^2$  presente en el lugar de colecta de *Elodea*, canal eferente, registró una biomasa alta en noviembre 1985 ( $647.7 \pm 240.1$  g  $m^{-2}$ ), semejante al máximo registrado en octubre de 1986 en las canastas (Tabla VI). Con posterioridad a noviembre 1985 se siguió controlando en ambos lugares sin embargo los resultados no resultaron comparables debido a las evidentes oscilaciones en los caudales y calidad del agua en el canal eferente, causada por las actividades propias desarrolladas en la piscicultura.

En las canastas control, la biomasa por  $m^2$  fue máxima en octubre con  $660.8$  g seco  $m^{-2}$ , disminuyendo en diciembre a un mínimo de  $122.1$  g seco  $m^{-2}$ . En junio y agosto de 1987, se obtuvieron valores intermedios (Tabla VI).

Bajo lámpara, la biomasa fue mayor a la registrada en el control:  $803.8$  versus  $660.8$  g  $m^{-2}$ , sin embargo por la falta de réplicas, no fue posible saber si las diferencias fueron significativas.

El uso de las biomásas máximas anuales utilizada por muchos investigadores, para comparar la producción de las plantas acuáticas, se debe al conocimiento insuficiente de los ciclos vitales y ciclos de crecimiento anual en las macrófitas. En general sólo se sabe que las diferencias estacionales son pequeñas a latitudes bajas y también a latitudes muy altas (Westlake, 1980). Con el fin de comparar resultados obtenidos con los que aparecen en la literatura, las mediciones puntuales de biomasa de *E. potamogeton* se expresaron en términos de carbono, considerando un factor de conversión de 45% de la biomasa total (Assis-Esteves, 1979). Para octubre y diciembre de 1986 los valores oscilaron entre  $55$  y  $297$  g C  $m^{-2}$  (Tabla VI). Estas cifras son algo superiores a los valores reportados por Margalef (1983) para plantas sumergidas, cuyo rango oscila entre los  $70$  y  $160$  g C  $m^{-2}$  (mediciones puntuales máximas tomadas durante el período de

TABLA VI

**Biomasa de *E. potamogeton* (g peso seco/m<sup>2</sup>) en el lugar de colecta (canal eferente) y en las canastas de cultivo instaladas en el canal aductor**

Ubicación	Fecha de colecta [mes/año]	Biomasa [g peso seco/m <sup>2</sup> ]
		Prom. ± DS
Lugar de colecta	10/85	396,0 ± 33,9
	11/85	647,7 ± 240,1
Canastas de cultivo	10/86	660,8
	10/86	* 803,8
	12/86	122,1
	6/87	522,6 ± 88,6
	8/87	357,3 ± 33,6

\* Cultivada bajo lámpara

crecimiento). En otra especie, *E. canadensis*, los valores reportados son de 72 y 91 g C m<sup>-2</sup> en el lago Alberto, hemisferio norte, y de 256 g C m<sup>-2</sup> en Australia (Nichols y Shaw, 1986; Bowmer *et al.*, 1984), llegando a un máximo de 450 g m<sup>-2</sup> (Denny, 1987).

Para estimar la biomasa en términos de Cl-a presente en un m<sup>2</sup> de *E. potamogeton*, se consideraron las biomásas registradas en las canastas durante 1986 (Tabla VI). Tomando la concentración de clorofila-a mínima (2.1 mg Cl-a [g hoja seca]<sup>-1</sup>), los valores fluctúan entre 244 y 1320 mg Cl-a m<sup>-2</sup> durante el año. Dado que un alto porcentaje de la biomasa de *Elodea* es tallo, cuyo aporte en Cl-a no es mayor al 10% del de las hojas, estos valores podrían estar sobreestimados. Considerando que el peso del tallo puede alcanzar hasta un 60% del peso total de los verticilos cuando su longitud se hace mayor (edad-estado 6), los valores estimados disminuirían al menos a la mitad. Si el cálculo es realizado con la máxima concentración en clorofila-a presente entre abril y junio (15.2 mg Cl-a [g seco hoja]<sup>-1</sup>) y la biomasa promedio medida en 1987 (Tabla VI), considerando que un 50% de la biomasa son tallos, el valor que se obtiene es 7 veces superior a los 108 a 600 mg Cl-a total m<sup>-2</sup> indicados para plantas acuáticas por Margalef (1983).

