

CONTRIBUCIÓN AL CONOCIMIENTO LIMNOLÓGICO DEL RÍO PARAGUAY EN SU TRAMO INFERIOR

Carlos A. BONETTO * , Argentino A. BONETTO **
y Yolanda ZALOCAR *

SUMMARY: Contribution to the limnological knowledge of the Paraguay river in its lower section.

The main limnological features of the Paraguay river have been studied in two sampling sites: La Herradura and Puerto Bermejo stations. The former is situated above the confluence with the Bermejo river and the latter is located below the confluence.

The phytoplankton community has been dominated by Diatomophyceae (mainly *Melosira granulata*) and Chlorophyceae (mainly *Monoraphidium*, *Schroederia* and *Scenedesmus*). Cryptophyceae (*Cryptomonas*) and Dinophyceae (*Peridinium*) have always been present in low percentage. Cyanophyceae have usually been less than 4% of the total population density.

In the low water period of the summer 1978-1979, the maximum phytoplankton density was estimated in 4 000 ind./ml and the production in 750 mg C/m² d. During the flood period of May through October the lowest phytoplankton density (160 ind./ml) and production (60 mg C/m² d) were measured.

Variations in the suspended solid content and salinity of the water are discussed in relation to the hidrologic regime of the river.

The huge amount of sediments carried by the Bermejo river to the lower Paraguay produces a drastic decrease in the transparency, phytoplankton density and production of the waters. On the other hand, conductivity, suspended solids and nutrients are highly increased.

* Becarios del CONICET-CECOAL , C.C: 291, 3400 Corrientes.
** Miembro de la Carrera del Investigador Científico del CONICET, Argentina.

ECOSUR	Argentina	ISSN 0325 — 108X	v.8	n. 16	pág. 55-88	Setiembre 1981
--------	-----------	---------------------	-----	-------	---------------	-------------------

CARACTERIZACIÓN SUMARIA DE LA CUENCA DEL RÍO PARAGUAY

El río Paraguay nace en la parte central de la meseta de Parecis (Mato Grosso, Brasil), en una región caracterizada por permitir la contactación de los afluentes de dos grandes cuencas hidrográficas, la del Amazonas y la del Paraná. Dicha meseta se caracteriza fisiográficamente por carecer de una efectiva línea divisoria de las aguas, de manera tal que durante las intensas precipitaciones se establecen comunicaciones entre ambas cuencas.

El origen del río propiamente dicho, se produce en un paraje llano, pantanoso, llamado "Brejal das Sete Lagoas", corriendo los primeros 200 km por un amplio valle excavado en los terrenos sedimentarios formados por areniscas y esquistos arcillosos. Este tramo, caracterizado por la acción erosiva de las aguas, se considera la parte superior del curso, extendiéndose hasta la desembocadura del río Jaurú, a 2 200 km de la confluencia con el Paraná (Tossini, 1941).

La zona inferior de la cuenca de alimentación, que se extiende entre la boca del Jaurú y en Apa, está constituida por una amplísima depresión, de unos 80 000 km², cuya cubeta en algunas secciones alcanza más de 250 km de ancho, y hacia la cual convergen numerosos arroyos y ríos que la alimentan e inundan formando el llamado "Pantanal". El Pantanal está constituido por un sistema ramificado de depresiones, por las que aportan sus aguas hacia el cauce principal los afluentes más importantes como el San Lorenzo, el Pequirí, el Cuyabá, el Candelaria y el Yacuary, entre otros.

Aguas abajo de esta formación se extiende un largo canal de descarga de 930 km de longitud, hacia la desembocadura en el Paraná.

El clima de la región, según la clasificación estacional de Troll (1965) correspondería al tropical, perteneciendo la parte superior de la cuenca a una subzona de clima tropical con lluvias veraniegas (7 a 9 meses), con tendencia, aguas abajo, a transformarse paulatinamente en otra de clima tropical sin ninguna o corta interrupción de la estación lluviosa (9 a 12 meses). El valor medio de las precipitaciones en la cuenca de recepción es aproximadamente de 1 350 mm anuales. Tales lluvias son almacenadas en el Pantanal que regula el derrame del río, disminuyendo los pulsos de las crecientes y aumentando el caudal durante los estiajes.

La pendiente longitudinal de la cuenca es muy reducida y uniforme. Como resultante de estos factores, el río posee un régimen muy estable y regular a lo largo del ciclo anual.

Dicho régimen presenta una modificación de fases entre el cauce superior y el inferior. En San Luis de Cáceres, al igual que en el río Cuyaba, y en otros afluentes de la cuenca superior, el periodo de creciente culmina en febrero como consecuencia de las mayores lluvias estivales. En Puerto Sastre, Bahía Negra o Corumbá, al igual que en el conjunto de localidades ubicadas aguas abajo del área del pantanal, las crecientes culminan en el mes de junio, con estiajes que se prolongan hasta los meses de diciembre, enero y febrero, es decir con un retardo de cuatro meses, debido al efecto de retención y modulación producido en dicha área. En su último tramo, en la proximidad de la

desembocadura, el régimen hidrológico se torna más irregular debido a la discordancia con el de sus principales afluentes, los ríos Tebicuarí, Pilcomayo y Bermejo, de crecientes estivales, que aportan en esa época del año un caudal conjunto de 2 500 m³/s, poco inferior al del Paraguay, que en ese periodo suele ser de 3 000 m³/s.

Una leve pendiente, especialmente en la última parte de su recorrido, incrementa la importancia del remanso hidrodinámico, provocado por el Paraná, cuyos efectos se hacen sentir a una distancia variable aguas arriba, pudiendo sobrepasar la ciudad de Asunción.

METODOLOGÍA

La temperatura del agua fue medida con termómetro eléctrico YSI.

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

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

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

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

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

Los análisis de nitratos, fosfatos y demanda química de oxígeno se realizaron siguiendo las técnicas descriptas por el Standard Methods (APHA, 1974). Los nitratos por el método del ácido fenildisulfónico; los fosfatos por reducción del ácido molibdofosfórico con cloruro estañoso y la DQO por oxidación con permanganato.

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

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

Para la determinación de la productividad primaria del fitoplancton se escogió el método basado en la aplicación del carbono radioactivo descrito inicialmente por Steemann Nielsen (1952), atendiendo algunas modificaciones que fueron propuestas posteriormente por otros autores (Strickland y Parsons, 1960; Goldman, 1968; Vollenweider, 1974).

Las determinaciones se llevaron a cabo, en todos los casos, mediante incu-

baciones "in situ" de columnas de botellas claras y oscuras. Las muestras se obtuvieron a distintas profundidades con captador de Van Dorn, adaptado para operar horizontalmente. A cada botella de incubación se le agregó 3 μCi de $^{14}\text{CO}_3\text{Na}_2$, en solución de Na OH 0,05 N (Vollenweider, 1974), y se resuspendieron a la profundidad que fueron tomadas. Una vez finalizada la incubación las muestras se fijaron con formol al 40% (Strickland y Parsons, 1960).

El contenido de las botellas fue filtrado a través de filtros Millipore HAWP, de 47 mm de diámetro y 0,45 μ de poro. Los filtros fueron secados al vacío y en frío. Posteriormente se los introdujo en recipientes de vidrio apropiados ("vials"), conteniendo la solución centelleadora y se determinó su actividad en un contador de centelleo líquido Beckman LS-250.

El solvente utilizado fue tolueno y la solución centelleadora se preparó con el agregado de 6 g/l de 2,5 Difeniloxazol (PPO), 0,0075 g/l de 1,4 di 2-(5-feniloxazolil)-benzeno (POPOP) y 2 ml/l bisolvente Beckman.

La eficiencia de detección se calcula para cada muestra separadamente por el método del Standard Externo, observando la disminución en la actividad leída de una fuente de radiación incorporada al equipo, de actividad absoluta conocida.

La fracción de carbono radiactivo fijada por el fitoplancton respecto del contenido total de carbono radioactivo agregado, guarda la misma relación que la fracción del carbono no radioactivo fijado respecto del total presente en la muestra:

$$\frac{{}^{14}\text{C}_{\text{asimilado}}}{{}^{14}\text{C}_{\text{total}}} = \frac{{}^{12}\text{C}_{\text{asimilado}}}{{}^{12}\text{C}_{\text{total}}}$$

La cantidad de ${}^{14}\text{C}_{\text{total}}$ es conocida, en este caso 3 μCi . La cantidad de ${}^{14}\text{C}_{\text{asimilado}}$ es determinada por el contador de centelleo líquido. La cantidad de ${}^{12}\text{C}_{\text{total}}$ se calcula a partir de la alcalinidad, el pH y la conductividad del agua, de acuerdo al algoritmo preconizado por Golterman (1969), pudiendo despejarse de la expresión anterior la cantidad de carbono fijada por el fitoplancton:

$${}^{12}\text{C}_{\text{fijado}} = {}^{12}\text{C}_{\text{total}} \frac{{}^{14}\text{C}_{\text{fijado}}}{{}^{14}\text{C}_{\text{total}}} \quad 1,06$$

El factor 1,06 se introduce a los efectos de corregir el valor estimado debido a haberse demostrado una ligera preferencia del fitoplancton por el ${}^{12}\text{C}$ respecto del ${}^{14}\text{C}$ (Vollenweider, 1974).