## DISCUSION

Los resultados obtenidos indican que *E. potamogeton* mostró una relación inversa entre concentración de Cl-a y luz disponible durante un año, similar al descrito por otros autores para fitoplancton, algas marinas y plantas superiores. Las mínimas concentraciones de Cl-a ocurrida a fines de septiembre, fueron 3 a 7 veces menores respecto al máximo en invierno. La Cl-a medida en plantas cultivadas en condiciones de luz natural, luz incrementada artificialmente y a un 40% de la radiación natural incidente ( $I_0$ ), comprueban el patrón inverso descrito. Sin embargo, en plantas cultivadas en condiciones de luz correspondientes a un 12% de  $I_0$ , la concentración de Cl-a obtenida fue inferior al de las plantas provenientes de luz natural y luz disminuida (40%), observándose frecuentemente blanqueamiento de las hojas. Probablemente este nivel de luz estuvo por debajo del límite mínimo de intensidad luminosa donde se da la relación inversa entre luz y Cl-a. Durante 1986, la radiación promedio diaria mínima en invierno fue un 22% del promedio máximo en verano.

El incremento de Cl-a durante noviembre, cuando existen altas irradiancias, podría atribuirse a la fotohistoria de la planta que se traduce en cambios en la concentración de pigmentos de la célula que le permite responder a los cambios de radiación solar diaria (Falkowski, 1981). Este efecto se manifiesta en la concentración de Cl-a en los ejes sombreados que recibieron menos luz, produciéndose una diferencia en la concentración de Cl-a a igual radiación solar acumulada un día antes de la medición. Los valores en Cl-a de los ejes sombreados presentan concentraciones mayores de Cl-a respecto a los valores que alcanzan los ejes expuestos a una densidad de flujo fotónico más alto. El criterio para hacer esta separación se basó en las concentraciones de Cl-a obtenida en los experimentos de luz natural y lámpara y su relación con la radiación total diaria un día antes de

la colecta. También se consideró el efecto de las concentraciones de Cl-a en la productividad específica, cuyo análisis se discute más adelante.

La relación proporcionalmente inversa entre la variación en Cl-a y la luz disponible durante el año, no se refleja en la actividad fotosintética de *E. potamogeton* y tampoco existe una relación directamente proporcional entre la Cl-a y actividad fotosintética (P y  $P^B$ ). Esta falta de proporcionalidad es posible observarla también bajo condiciones experimentales de luz (lámpara y mallas). En plantas cultivadas bajo lámpara, las variaciones de P y  $P^B$  no operan en la misma dirección ni son proporcionales a aquellas obtenidas en condiciones naturales de luz, aunque la Cl-a haya variado proporcionalmente. De acuerdo con esto, una estimación de P utilizando una simple relación lineal respecto de la concentración de Cl-a llevaría a error.

En relación a lo que ocurre con P durante el año, si se estandariza por biomasa (peso seco de hoja) tiende a mantenerse constante, sin embargo si se estandariza por Cl-a y se relaciona con la intensidad de luz (I), tiende a seguir un patrón similar al modelo hiperbólico rectangular que se obtiene en gradientes de luz instantáneos. Es necesario señalar que en el caso de este estudio, los valores fueron altamente variables porque cada experimento fue afectado por las distintas historias de luz en las concentraciones de Cl-a. Para el fitoplancton se ha reportado que frente a cambios repentinos en la disponibilidad de luz, se observa un ajuste mediante un cambio en la concentración de Cl-a relativamente rápido (1 a 8 horas, dentro de una misma generación de células) dependiendo de la especie y de las condiciones lumínicas de crecimiento (Riper *et al* 1979). Para plantas superiores, el tiempo de ajuste es del orden de días (Riper *op cit*). En *E. potamogeton* en el sistema de "Aguas Claras", un aumento en la concentración promedio de Cl-a durante el año requiere de al menos un día.