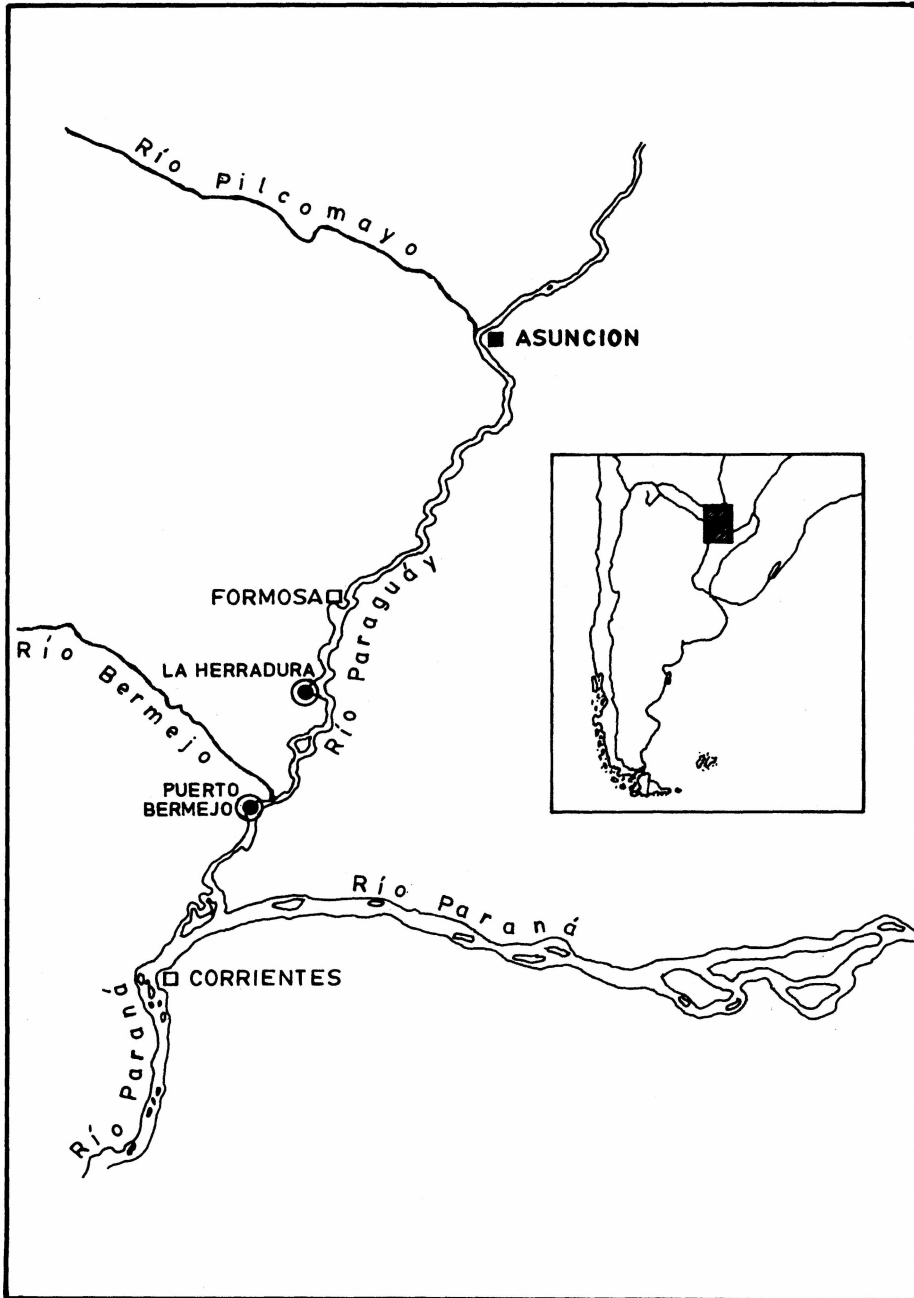


Fig. 1: Localización de las estaciones de muestreo de La Herradura y Puerto Bermejo sobre el río Paraguay.

Los estudios considerados se realizaron en el tramo inferior del río Paraguay, en el área de influencia del remanso hidrodinámico mencionado. Atendiendo a las diversas e importantes repercusiones limnológicas determinadas por los aportes del Bermejo sobre el Paraguay -y a través del mismo sobre el Paraná- se establecieron dos estaciones de muestreo, una en la localidad de La Herradura (Prov. de Formosa), unos 40 km aguas arriba de la desembocadura de dicho río y, la otra, en la localidad de Puerto Bermejo (Prov. de Chaco), unos 12 km aguas abajo de la misma. (Fig. 1).

ESTACIÓN LA HERRADURA

Algunas características limnológicas

Durante 1978 el río mostró pequeñas variaciones de caudal, estabilizándose aproximadamente en una altura de 4 m en el hidrómetro de Formosa. A fines de 1978 presentó el nivel más bajo registrado durante el período de estudios, de 3 m, produciéndose en los primeros meses de 1979 un paulatino incremento del nivel, hasta culminar en una creciente que por su magnitud ha sido considerada como extraordinaria. Desde junio hasta noviembre el nivel se mantuvo en torno a los 8 m para, posteriormente, declinar con rapidez en noviembre y diciembre.

La temperatura del agua osciló durante el período considerado entre 17° C (31/V/78) y 30° C (2/II/78).

La transparencia resultó baja, oscilando la lectura del disco de Secchi en un rango comprendido entre 34 (2/XII/78 y 28/XII/78) y 106 cm (17/VII/79). Sus variaciones se relacionaron con las de la altura hidrométrica (coeficiente de correlación $r = 0,74$) y, en menor medida, con la densidad de población de fitoplancton ($r = 0,56$). Entre abril y octubre de 1978, las lecturas del disco de Secchi mostraron valores poco fluctuantes, entre 64 y 67 cm, en concordancia con la estabilidad del nivel hidrométrico en ese lapso. En diciembre de 1978 se observó la transparencia mínima, de 34 cm, coincidentemente con la menor altura del período, operándose, durante la creciente de 1979, progresivos incrementos de la permeabilidad lumínica, hasta alcanzar el máximo de 106 cm en julio.

La conductividad del agua registró valores extremos de 45 (27/VII/78) y 135 $\mu\text{S}/\text{cm}$ (3/III/78), si bien, en la mayoría de los muestreos fluctuó en un rango más estrecho, de 60 a 90 $\mu\text{S}/\text{cm}$. Prácticamente todo el rango de variación pudo observarse con el río en aguas medias. No obstante, los valores tendieron a incrementarse durante la creciente.

El pH fluctuó en torno al punto neutro, registrándose el máximo de 8,2 unidades (28/XII/78), durante el estiaje, y un mínimo de 6,7 unidades (7/VI/79), durante la creciente.

La concentración de oxígeno disuelto resultó sumamente variada, fluctuando entre 4,3 mg/l (49% de saturación, 8/V/79), al comienzo de la creciente, durante el período de rápido incremento del nivel de aguas, y 10 mg/l (110%

de saturación, 19/IX/79), hacia la culminación de la creciente, durante el periodo de estabilización en aguas altas.

La concentración de nitratos osciló entre 0,12 (13/III/80) y 1,1 mg/l (2/II/79), y la de fosfatos entre 0,03 (28/VI/78) y 0,225 mg/l (28/II/79). La relación entre las concentraciones de $\text{N-NO}_3^-/\text{P-PO}_4^{3-}$ resultó sumamente baja, menor que 10 en todos los muestreos (fig. 2), con un cociente $\text{N-NO}_3^-/\text{P-PO}_4^{3-}$ medio de 3,7.

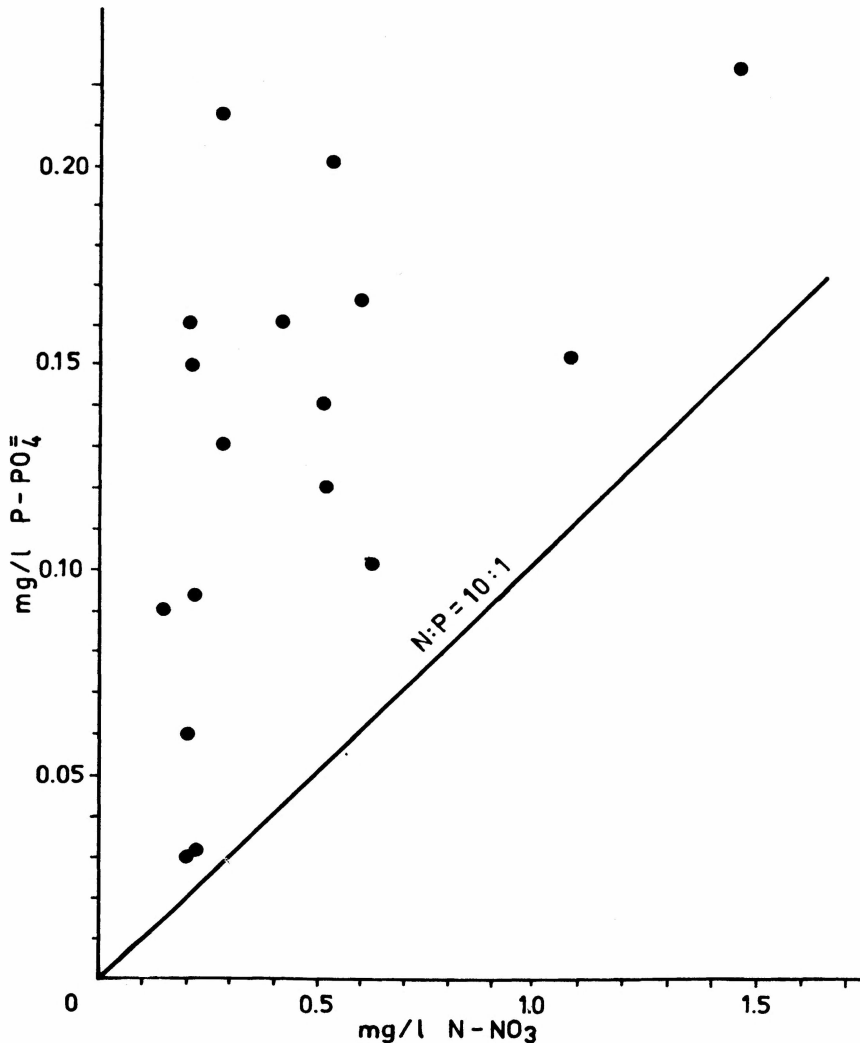


Fig. 2: Concentración de P-PO_4^{3-} comparada con las de N-NO_3^- en el río Paraguay (La Herradura, Formosa). La línea continua destaca la relación $\text{N:P} = 10:1$.

La concentración de sólidos en suspensión resultó considerablemente baja durante todo el período de estudios, variando entre 8,8 (19/IX/79) y 50 mg/l (28/VI/78). La relación entre los sedimentos y el caudal del río mostró una variación considerable para caudales medios, con tendencia a disminuir durante el período de creciente.