Cambios drásticos de intensidad luminosa como los realizados con

plantas cultivadas bajo lámpara y que fueron incubadas en condiciones de luz natural, confirman que *E. potamogeton* frente a variaciones de luz instantánea, tiene tiempos de respuesta mayores que 1 hora para ajustar la concentración de Cl-a. En relación a la absorción de fotones, es necesario considerar que ésta no sólo depende de la cantidad de pigmentos presentes, sino también de la posición y orientación de los cloroplastos dentro de la célula (Kirk, 1983). Estos cambios (e. g. distribución lateral o paralela a la pared celular, disposición alrededor del núcleo o a lo largo del eje, y/o variación en el tamaño de los cloroplastos) se relacionan con las variaciones de luz diarias instantáneas producida por la nubosidad parcial. El grado de esta respuesta en algunas plantas acuáticas superiores, macroalgas marinas y fitoplancton, está relacionado con la magnitud de los cambios en intensidad de la luz. Se ha indicado que el tiempo de respuesta es entre 2 minutos a 2 horas dependiendo de la especie, aunque su efecto en la fijación de carbono es poco clara aún (Kirk, 1983). Aún cuando en *Elodea* se hubiesen producido cambios en posición y orientación de los cloroplastos, parece ser la concentración de Cl-a el mecanismo significativo de regulación de la fotosíntesis específica.

La relación  $P^B$  vs I varió según la edad-estado de los verticilos. Para los extremos apicales, a diferencia del resto de las edades,  $P^B$  fue independiente de la RFA disponible. Ello puede atribuirse a la menor variabilidad anual en las concentraciones de Cl-a e incapacidad de ajuste de las hojas en sus estados incipientes de desarrollo. En relación a la senescencia de las hojas, se ha reportado que en plantas superiores al aumentar la edad se produciría una disminución del tamaño de las unidades fotosintetizadoras (e. g. Prézelin, 1981). Esta disminución según Prézelin (*op cit.*) hace que la asíntota de  $P^B$  vs I se produzca a intensidades de luz mayores. En *E. potamogeton* no fue posible observar dicha asíntota en las hojas de edad-estado 6 al compararla con las edades 2-5. Para la edad estado 2, la mayor variabilidad observada durante el año ocurre cuando las condiciones de luz son saturantes. Cuando la luz no es limitante (mayor a 2 moles de fotones  $m^{-2} h^{-1}$  o  $555 \mu E m^{-2} s^{-1}$ ) un aumento en

Cl-a sobre los 10 mg g seco hoja<sup>-1</sup>, disminuye su eficiencia clorofílica. Kirk (1983) señala que a mayor concentración de Cl-a en células fitoplanctónicas, los pigmentos son menos eficientes en la absorción de luz y lo mismo pudiera estar sucediendo en *Elodea*. Estas muestras en particular bien pudieron estar *in situ* afectadas por una densidad de flujo fotónico menor respecto al resto, los días previos a la colecta y por consiguiente presentaron alta concentración de Cl-a. En consecuencia, el efecto de la concentración de la Cl-a sobre  $P^B$  durante el año es el mismo que se observa en los experimentos de luz.

En condiciones de limitación de luz (< de 2 moles de fotones  $m^{-2} h^{-1}$ ) 2.6 mg Cl-a  $g^{-1}$  bastaron para mantener una fotosíntesis específica alta. Cuando la intensidad luminosa fue mayor a los 4 moles de fotones  $m^{-2} h^{-1}$  (1111  $\mu E m^{-2} s^{-1}$ ), al igual que en condiciones de saturación,  $P^B$  disminuyó. Esta disminución en la mayoría de los experimentos (en 7 de los 8 realizados) con intensidad de luz mayor a los 4 moles de fotones  $m^{-2} s^{-1}$ , se debió claramente a una baja eficiencia fotosintética de la clorofila-a mientras que uno sólo pudo deberse a fotoinhibición, sin poder atribuirlo con certeza a este mecanismo ya que la fotoinhibición a altas irradiancias aún no está completamente clarificado (Kirk, 1983). Considerando el efecto de la fotohistoria, gran parte de la variabilidad observada en  $P^B$  vs el gradiente de luz natural de incubación obtenido durante el año, puede ser explicada por el tiempo que requiere la planta para cambiar su concentración de la Cl-a según la radiación disponible durante la incubación.

La disminución en Cl-a ha sido reportado como el principal mecanismo a través del cual el fitoplancton superficial de sistemas alpinos logra mantener la máxima eficiencia fotosintética en el verano sin presentar inhibición (Tilzer y Schwarz, 1976). Este mismo mecanismo pudiera estar siendo utilizado por *E. potamogeton* para mantener un  $P^B$  máximo a intensidades de saturación de luz natural sobre los 6 moles de fotones  $m^{-2} h^{-1}$  (1700  $\mu E m^{-2} s^{-1}$ ). La mantención de  $P^B$  máx a altas irradiancias también ha sido encontrada en otras especies de macrófitas (Kirk, 1980).