La demanda química de oxígeno osciló entre 2,3 (8/V/79), durante la creciente, y 11,2 mg/l (8/XII/78) durante el estiaje.

Fitoplancton, composición específica y rasgos estructurales.

Dentro de la comunidad fitoplanctónica, el grupo taxonómico mejor representado fue el de las diatomofíceas, y dentro de ellas las diatomeas céntricas, particularmente las del género *Melosira*. Las especies numéricamente más importantes fueron *Melosira granulata*, *M. granulata* var. *angustissima*, *M. granulata* f. *curvata*, *M. pseudogranulata*, *M. herzogii*, *M. italica*, acompañadas también por otras diatomeas céntricas como *Cyclotella meneghiniana*, *Attheya zachariasi* y *Rhizosolenia* sp. Las diatomeas pennadas fueron menos abundantes que las céntricas, sin alcanzar por regla general dominancia numérica. Los géneros más comúnmente observados fueron *Amphora*, *Synedra*, *Navicula*, *Surirella*, *Gomphonema*, *Stauroneis* y *Nitzschia*. Con excepción de un solo muestreo (19/IX/79), las diatomofíceas resultaron siempre dominantes, representando entre el 39 y 88% de la comunidad.

El segundo grupo en importancia fue el de las clorofíceas, con fracciones que oscilaron entre el 8 y 54% del total, siendo los géneros más representativos *Monoraphidium* (*M. contortum*, *M. griffithii*), *Schroederia* (*S. setigera*), *Scenedesmus* (*S. quadricauda*, *S. falcatus*, *S. arcuatus*, *S. smithii*, entre otras), *Chlamydomonas*, *Pediastrum* (*P. duplex*, *P. simplex*), *Cosmarium* y *Actinastrum* (*A. hantzschii*).

Las criptofíceas y dinofíceas, cuya representación numérica osciló durante el período de estudios, entre el 1 y 20% del total de la comunidad, presentaron pulsos de mayor densidad durante el invierno. Entre las primeras, *Cryptomonas* (*C. ovata*) y *Chroomonas* fueron las más abundantes. Los géneros *Peridinium* y *Gymnodinium* fueron los dominantes entre las dinofíceas.

Las cianofíceas, representaron generalmente menos del 4% de la comunidad, si bien el 27/VII/78 y el 7/IV/79, las especies *Lyngbya limnetica* y *Aphanocapsa* sp presentaron pulsos de mayor numerosidad, alcanzando 9 y 11% del total respectivamente. El género que apareció con mayor regularidad fue *Oscillatoria*.

Las euglonofíceas fueron de aparición constante a lo largo del ciclo anual, constituyendo generalmente entre el 2 y 4% de la densidad total. *Strombomonas* (*S. ovalis*, *S. verrucosa*, *S. rotunda*, *S. gibberosa*, *S. jaculata*) y *Trachelomonas* (*T. volvocina*, y otras), fueron las más abundantes.

En los primeros meses de 1978, durante un período de relativa estabilidad del nivel de agua la densidad celular mostró paulatinos incrementos, hasta llegar en abril a casi 2 000 ind/ml (figura 6). En febrero la dominancia numérica correspondió a *Melosira italica*, siendo reemplazada en marzo y abril por

M. granulata, representando las diatomeas el 77% del total. Hacia el mes de junio la densidad total desciende y la distribución por taxones se hace más equitativa. El 1/VI/78, diatomofíceas y clorofíceas representaron el 35 y 38% del total, mientras que las criptofíceas y dinofíceas produjeron un pulso de mayor numerosidad, alcanzando al 15% de la comunidad, coincidiendo con la mínima temperatura del agua durante 1978, de 17°C. *Attheya zachariasii* fue la especie dominante, resultando *Monoraphidium contortum* la mejor representada entre las clorofitas.

En el mes de julio se produce un brusca disminución de la densidad de población, manteniéndose baja hasta setiembre. Durante ese período, caracterizado por el aumento del nivel de aguas y la disminución de la temperatura, la dominancia correspondió a *Melosira granulata*. El 27/VII/78 las cianofíceas alcanzaron una proporción comparativamente elevada, siendo *Aphanocapsa* sp. la especie más abundante. El 29/VIII/78 se registró el muestreo en que se observó la mayor diversidad. Las crisofíceas, cuya aparición a lo largo del año fue sólo esporádica, se hallaron representadas por el género *Dinobryon*, alcanzando, en su conjunto, el 4% del total. Entre las euglenofíceas, presentes con gran número de especies, *Trachelomonas volvocina* fue la más importante. Dentro de las cianofíceas *Raphidiopsis mediterranea* resultó la especie más abundante.

A partir de setiembre la densidad del fitoplancton se incrementa progresivamente, coincidiendo con el período de estiaje y con el aumento tanto de la intensidad lumínica como de la temperatura del agua, hasta alcanzar el máximo valor de casi 4 000 ind/ml, el 8/XII/78. en dicha oportunidad la dominancia correspondió a *Melosira granulata*, representando las diatomeas el 83% de la comunidad.

A partir de enero de 1979, el nivel de agua se incrementó paulatinamente, hasta sobrepasar en junio los 8 m de altura, en el hidrómetro de Formosa. Hasta el mes de abril, la densidad algal se mantuvo comparativamente alta, alcanzando el 7/IV/79 a 1 300 ind/ml, siendo la especie mejor respresentada *Melosira pseudogranulata*. Las cianofíceas alcanzaron la fracción más alta del total durante el período de estudios, de 11%, siendo *Oscillatoria* el género más importante del grupo.

Entre los meses de mayo y octubre, en correspondencia con el período de mayor variación del nivel de agua y con su posterior estabilización en torno a los 8 m de altura, la densidad celular fue sumamente escasa, llegando a su valor mínimo de 160 ind/ml, el 15/VIII/79. En dicho lapso, la dominancia correspondió a *Melosira granulata*. En junio y julio, al igual que en el invierno del año anterior, coincidiendo con las mejores temperaturas, de 17 y 18°C, se operó un incremento del porcentaje de dinofíceas y criptofíceas que alcanzaron al 20 y 30% de la muestra en esos meses, respectivamente, siendo *Peridinium* y *Cryptomonas* los géneros más importantes.

Durante la creciente, los filamentos de *Melosira* estuvieron constituidos por un comparativamente bajo número de células, no superando por lo general las 6 células por unidad, observándose también una proporción mucho mayor de células desagregadas, en contraposición con los períodos de bajante, en que filamentos de hasta 35 y 40 células no fueron infrecuentes, resultando muy pocas las células desagregadas. Durante el mes de mayo de 1979, en la etapa

de más rápido ascenso del nivel de las aguas, se observó una proporción mayor de células elongadas, de menor diámetro, correspondientes a la variedad *angustissima* de *M. granulata*. El resto del año, el tamaño celular fue siempre heterogéneo, presentando muy escasa variación entre muestreos sucesivos. Existen numerosas referencias bibliográficas respecto de las variaciones morfológicas cíclicas de las diatomeas en áreas templadas, coincidiendo las mayores dimensiones con las menores temperaturas (Bethge, 1925; Margalef, 1969 y G. de Emiliani, 1973). Talling (1967), en cambio, en el río Nilo observó formas más delgadas durante las épocas desfavorables, fundamentalmente durante la creciente. El resultado de mediciones efectuadas en gran cantidad de ejemplares demostró muy escasa variabilidad en el tamaño celular, con excepción de la referida mayor proporción de la variedad *angustissima* durante el incremento del nivel de las aguas.

En setiembre de 1979 se produce un incremento de las clorofíceas que el 19/IX/79 resultaron dominantes, con un 53% del total, que ascendió a 440 ind/ml. Las especies mejor representadas fueron *Monoraphidium griffithii*, *Crucigenia quadrata*, *Actinastrum hantzschii* y *Clamydomonas* sp.

Hacia fines de 1979 y en coincidencia con el descenso del nivel de las aguas, se incrementa nuevamente la densidad celular, alcanzando el 6/XI/79 a 1 779 ind/ml, resultando nuevamente *Melosira granulata* la especie dominante.

Producción primaria del fitoplancton

La escasa transparencia del agua determinó que los perfiles de producción mostraran generalmente un máximo superficial, si bien, en algunas ocasiones en que la lectura del disco de Secchi superó los 60 cm, se registraron máximos hasta una profundidad de 0,5 m. La tasa de fijación de carbono en la profundidad de iluminación óptima, osciló entre 90 (30/VIII/79) y 1 250 mgC/m³ d (8/XII/78), registrando variaciones que resultaron, en gran medida, relacionadas a las de la densidad celular.

La productividad por unidad de área mostró variaciones que se relacionaron con las de la densidad celular, la transparencia del agua, y la intensidad de energía radiante. En la figura 3 se representa la intensidad de fotosíntesis en función de la densidad de población del fitoplancton. Los puntos se graficaron de tres formas distintas, clasificándolos en intervalos según la transparencia del agua, descartando los muestreos realizados en condiciones meteorológicas adversas, para considerar sólo aquéllos en los cuales el cielo se encontraba despejado. Como puede apreciarse, para cada uno de los intervalos fijados, la productividad guardó una relación lineal con la densidad algal, con alto grado de correlación. Los coeficientes de correlación fueron de 0,74 para estimaciones realizadas con lecturas de disco de Secchi comprendidas entre 30 y 45 cm; de 0,93 para el rango de 45 a 60 cm, y de 0,81 para lecturas superiores a 60 cm.

En la figura 4 se representa la marcha anual de la producción primaria, la densidad de población y composición del fitoplancton, y la altura hidrométrica del río Paraguay en la localidad de La Herradura.

En los primeros muestreos de 1978 se determinaron tasas de fijación de

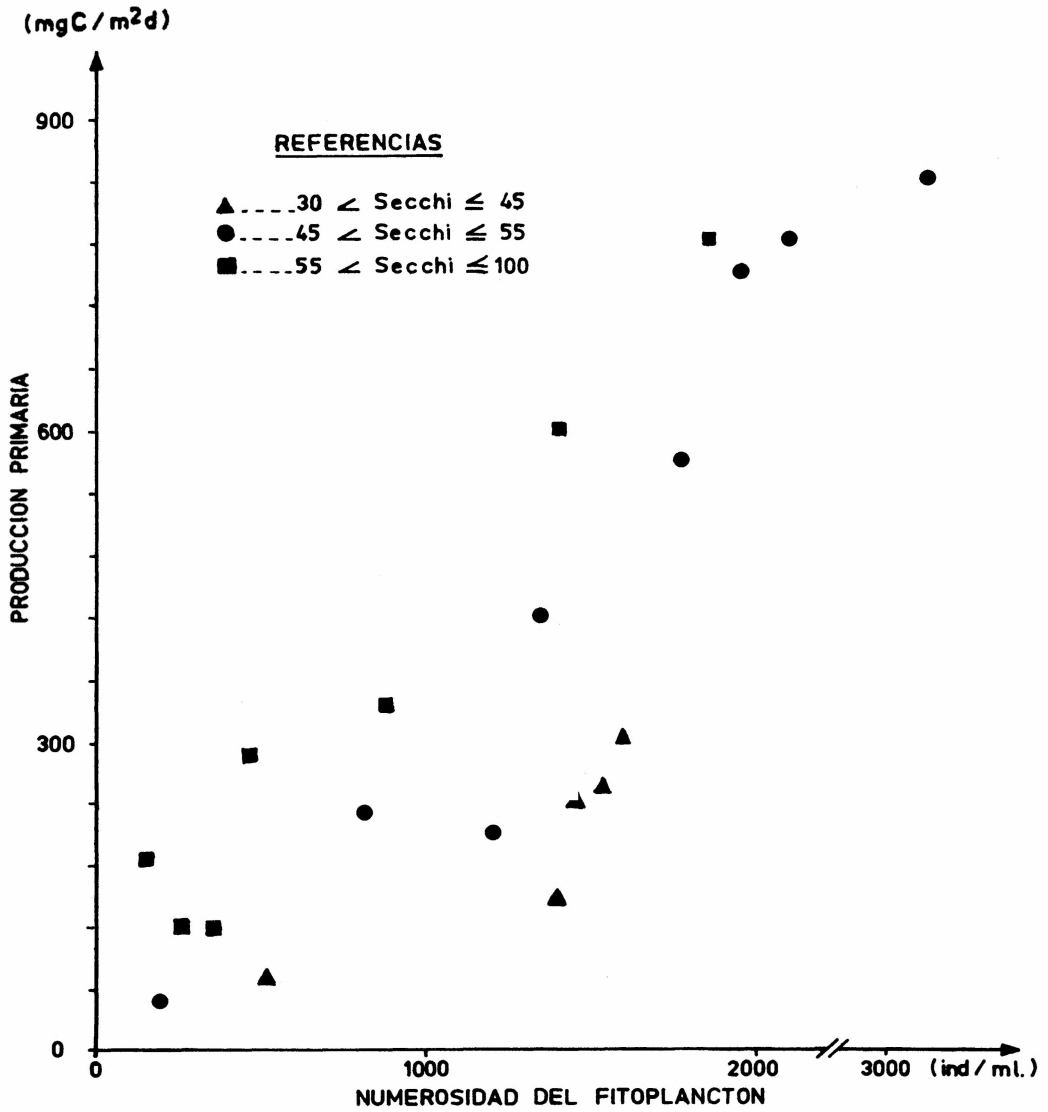


Fig. 3: Producción primaria del fitoplancton en función de la densidad de población del fitoplancton en el río Paraguay (La Herradura, Formosa). Los puntos se representa en tres formas distintas según la lectura del disco de Secchi.

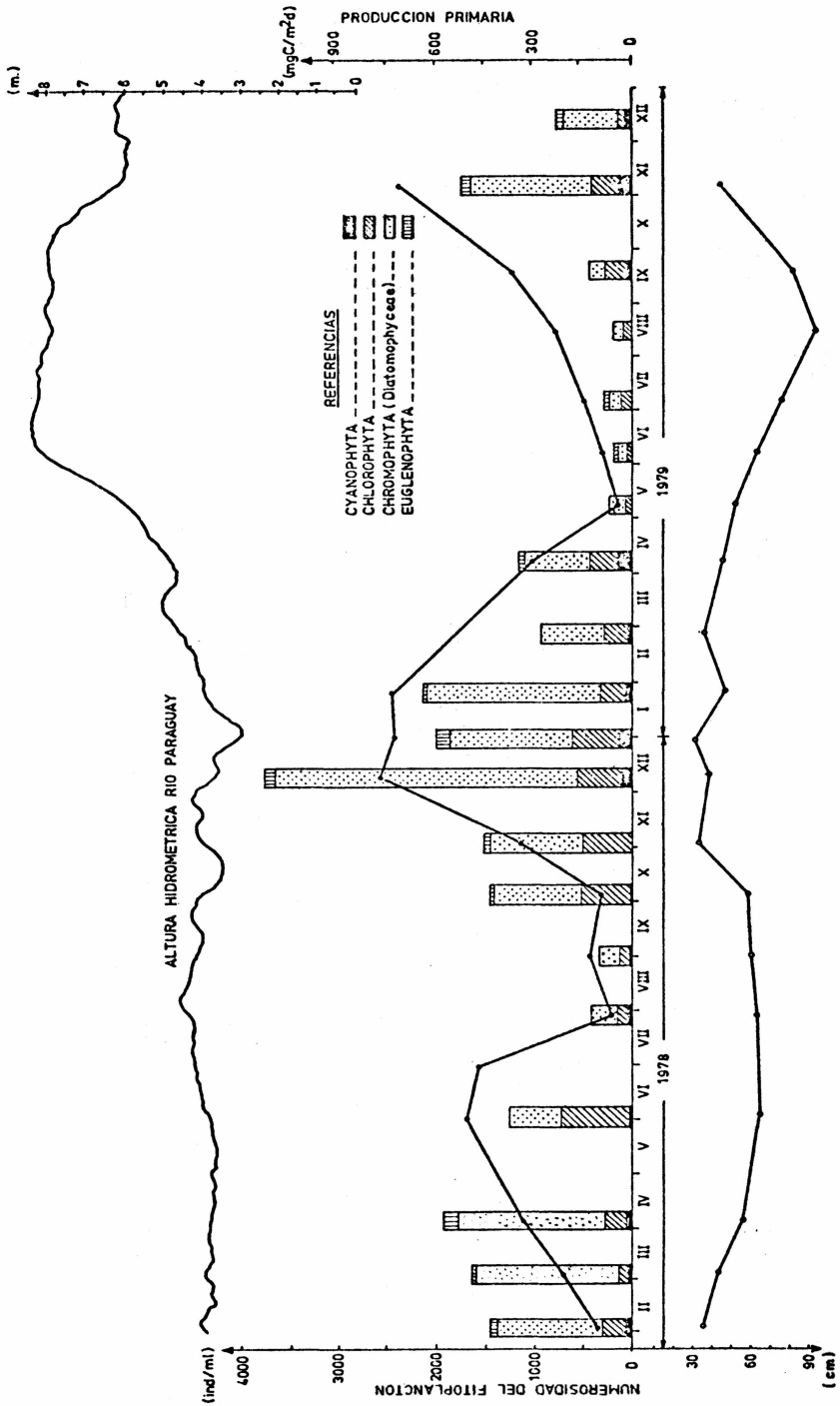


Fig. 4: Producción primaria, densidad de población y composición del fitoplancton, transparencia del agua y altura hidrométrica del río Paraguay en la Herradura, Formosa.

carbono sucesivamente crecientes, en concordancia con aumentos en la transparencia y en la densidad celular, hasta culminar en mayo con un pulso de 560 mgC/m² d. Con posterioridad a esta fecha, durante los meses de invierno, se produjo una caída en la densidad celular, que registró, en julio y agosto, valores de 430 y 360 ind/ml respectivamente. Aún cuando la transparencia del agua resultó comparativamente elevada, con lecturas del disco de Secchi de 64 cm en ambos casos, la productividad resultó escasa. En el muestreo realizado a fines de julio las condiciones meteorológicas adversas contribuyeron considerablemente a restringir la actividad fotosintética, registrándose una tasa de fijación de carbono de sólo 80 mgC/m² d.

En los meses de primavera-verano se produjo un progresivo aumento de la numerosidad celular, como así también de la tasa de fijación de carbono. Dicha tendencia culmina a principios de diciembre con un pulso de gran densidad de *Melosira granulata*, alcanzando el 8/XII/78 a 4 000 ind/ml. En dicha oportunidad, la actividad fotosintética alcanzó su valor máximo de 1 250 mgC/m³ d. Este valor, tan elevado, resulta del mismo orden de magnitud que el de algunos ambientes leníticos eutróficos de la zona, (Caro, Bonetto y Zalakar, 1979). La producción por unidad de área, si bien representó también la mayor del período de estudios, no resultó tan elevada en función de la escasa transparencia del agua, de 43 cm de lectura de disco de Secchi, que redujo considerablemente la profundidad de la zona fótica, determinándose una tasa de fijación de carbono por unidad de área de 750 mgC/m² d.

Durante diciembre y enero, y en coincidencia con el bajo nivel hidrométrico, la mayor temperatura del agua y la elevada irradiación solar, tanto la densidad de población de fitoplancton como su productividad se mantuvieron elevados, con registros relativos a esta última de 650 y 640 mgC/m² d el 28/XII/78 y 27/I/79, respectivamente.

En estos muestreos, la tasa de fijación en superficie alcanzó también los 1 000 mgC/m³d, siendo la transparencia muy escasa, con sólo 33 cm de lectura de disco de Secchi, el 28/XII/78.

En ocasión de la creciente extraordinaria de 1979, se operó una progresiva dilución del fitoplancton, registrándose paralelamente una notable caída de la intensidad de fotosíntesis, hasta llegar el 8/V/79 al mínimo del período de estudios, de 60 mgC/m²d, fecha en la cual la densidad de población del fitoplancton alcanzó a sólo 200 ind/ml. Coincidentemente con el aumento del nivel de las aguas se produjo un incremento en la transparencia y una disminución del pH.