Sondergaard (1989) indica no haber observado nunca fotoinhibición en plantas acuáticas sumergidas.

A baja intensidad de luz, a medida que aumenta la concentración de Cl-a por unidad de biomasa, se observa una baja eficiencia de la Cl-a en fitoplancton y plantas superiores que ha sido explicada en base a: mantener o disminuir la síntesis y/o actividad de la enzima RuBPco (Kirk, 1983); aumento en el número y/o tamaño de las unidades fotosintéticas así como de los tiempos de retorno fotoquímico (Falkowski, 1981); mantención o disminución de la síntesis de los componentes de la cadena transportadora de electrones (Kirk, 1983) y al bajo costo energético requerido por la célula para su mantención y crecimiento (Richardson *et al.*, 1982). Esto tendría un valor adaptativo desde el punto de vista energético tanto en el fitoplancton como en las plantas superiores (Kirk, 1982). El transporte de electrones y la carboxilación disminuyen así como también el recambio de pigmentos y de proteínas, a pesar de que el aparato cosechador de luz haya aumentado, dado que la disponibilidad energía solar es baja como para mantener dichos procesos en sus tasas máximas (Richardson *et al.*, 1982).

En *E. potamogeton* la baja eficiencia fotosintética de la Cl-a se produce cuando las condiciones de luz correspondían a intensidades saturantes de luz, sin embargo la productividad primaria estandarizada por unidad de biomasa (peso seco de hoja) tiende a mantenerse constante durante el año. Esto indicaría que la enzima carboxilasa no aumenta ni disminuye paralelamente al contenido celular de Cl-a, así como tampoco parecieran hacerlo los componentes de la cadena transportadora de electrones.

La capacidad de aumentar la clorofila a baja radiación es característico de las especies fitoplanctónicas de estrategia "sombra" (e. g. Falkowski, 1981; Gallegos *et al.*, 1983), sin embargo la relación  $P$  vs  $I$  presenta valores menores de los parámetros fotosintéticos  $I_k$ ,  $P_m$ ,  $P_m^B$  e inhibición también a intensidades menores de luz que los encontrados en

*E. potamogeton.*

Se ha reportado que el potencial fotosintético en fitoplancton (Richardson *et al.*, 1982) y en plantas acuáticas superiores (Goldsborough y Kemp, 1988), no se pierde cuando crecen a bajas intensidades de luz, aunque los mecanismos involucrados en el proceso no han sido totalmente dilucidados (Richardson *et al.*, 1982). Pareciera ser esta la razón para que la productividad primaria (P) obtenida en las plantas incubadas en condiciones de luz mayores y menores a las que fueron cultivadas se ubican en el rango de variabilidad natural de P. Sólo P obtenido en plantas cultivadas en condiciones de luz natural e incubadas a un 12% de  $I_0$ , tiende a ser más bajo que los valores obtenidos en verticilos cultivados e incubados en condiciones de luz natural. Estos resultados se explican porque este tratamiento está en un nivel de luz menor que la mínima radiación de invierno.

En relación a la tasa de crecimiento, la existencia de una buena correlación entre las tasas de fotosíntesis y las tasas de crecimiento para fitoplancton ha sido señalado por Harris (1978). En las comunidades fitoplanctónicas, un control celular del patrón metabólico, les permitiría mantener una tasa de crecimiento lo más constante posible. El mismo autor señala para las especies fitoplanctónicas, cambios en el metabolismo y crecimiento celular según sea el nivel de luz de los cultivos. En 2 niveles de luz: a irradianzas saturantes y subsaturantes, la tasa de crecimiento se mantiene sin cambios. Tasas fotosintéticas obtenidas a irradiancias saturantes fueron máximas, mientras que a irradiancias subsaturantes, las tasas fotosintéticas disminuyeron. Sin embargo la tasa máxima de crecimiento se mantuvo a expensas de la disminución de los productos de reserva.

En *E. potamogeton* fue posible observar que las tasas de crecimiento (G) y de mortalidad (Z) instantáneo aunque variable al igual que la tasa fotosintética ( $P_m$ ), se mantuvieron sin grandes variaciones durante el año.

El aumento de Cl-a en los meses de radiación solar mínima así como también por efecto de una exposición de los ejes a una menor densidad de flujo fotónico durante noviembre y diciembre, le permite mantener sin grandes oscilaciones sus biomásas y producción cohorte<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup> y P/B durante el año.

Puede concluirse que al igual que lo señalado para ciertas especies de fitoplancton que viven sometidos a bajas intensidades de luz y en consecuencia, poseen en alguna medida, la habilidad de satisfacer sus requerimientos de energía solar cuando están sometidas a las constantes turbulencias del agua (Richardson *et al.*, 1982), plantas enraizadas como *E. potamogeton* que es capaz de mantener altas tasas fotosintéticas a baja intensidad de luz y desarrollar mecanismos a una escala temporal diferente a la del fitoplancton, puede también enfrentar las fluctuaciones de luz diarias de manera de mantener su producción primaria durante todo el año. Estos resultados concuerdan con Goldsborough y Kemp (1988) en el sentido que las respuestas fisiológicas y/o morfológicas de las plantas acuáticas a cambios de luz, son una ventaja para la sobrevivencia.

Ciclos de vida corto como los de las cohortes de *E. potamogeton* le confieren altas tasas de retorno anual de la población. Su sobrevivencia aunque variable, nunca fue mayor a 2 meses y sólo tendió a ser mayor respecto al control en plantas cultivadas en un 40% y 12% de lo durante diciembre. Sin embargo en las cohortes de invierno este aumento en las sobrevivencias no fue diferenciable de aquellas en condiciones de luz alta por los efectos de sombreado en noviembre y diciembre.

Dada la alta tasa de recambio poblacional de ejes en *E. potamogeton* de 6 cohortes al año, es indispensable, para precisar las estimaciones de producción primaria anual en otras plantas acuáticas similares, considerar estudios detallados de los ciclos de vida anuales.

La plasticidad que presenta *E. potamogeton* para variar ampliamente

la concentración de Cl-a, aumentándola durante los meses de baja radiación solar (invierno) y durante los meses de noviembre y diciembre por efecto de una menor densidad de flujo fotónico, es el mecanismo que le permite obtener la energía solar necesaria para mantener constantes las tasas fotosintéticas de las hojas así como las tasas de crecimiento y de productividad en biomasa de las cohortes de ejes durante el año. Las condiciones físicas y químicas del sistema de Aguas claras principalmente nutrientes no limitantes para el crecimiento y temperatura constante en 16°C, mantienen la actividad fotosintética y el crecimiento de *E. potamogeton* sin observar periodos de invernación durante la estación fría y de mínima radiación solar diaria en el año como sucede en su congénere *E. canadensis*. Se ha reportado que la productividad primaria máxima en *E. canadensis* se alcanza los 20°C (Bowmer *et al.*, 1984) y pudiera ser que también la actividad fotosintética a los 16°C en *E. potamogeton*, estuviera cercana a su tasa máxima.

**Bibliografía**

- Allen, K. R.** 1951. Relation between production and biomass. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 28: 1573-1581.
- Assis-Esteves, F.** 1979. *Ecología de Macrofitas Acuáticas. Guía de Aula práctica.* Universidad Federal de Sao Carlos, Depto. de Ciencias Ecológicas, Programa de Pos-Graduacao em Ecología e Recursos Naturais. 38 pp.
- Best, E.P.H.** 1982a. The aquatic macrophytes of Lake Vechten. Species composition, spatial distribution and production: 66-67. In: Gulati, R.D. and S. Parma (Eds.) *Studies on Lake Vechten and Tjenkemeer, The Netherlands.* W. Junk publishers. 383 pp.
- Best, E.P.H.** 1982b. Growth modelling in aquatic macrophytes: 102-III. In: Symoens, J.J., S.S. Hooper and P. Campere (Eds.). *Studies on Aquatic Vascular Plants.* Royal Botanical Society of Belgium, Brussels.
- Boardman, N K.** 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28:355-377.
- Boston, H. L., M. S. Adams and J. D. Madsen.** 1989. Photosynthetic strategies and productivity in aquatic systems. *Aquat. Bot.* 34 (1-3): 27-57
- Bowes, G. and M. E. Salvucci.** 1989. Plasticity in the photosynthetic carbon metabolism of submersed aquatic macrophytes. *Aquat. Bot.* 34:254-266.