Entre los meses de junio y octubre el nivel del río se estabilizó en torno a los 8 m en el hidrómetro de Formosa y, si bien la densidad celular permaneció baja, los incrementos en la transparencia se tradujeron en moderados aumentos en la productividad, en respuesta a un mejor desarrollo vertical de los perfiles y, por ende, a una mayor profundidad del estrato trofogenico.

En los últimos meses de 1979 se produjo una considerable disminución del nivel hidrométrico, acompañado de un incremento en la numerosidad celular y en la tasa de fijación de carbono, que el 4/XI/79 alcanzó a 600 mgC/m²d, con 1 700 ind/ml.

En contraposición con la referida relación entre la actividad fotosintética respecto a la densidad celular y a la transparencia del agua, no se ha observado dependencia alguna entre la tasa de fijación de carbono y la concentración de nutrientes. Con el objeto de profundizar en el análisis respecto de la importancia de los nutrientes como posible factores condicionantes de la productividad, se realizaron bioensayos en los cuales se comparó la tasa de fijación de carbono en muestras testigos, incubadas "in situ", con respecto a la de muestras incubadas paralelamente, enriquecidas con nitrógeno y fósforo.

En los meses que median entre noviembre de 1978 y abril de 1979, de aguas bajas o medias, de elevada productividad y densidad celular, el enriquecimiento con nitrógeno, ya sea en la forma de nitrato (NO_3Na) o de amonio (CINH_4), redundó en todos los bioensayos con un aumento de la tasa de fijación de carbono. Las botellas a las que se les adicionó fosfatos, registraron incrementos en la intensidad de fotosíntesis respecto de la testigo en tres de los cinco muestreos realizados.

En los meses de mayo a setiembre de 1979, durante el período de creciente, en que la densidad celular resultó baja, al igual que la productividad, el enriquecimiento con nitrógeno y fósforo no produjo efecto estimulante alguno, resultando la productividad mayor en la botella testigo.

El 13/XII/79 se realizó otro tipo de bioensayo consistente en comparar el crecimiento de *Scenedesmus falcatus* en tres fracciones de agua de río filtrada. De las tres fracciones, una fue mantenida como testigo; de las otras dos, la primera fue enriquecida con nitrógeno y la segunda con fósforo. Los tres bioensayos fueron incubados en laboratorio con incubador rotatorio y luz artificial a la misma temperatura del agua del río en el momento de tomarse la muestra. Los resultados obtenidos se representan en la figura 5. Puede observarse en dicha figura que el mayor crecimiento de *S. falcatus* se produjo en la fracción enriquecida con nitratos, alcanzando a 100 000 ind/ml, a los 14 días de haberse iniciado el experimento, mientras que la fracción enriquecida con fósforo no alcanzó a 30 000 ind/ml, y el testigo sólo pudo permitir el crecimiento de 20 000 ind/ml. Las concentraciones de fosfatos y nitratos en el agua del río fueron, el 13/XII/79, de 0,12 y 0,19 mg/l, respectivamente, con un cociente $\text{N-NO}_3/\text{P-PO}_4$ de sólo 1,06. Otros bioensayos llevados a cabo durante 1981, arrojaron resultados semejantes, correspondiendo a las fracciones enriquecidas con nitrógeno el máximo crecimiento algal.

Algunos de los parámetros estudiados, tales como la densidad de población del fitoplancton y su productividad, la concentración de materia orgánica, tanto disuelta como particulada, el clima óptico del agua, y la concentración de nutrientes en aguas del río Paraguay, se corresponden con aquéllos que suelen ser característicos de ambientes con elevado grado de trofismo. Si bien la actividad fotosintética suele ser comparativamente alta, el mayor consumo de oxígeno, indicativo de una igualmente elevada actividad heterotrófica, redundó en un balance menos favorable que el de otros ríos de la región. Por tal motivo, y a los efectos de lograr una idea más completa del régimen trófico del Paraguay, se intentó realizar una estimación cuantitativa de la biosíntesis bacteriana.

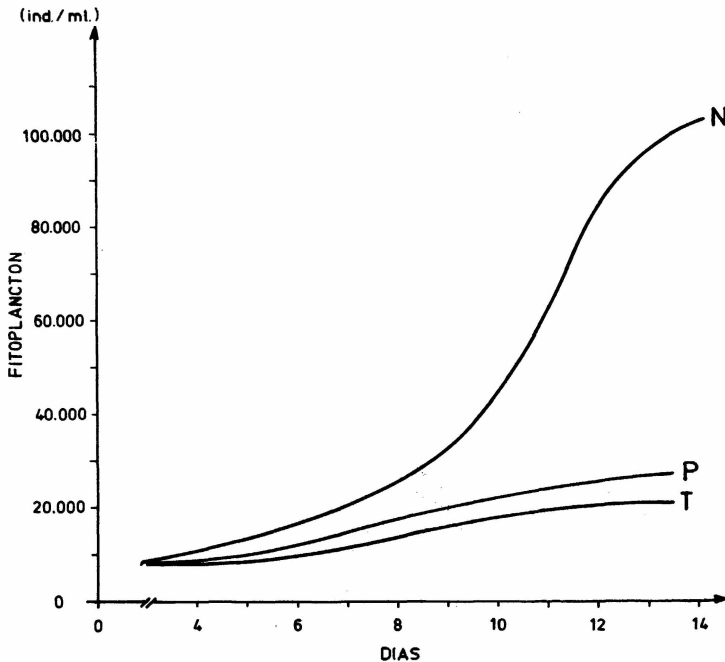


Fig.5: Crecimiento de *Scenedesmus falcatus* en aguas del río Paraguay (La Herradura, Formosa), filtrada, enriquecida con nitrógeno (N), fósforo (P) y testigo (T).

Como es bien conocido (Sorokin y Kadota, 1972), la fijación de $^{14}\text{CO}_2$ en muestras incubadas en oscuridad permite obtener una estimación, si bien aproximada, de la biosíntesis bacteriana, dado que dicha biosíntesis obtiene una fracción de su contenido en carbono por fijación del CO_2 disuelto (Sorokin, 1965; Overbeck, 1979).

A los efectos de lograr una primera aproximación de la producción bacteriana, se realizaron incubaciones "in situ" de botellas oscuras con el agregado de $^{14}\text{CO}_3\text{HNa}$, calculando la productividad de acuerdo a la metodología propuesta por Romanenko (1964).

Los valores obtenidos oscilaron en superficie en un rango comprendido entre 6 y 73 $\text{mgC}/\text{m}^3\text{d}$, con tendencia a observar los valores mayores durante el estiaje, en los meses de verano, y los menores en la creciente, especialmente en muestreos efectuados entre mayo y julio de 1979, detectándose además relación con la concentración de nitratos (coeficientes de correlación $r = 0,7$).

A diferencia de la fijación fotosintética de carbono, la cual se halla confinada a la profundidad de la zona fótica, no superando en este caso los dos metros, la producción heterotrófica de carbono se extiende a la totalidad de la columna de agua, con tendencia a incrementarse hacia el fondo, que en la zona de muestreo se encontró entre los 10 y 15 m, dependiendo de la altura hidrométrica del río. Por tal motivo, su valor integrado por unidad de área, que osciló entre 90 y 650 $\text{mgC}/\text{m}^2\text{d}$, resultó del mismo orden de magnitud, superando en la mayoría de los casos al de la fijación fotosintética.

ESTACIÓN PUERTO BERMEJO

Algunas características limnológicas

La temperatura del agua fluctuó entre 17° C (6/VII/79) y 30° C (2/II/78) durante el período de muestreos. La transparencia resultó siempre muy reducida variando la lectura del disco de Secchi en un rango comprendido entre 1,5 (3/III/78) y 65 cm (15/VII/79), en muy estrecha relación con la concentración de sólidos en suspensión (fig. 6). En la figura 7 se representa la carga de sólidos suspendidos en función de la altura hidrométrica del río Bermejo, observándose un alto grado de correlación entre ambas variables, poniendo de manifiesto que los aportes de dicho río regulan la transparencia del Paraguay, aguas abajo de la desembocadura del primero, lo que se extendería a una buena parte del Paraná Medio.

La conductividad del agua varió en un rango bastante amplio, comprendido entre 48 $\mu\text{S}/\text{cm}$ (30/VIII/78) y 245 $\mu\text{S}/\text{cm}$ (31/V/78). En la figura 8 se representan las fluctuaciones de la conductividad en las localidades de La Herradura y Puerto Bermejo, como así también las del río Bermejo en la localidad de Puerto Velaz, y el ciclo hidrológico de dicho río. Durante el estiaje del río Bermejo, y pese a que sus aguas alcanzaron una conductividad elevada, de 550 $\mu\text{S}/\text{cm}$, el escaso caudal aportado no introdujo modificaciones en el río Paraguay, el cual mostró valores muy similares para ambas estaciones de muestreo. Durante la creciente del Bermejo, en cambio, el aumento de caudal

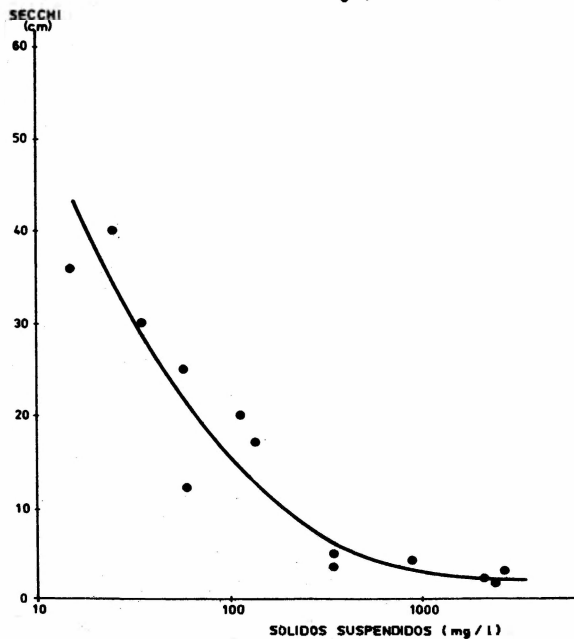


Fig. 6: Relación entre las medidas del disco de Secchi y la concentración de sólidos en suspensión en el río Paraguay (Puerto Bermejo, Chaco).

con aguas de mayor conductividad, de hasta $650 \mu\text{S}/\text{cm}$, se tradujo en un considerable aumento de la conductividad en la estación Puerto Bermejo con respecto a La Herradura.