- Bowmer, K.H., D.S. Mitchell and D.L. Short.** 1984. Biology of *Elodea canadensis* Mich. and its management in australian irrigation systems. *Aquat. Bot.* 18: 231-238.
- Coutinho, R. y R. Zingmark.** 1987. Diurnal photosynthetic responses to light by macroalgae. *J. Phycol.* 23: 236-343.
- Dellarossa, V. y P. Moller.** 1985. Cinética del crecimiento de *Limnobiium laevigatum*. VI Taller Nacional de Limnología. Universidad Austral de Chile y Comité Limnológico Nacional. Resumen mimeografiado.
- Denny, P.** 1987. Mineral cycling by wetland plants - a review. *Arch. Hydrobiol. Beih.* 27: 1-25.
- Espinosa, M.** 1927. Notas botánicas. I. La polinización de la *Elodea potamogeton* (Best.). *Rev. Chil. Hist. Nat.* 31: 150-156.
- Falkowski, P.** 1981. Light-shade adaptation and assimilation numbers. *J. of Plank. Res.* 3 (2): 203-216.
- Gabrielson, J.O., M.A. Perkins and E.B. Welch.** 1984. The uptake, translocation and release of phosphorus by *Elodea densa*. *Hidrobiol.* 111: 43-48.
- Gallegos, C. L., T. Platt, W. G. Harrison and B. Irwin.** 1983. Photosynthetic parameters of arctic marine phytoplankton: Vertical variations and time scales of adaptation. *Limnol. Oceanog.* 28 (4): 698-708.
- George, D.G. and R.W. Edwards.** 1974. Population dynamics and production of *Daphnia hyalina* in a eutrophic reservoir. *Freshwat. Biol.* 4: 445-465.

- Gerloff, G. C. and Krombholz, P. H.** 1966. Tissue analysis as a measure of nutrient availability for the growth of angiosperm aquatic plants. *Limnol. Oceanogr.* 11: 529-537.
- Grime, J. P.** 1979. *Plant strategies and vegetation process.* Wiley, New York, NY. 222 pp.
- Goldsborough, W. y W.M. Kemp.** 1988. Light responses of a submersed macrophyte: Implications for survival in turbid tidal waters. *Ecology* 69(6): 1775-1786.
- Golterman, H.L., R.S. Clymo and M.A.M. Ohnstad, (Eds.)** 1978. *Methods for physical and chemical analysis of fresh waters.* IBP Handbook N<sup>o</sup> 8. 2nd edn. Blackwell, Oxford. 213 pp.
- Harper, J.L.** 1980. Plant demography and ecological theory. *Oikos* 35: 244-253.
- Harper, J.L. and A.D. Bell.** 1979. The population dynamics of growth form in organisms with modular construction: 29-52. In: Anderson, R.L. (Ed.) *Population dynamics.* Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- Harris, G.P.** 1978. Photosynthesis, productivity and growth: the physiological ecological of phytoplankton. *Arch. Hydrobiol. Beich.* 10: 1-171.
- Hough, R.A. and R. Wetzel.** 1977. Photosynthesis pathways of some aquatic plants. *Aquat. Bot.* 3: 297-313.

- Jassby, A.D. and T. Platt.** 1976. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnol. and Oceanogr.* 21(14): 540-547.
- Jeffrey, S.W. and G.F. Humphrey.** 1975. New spectrophotometric equation for determining chlorophylls a, b and c and c1 in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochimie u Physiologie d. Pflangen* 167: 191-194.
- Kirk, J. T. O.** 1983. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge. 361 pp.
- Mann, K.H.** 1969. The dynamics of aquatic ecosystems. *Adv. Ecol. Res.* 6: 1-81.
- Margalef, R.** 1983. *Limnología*. Ediciones Omega. S.A. 1010 pag.
- Mathews, C.P.** 1970. Estimates of production with reference to general surveys. *Oikos* 21: 129-133.
- Mathews, C.P. and D.F. Westlake.** 1969. Estimation of production by populations of higher plants subject to high mortality. *Oikos* 20: 156-160.
- Nichols, S.A. and B.H. Shaw.** 1986. Ecological life histories of the three aquatic nuisance plants, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton crispus* and *Elodea canadensis* *Hydrobiol.* 131: 3-21.
- Ondok, J.P., J. Pokorny and J. Kvet.** 1984. Model of diurnal changes in oxygen, carbon dioxide and bicarbonate concentrations in a stand of *Elodea canadensis* *Michx. Aquat. Bot.* 19: 293-305.

- Pizarro, G. y M. Mahu.** 1986. Plantas acuáticas de algunos ecosistemas lóticos y lénticos de la Región Metropolitana. Santiago, Chile. Unidad de Investigación. Facultad de Ciencias. Universidad de Chile. 20 pags.
- Pizarro, G., M. Mahu, V. Montecino y H. Muhlhauser.** 1985. Comparación de tres sistemas lóticos de la Región Metropolitana de Santiago. Resultados preliminares. VI Taller Nacional de Limnología. Universidad Austral de Chile y Comité Limnológico Nacional. Resumen mimeografiado.
- Pokorny, J., J. Kvet, J.P. Ondok, E. Toul and I. Ostry.** 1984. Production-ecological analysis of plant community dominated by *Elodea canadensis* Michx. Aquat. Bot. 19: 263-292.
- Prézelin, B.** 1981. Light reactions in photosynthesis. In: Platt, T. (Ed.) Physiological bases of phytoplankton Ecology. Can. Bull. Fish. Aq. Sc. 210: 1-43.
- Prins, H. B. A. and J. T. M. Elzenga.** 1989. Bicarbonate utilization function and mechanism. Aquat. Bot. 34: 85-104.
- Ramírez, C., J. San Martín y B. Palma.** 1985. Flora y vegetación hidrófila de la Laguna El Peral, V Región. VI Taller Nacional de Limnología. Universidad Austral de Chile y Comité Limnológico Nacional.
- Ramírez, C. y N. Añazco.** 1982. Variaciones estacionales en el desarrollo de *Scirpus californicus*, *Typha angustifolia* y *Phragmites communis* en pantanos valdivianos. Chile. Agrosur 10: 111-123.

- Ramírez, C., R. Godoy y E. Hauenstein.** 1981. Las especies de "luchecillos" (Hychocharitaceae) que prosperan en Chile. An. Mus. Hist. Nat. 14: 47-55.
- Ramus, J. and J. van der Meer.** 1983. A physiological test of the theory of complementary chromatic adaptation. I. Color mutants of red seaweed. J. Phycol. 19: 86-91.
- Ramus, J.** 1981. The capture and transduction of light energy: 458-492. In: C. Lobban and M. Wynne (Eds.). The biology of seaweeds. University of California Press, Berkeley and Los Angeles. 786 pp.
- Ramus, J., F. Lemons and C. Zimmerman.** 1977. Adaptation of light-harvesting pigments to downwelling light and the consequent photosynthetic performance of the eulittoral rockweeds *Ascophyllum nodosum* and *Fucus vesiculosus*. Mar. Biol. 42: 293-303.
- Ramus, J., S. I. Beale, D. Mauzerall and K. Howard.** 1976a. Changes in photosynthetic pigment concentration in seaweeds as a function of water depth. Mar. Biol. 37: 223-229.
- Ramus, J., S. I. Beale and D. Mauzerall and K. Howard.** 1976b. Correlation of changes in pigment content with photosynthetic capacity of seaweeds as a function of water depth. Mar. Biol. 37: 231-238.
- Richardson, K.** 1984. Fisiología del fitoplancton. En: N. Bahamonde Y S. Cabrera (Eds.). Embalses, fotosíntesis y productividad primaria: 123-126. Universidad de Chile. Alfa Beta Impresores, Santiago-Chile. 236 pp.

- Richardson, K., J. Beardall and J. A. Raven.** 1983. Adaptation of unicellular algae to irradiance: An analysis of strategies. *New Phytol.* 157-191.
- Ricklefs, R. E.** 1974. *Ecology*. Chiron Press Inc. Newton, Massachusetts. 861 pp.
- Ricker, W. E.** 1946. Production and utilization of fish populations. *Ecol. Monogr.* 16: 373-391.
- Riper, D. M., T. G. Owens and P. G. Falkowski.** 1979. Chlorophyll turnover in *Skeletonema costatum*, a marine plankton diatom. *Plant. Physiol.* 64: 49-54.
- Saffo, M. B.** 1987. New light on seaweeds. *Bio. Sci.* 37 (9): 654-664.
- Saiz, F., P. Dominguez y B. Palma.** 1980. Ingresos alóctonos, composición química del agua y taxocenosis de hidrófitas en el estero Limache. *An. Mus. Hist. Nat.* 13: 133-144.
- Sand-Jensen, K. and D. M. Gordon.** 1984. Differential ability of marine and freshwater macrophytes to utilize  $\text{HCO}_3^-$  and  $\text{CO}_2$ . *Mar. Biol.* 80: 247-253.
- Sculthorpe, C.D.** 1967. *The biology of aquatic vascular plants*. Edward Arnold, London. 610 pp.
- Sondergaard, M.** 1988. Photosynthesis of aquatic plants under natural conditions. In: J. J. Symoens (Ed.). *Vegetation of inland waters*. ISSN 90, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 385 pp.