(mg./l.)

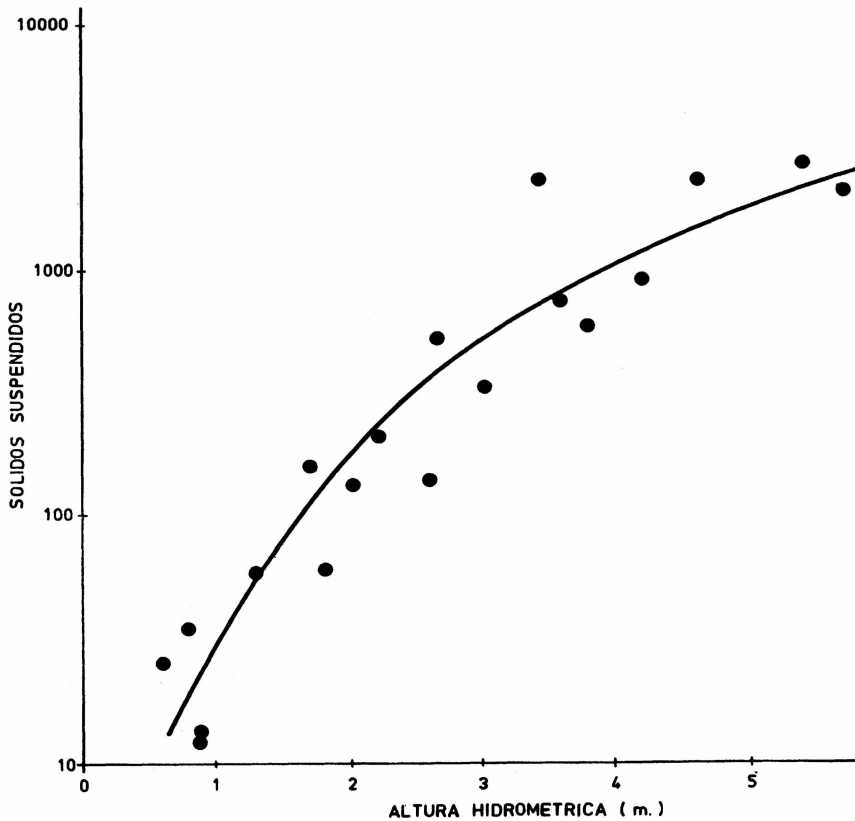


Fig. 7: Concentración de sólidos en suspensión en el río Paraguay en Puerto Bermejo, en función de la altura hidrométrica del río Bermejo.

El pH fluctuó entre 6,7 (6/VII/79) y 8,2 (2/XI/78) unidades. Sus variaciones presentaron rasgos semejantes a los de la conductividad: durante el estiaje del río Bermejo, los valores determinados en ambas estaciones coincidieron, mientras que durante la creciente de dicho río se operó un incremento del pH en la estación ubicada aguas abajo de la desembocadura de dicho afluente.

La concentración de oxígeno disuelto varió en un rango comprendido entre 5,6 (50% de saturación, 6/VI/79) y 9,06 mg/l (94% de saturación, 30/VIII/78).

La concentración de nitratos osciló entre 0,17 (28/VII/78) y 3 mg/l (4/IV/78) mientras que la de fosfatos lo hizo entre 0,017 (28/VI/78) y 0,83 mg/l (8/V/79), resultando la relación $\text{N-NO}_3/\text{P-PO}_4$ menor que 10 para todos los muestreos, con un valor medio de 2,4 durante el periodo considerado.

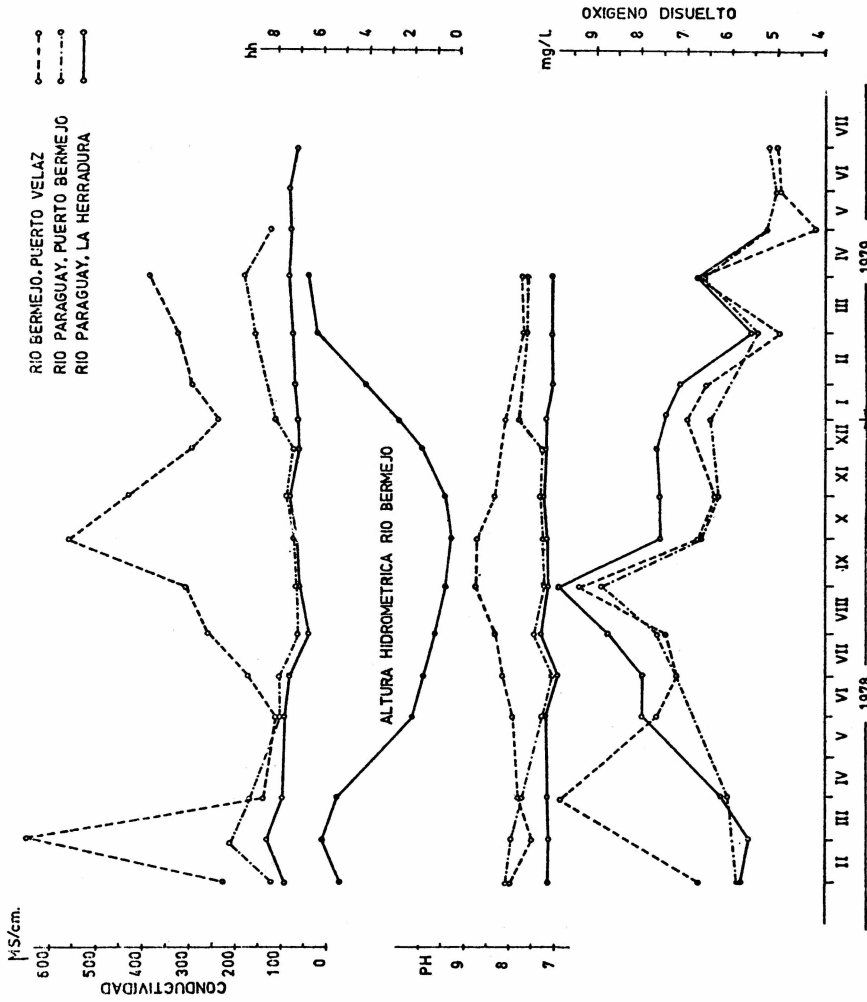


Fig. 8: Marcha anual de la conductividad, pH y oxígeno disuelto del agua en el río Paraguay, estaciones La Herradura (Formosa) y Puerto Bermejo (Chaco), y en el río Bermejo, estación Puerto Velaz.

Fitoplancton, composición específica y rasgos estructurales.

La composición y densidad de la población fitoplanctónica aguas abajo de la desembocadura del río Bermejo, estuvo íntimamente relacionada con el ciclo hidrológico de dicho río. Obviamente, la gran cantidad de sólidos suspendidos aportados durante sus períodos de creciente fueron desfavorables para el desarrollo del mismo.

Durante los muestreos operados desde febrero de 1978, cuando el río Bermejo se encontraba en su período de aguas altas, la densidad de población fue muy reducida con respecto a la observada en la estación de La Herradura. En general, las diatomofíceas presentaron una dominancia casi absoluta, a través de las diatomeas céntricas del género *Melosira*, las que, por lo general, presentaron filamentos desagregados con pocas células, o bien células aisladas, observándose además frecuentemente frústulos rotos y desprovistos de citoplasma. Los grupos restantes estuvieron en general ausentes o escasamente representados.

Por el contrario, cuando el río Bermejo se mantuvo en aguas bajas, el fitoplancton no presentó mayores variaciones, tanto en su densidad de población como en su composición específica con respecto a la estación de La Herradura, rasgo que se evidenció principalmente entre los meses de junio a octubre en 1978, para registrarse una disminución en los muestreos de noviembre y diciembre de 1978, y junio y julio de 1979, principalmente en lo referente a la participación de las clorofíceas con respecto al total de la comunidad.

Producción primaria del fitoplancton

Dada la escasa transparencia del agua, la profundidad del estrato trofógeno fue siempre muy reducida, generalmente menor de 25 cm, si bien excepcionalmente dicho estrato alcanzó a 1 m (4/X/78). Los perfiles de producción mostraron invariablemente un máximo superficial, con muy escaso desarrollo en profundidad, sin observarse fenómenos de inhibición fotosintética por exceso de luz en ningún muestreo. La tasa de fijación de carbono, en superficie, presentó variaciones que se relacionaron con los de la densidad de población del fitoplancton, oscilando entre 4 mgC/m³d (4/IV/78), con menos de 100 ind/ml, y 172 mgC/m³d (7/XII/78), con 4 000 ind/ml.

En la figura 9 se representa la marcha anual de la producción por unidad de área y la transparencia del agua en la localidad de Puerto Bermejo, y la altura hidrométrica del río homónimo durante el período considerado. Como puede apreciarse, durante los meses de enero a julio de 1978, la productividad fue mínima, con valores inferiores a los 5 mgC/m²d. De enero a abril, aproximadamente, se operó la creciente anual del río Bermejo, cuyo aporte de sedimentos, como fuera señalado, limita drásticamente la transparencia del agua en el bajo Paraguay. Entre abril y octubre se produjo un paulatino descenso del nivel de aguas en dicho río, redundando en sucesivos incrementos en la trans-

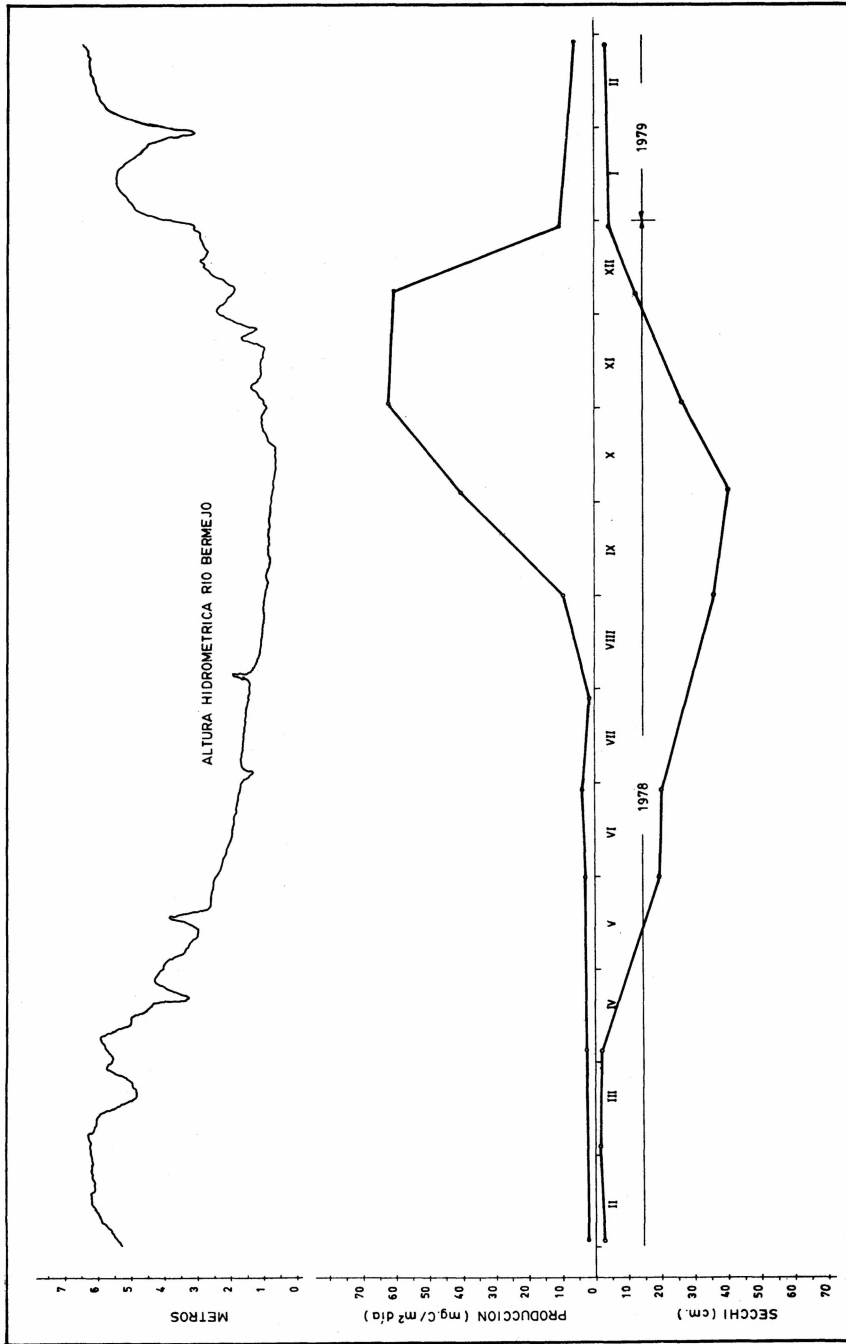


Fig. 9: Producción primaria del fitoplancton y transparencia del agua en el río Paraguay (Puerto Bermejo, Chaco) y altura hidrométrica del río Bermejo en Presidencia Roca.

parencia del río Paraguay, aguas abajo de su desembocadura. A partir de agosto, coincidiendo con el estiaje del río Bermejo, se produjo un incremento de la productividad culminando en noviembre con 61 mgC/m²d, siendo, en dicha oportunidad de 30 cm la lectura del disco de Secchi y de 1 380 ind/ml la densidad de la población fitoplanctónica. En el muestreo realizado a principios de diciembre de 1978, se observó una fuerte disminución de la transparencia, con una lectura de sólo 12 cm del disco de Secchi, no obstante lo cual la numerosidad del fitoplancton fue la mayor del período de estudios, con 4 000 ind/ml, alcanzándose una comparativamente alta tasa de fijación de carbono en superficie, si bien su valor integrado para el total del perfil resultó muy semejante al anterior, con 59 mgC/m²d. En los primeros meses de 1979 se repite el ciclo anual explicado, caracterizado por las bajas tasas de fijación de carbono durante las crecientes estivales del río Bermejo y la disminución de la transparencia del agua y de la densidad celular, las cuales se incrementan posteriormente durante el estiaje de dicho río.

DISCUSIÓN

Tal como se ha explicado inicialmente, la presencia de la gran depresión del Pantanal en la alta cuenca del río Paraguay, le confiere al mismo particularidades hidrológicas de manifiesta relevancia, actuando como un moderador natural de su régimen, atenuando y retardando la creciente anual para producir un módulo de derrame muy regular.

Suele aceptarse como un principio de validez general que la concentración de sólidos suspendidos en los ríos presenta correlación con el caudal del mismo. Muller y Forstner (1968) y Meybeck (1976), entre otros, sugieren que la cantidad de material suspendido (C_s), sería una función del caudal (Q) de la forma $C_s = a Q^b$ con $b > 1$. Tal sería el caso del Paraná, Bermejo y muchos otros ríos del área. En el río Paraguay, por el contrario, si bien no se ha encontrado correlación entre ambas variables (fig. 10), debido a la gran dispersión de los valores con aguas medias a bajas, es manifiesta la tendencia a la disminución de la carga de sólidos suspendidos durante la creciente, en contraposición a la formulación antedicha.

La cuenca superior del Paraguay está compuesta por ríos de regímenes torrenciales y de marcada capacidad de transporte (Tossini, 1941; Soldano, 1947). La baja concentración de sedimentos en su último tramo, y la disminución de los mismos durante la creciente, se supone está vinculada a la deposición de gran parte de dichos sedimentos, debido a la pérdida de velocidad del agua, al atravesar el conjunto de ambientes leníticos vinculados al área del Pantanal.

Efectos semejantes han sido descriptos por Mitchel (1973) en la cuenca del Lago Kariba (Rhodesia), quien observó que la presencia de extensas áreas anegables y pantanosas (pantanos de Barotse y Chobe) en la cuenca del río Zambezi, modifican sustancialmente tanto sus características limnológicas como hidrológicas. Sus crecientes llegan al lago con mucha posterioridad al período de máximas precipitaciones. Una gran parte de los sedimentos, como así tam-

bién de las sales disueltas, es retenido o precipitado en los pantanos y, por lo tanto, el río es comparativamente pobre en tales valores con respecto a otros del área, también afluentes del lago Kariba, siendo además su módulo de derrame más estable a los largo del año.

El contenido en sales disueltas (C_d) aportado por un río estaría relacionado (Muller y Forstner, 1968; Meybeck, 1976), en cambio, en forma inversa con su caudal, proponiendo los citados autores una función del tipo $C_d = a Q^b$ con $-1 < b < 0$, para vincular ambas variables. Livingstone (1963) sugiere que tal tendencia se debería a que el contenido de sólidos disueltos en el agua, para cada cuenca en particular, resultaría de la proporción de agua que llega al río por escurrimiento superficial con respecto a aquella que percoló a través de las napas. El contenido en sales disueltas sería menor durante las crecientes debido a la mayor proporción de agua de precipitación aportada por el río en ese momento.

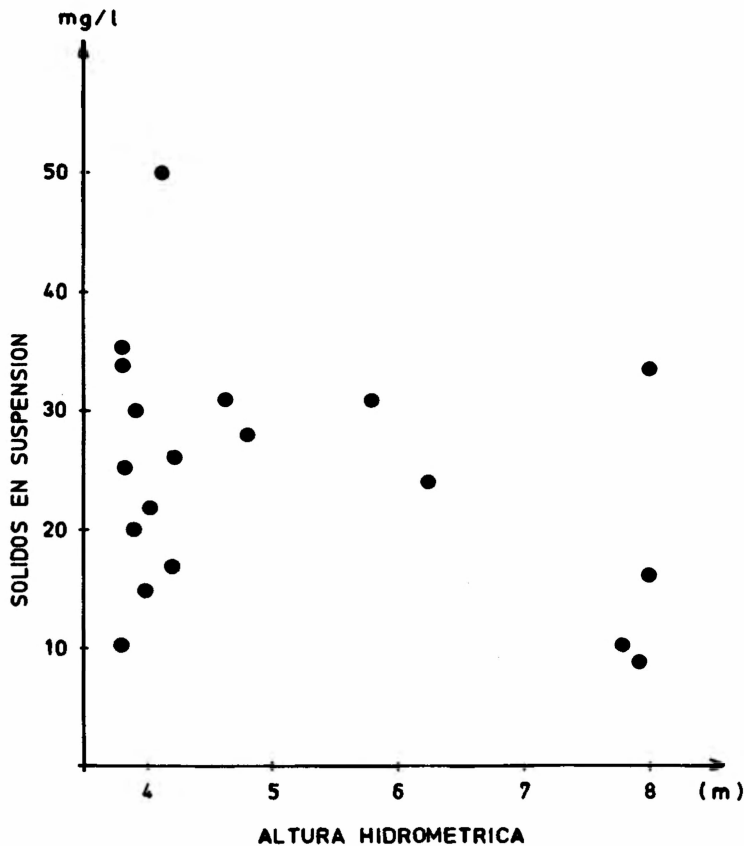


Fig. 10. Concentración de sólidos suspendidos en función de la altura hidrométrica en el río Paraguay (La Herradura, Formosa).