- Sorrel, B.K. and F.I. Dromgoole.** 1986. Errors in measurements of aquatic macrophyte gas exchange due oxygen storage in internal airspaces. *Aquat. Bot.* 24: 103-114.
- St. John, H.** 1963. Monographs of the genus *Elodea* (Hydrocharitaceae). Part 3. The species founds in northern and eastern south America. *Darwiniana*. 12(4): 639-652.
- Stevenson, J. C.** 1988. Comparative ecology of submersed grass beds in freshwater, estuarine, and marine environments. *Limnol. Oceanogr.* 33(4): 867-893.
- Talling, J.F.** 1973. The application of some electrochemical methods to the measurement of photosynthesis and respiration in fresh waters. *Freshwat. Biol.*, 3: 335-362.
- Tilzer, M. and K. Schwarz.** 1976. Seasonal and vertical patterns of phytoplankton light adaptation in a high mountain lake. *Arch. Hydrobiol.* 77 (4): 488-504.
- Tsuzuki, M. and S. Miyachi.** 1989. The function of carbonic anhydrase in aquatic photosynthesis. *Aquat. Bot.* 34: 59-83.
- Vollenweider, R.A.** 1969. A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments. In: IBP Handbook N<sup>o</sup> 12. Blackwell Scient. Publ. 213 pp.
- Wassman, E. R. and J. Ramus.** 1973. Primary production measurements for the green seaweed *Codium fragile* in Long Island Soud. *Mar. Bio.* 21: 289-297.
- Waters, T.F.** 1976. Secondary production in inland waters. In: Macfadyen A.P. (ed.) *Advances in Ecological Research* : 91-164.

- Westlake, D. F., M. S. Adams, M. E. Bindloss, G. G. Ganf, G. C. Gerloff, U. T. Hammer, P. Javornicky, J. F. Koonce, A. F. H. Marker, M. D. Mc Cracken, B. Moss, A. Nauwerck, I. L. Pyrina, J. A. P. Steel, M. Tilzer and C.J. Walters.** 1980. Primary production. In: Le Cren and R. H. Lowe-Mc Connell (Ed.). The functioning of freshwater ecoswystems. IBP N<sup>o</sup> 22, Cambridge Univ. Press. 588 pp.
- Wetzel, R.G.** 1975. Limnology. W.B. Saunders Company Philadelphia, London, Toronto. 743 pp.
- Zahradnik, P.** 1981. Methods for chemical analysis of inland waters. Limnologisches Institut Osterreichische Akademie der Wissenschaften. 43 pp.

**A N E X O**

### ANEXO 1

**Factores físicos y químicos del agua medidos en el canal aductor en el recinto de la piscicultura de Aguas Claras entre los años 1984 y 1985**

<b>Fecha</b> [mes/día/año]	<b>temperatura</b> [°C]	<b>alcalinidad</b> [mE]	<b>pH</b>	<b>conductividad</b> [μS cm <sup>-1</sup> ]	<b>oxígeno disuelto</b> [mg O <sub>2</sub> l <sup>-1</sup> ]
1/17/84	16,50	4,62	7,50	-	6,96
2/23/84	15,00	4,60	7,20	1634,00	7,20
3/26/84	16,00	4,56	7,60	1320,90	7,37
8/23/84	14,00	4,25	8,70	1711,20	6,82
10/6/84	15,80	4,30	7,80	1764,00	6,76
11/14/84	14,20	2,48	7,30	1178,60	-
11/8/85	16,00	-	-	1200,00	-
11/15/85	16,00 16,00 16,50	4,48 4,56 -	- - -	- - -	- - -
11/26/85	16,50	-	-	-	-