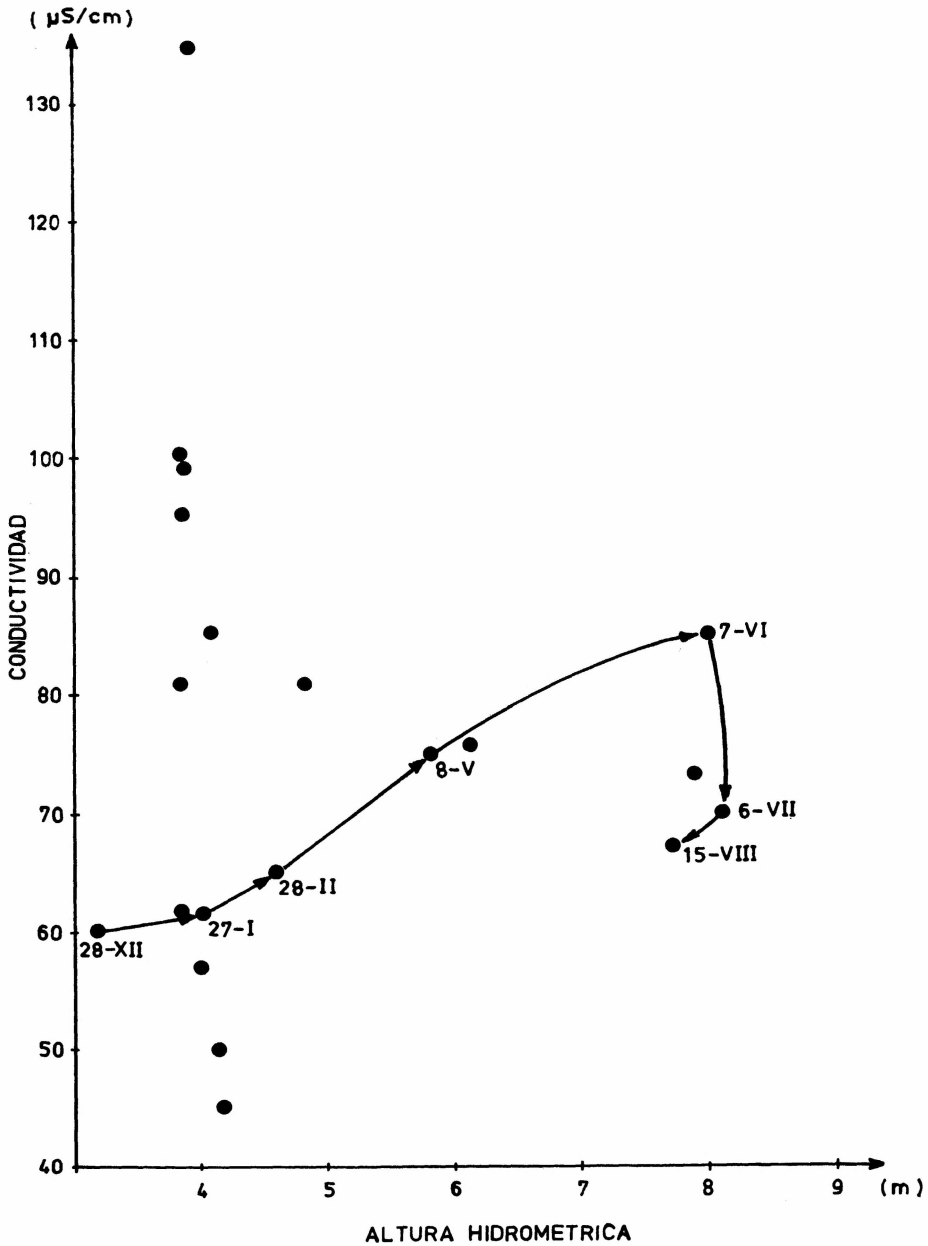


Fig. 11. Conductividad del agua en función de la altura hidrométrica del río Paraguay (La Herradura, Formosa). En la figura se han unido los puntos que representan las conductividades medidas desde diciembre de 1978 hasta la culminación de la crecida en junio de 1979 y su estabilización, hasta el mes de agosto de 1979.

En la figura 11 se representa la conductividad del agua en función de la altura hidrométrica del río Paraguay. Puede observarse en la misma, al igual que en el caso de los sólidos suspendidos, que el rango completo de variación estuvo comprendido en el período de aguas medias o bajas, sin relación aparente entre ambos parámetros. En la figura se han unido los puntos que representan las conductividades medidas desde diciembre de 1978, en que la altura hidrométrica fue la mínima, hasta la culminación de la creciente de 1979, en abril, y durante su estabilización posterior hasta setiembre de 1979. Puede observarse claramente una tendencia ascendente durante el aumento del caudal, con una caída posterior a lo largo del proceso de estabilización.

Como se recordará, con anterioridad se hizo referencia al desfase existente entre el ciclo hidrológico del río Paraguay en su parte superior, y el ciclo del río aguas abajo del Pantanal, presentando, en este tramo, un retraso de cuatro meses respecto del superior. Esta característica podría estar relacionada con la histéresis observada en las variaciones de la conductividad del agua en función de la altura hidrométrica del río. Cabe suponer que el agua transportada por el río en la primera onda de creciente, durante el período de rápido incremento de altura, es retenida un lapso variable en el Pantanal, cuya conductividad resulta aún comparativamente elevada. Posteriormente, en la medida en que el cauce inferior transporte una proporción cada vez mayor del agua aportada durante la creciente de los tributarios de la alta cuenca, de menor contenido iónico, la conductividad tenderá a disminuir durante el período de estabilización y posterior declinación del nivel hidrométrico.

La tasa específica de transporte de sólidos suspendidos, sumamente baja, fue estimada en forma aproximada en 3,2 t/km² año, sobre la base de las determinaciones sestónicas y la información sobre la superficie de la cuenca aportada por Soldado (1947). Como se sabe, dicho valor varía en un rango muy amplio según las características topográficas de la cuenca. La escasa pendiente general de la misma condiciona una muy baja capacidad de transporte del agua, a lo que se suma el efecto de su retención en el área del Pantanal.

Los nutrientes aportados por los ríos han sido señalados repetidamente como de importancia capital en el proceso de eutrofización de las aguas continentales (Vollenweider, 1970, 1976; Golterman, 1973, 1980 b). Por tal motivo se ha despertado creciente interés por el estudio del transporte de nitrógeno y de fósforo en dichos cuerpos de agua, y los factores que lo condicionan. La tasa de transporte de fosfatos del río Paraguay se estimó en unos 6 mgP-PO₄/m² año, aproximadamente. Varios son los factores que influyen en la tasa de transporte de cada cuenca en particular. Se han señalado, entre otros, la caracterización geológica del área y el uso del suelo (Dillon y Kirchner, 1975), la densidad de población (Vollenweider, 1970), la pendiente media de la cuenca (Dudgale y Dudgale, 1961; Mackenthum *et al.*, 1964), y en el caso de áreas agrícolas, el tipo de cultivo y de fertilización empleado en la zona (Holt, 1969).

De acuerdo a la información disponible, el río Paraguay parece encontrarse en el extremo inferior del rango de variación sugerido por la literatura especializada, entre los ríos cuyas cuencas se encuentran en áreas de origen geológico semejante.

La baja densidad de población, la muy reducida actividad agrícola y el complejo sistema de ambientes que atraviesa el río en la zona del Pantanal, determinan que la descarga de fosfato resulte -si bien dentro del espectro de valores registrados en la literatura- comparativamente baja con respecto a cuencas de características similares.

La productividad primaria del fitoplancton mostró variaciones que se correlacionaron con las de la densidad de población del mismo y con la transparencia del agua. La numerosidad del fitoplancton pareció, a su vez, estar condicionada, en gran medida, por las variaciones de nivel de las aguas. En la figura 12 se representa la concentración del fitoplancton en relación con la altura hidrométrica del río. Si bien los puntos de la gráfica muestran una dispersión considerable, con un coeficiente de correlación $r = 0,63$, resulta evidente que las menores densidades se produjeron durante la creciente y las mayores durante el estiaje, existiendo una gran variabilidad en períodos de aguas medias. En los muestreos realizados durante los inviernos de 1978 y 1979 (representados con círculos oscuros en la figura), se observaron bajas densidades, independientemente del nivel de aguas, pareciendo sugerir una tendencia superpuesta a la anteriormente señalada. La menor energía radiante, tanto por la estacionalidad del clima como por la mayor nubosidad media en los meses de invierno, conjuntamente con la menor temperatura del agua, podrían contribuir a disminuir la densidad de población del fitoplancton.

La relación inversa entre la densidad del fitoplancton y el nivel de las aguas parece ser de ocurrencia general y ha sido puesta de manifiesto por numerosos autores, (Kofoid, 1908; Allen, 1920; Galstof, 1934; Lack, 1971).

En nuestro medio, Schiaffino (1977), en su estudio del fitoplancton de afluentes del Paraná Medio, observó una evidente relación inversa entre el caudal y la concentración celular en los ríos Santa Fe, Coronda, Correntoso y Cordobés. También en el Alto Paraná, en los estudios realizados en el área de Yacyretá (CECOAL, 1977; EBY, 1979), la marcha anual del fitoplancton presentó variaciones que se relacionan en forma inversa con el caudal del río.

A su vez, si bien la bibliografía existente sobre la productividad primaria del fitoplancton en grandes sistemas potámicos es sumamente escasa y fragmentaria, la información disponible viene a indicar también una relación inversa entre la tasa de fijación de carbono y el nivel de aguas. Tal relación, en algunos casos, sería consecuencia de los cambios en la densidad del fitoplancton y en la transparencia del agua, asociados a las fluctuaciones del nivel hidrométrico. Sin embargo, este efecto ha sido observado en otros ambientes donde la transparencia resultaría independiente de la altura del agua (Schmidt, 1973; 1976).

Evidentemente, las variaciones de caudal propias del régimen hidrológico de un río condicionan fuertemente la productividad primaria del fitoplancton. Cualquiera sea el mecanismo a través del cual se ejerza dicha influencia (dilución del fitoplancton, cambios en la concentración de sólidos suspendidos, modificaciones en otras características de las aguas) la misma viene a ser de fundamental importancia, aunque no siempre resulte muy clara en sus efectos ni estrictamente unidireccional en sus resultados.

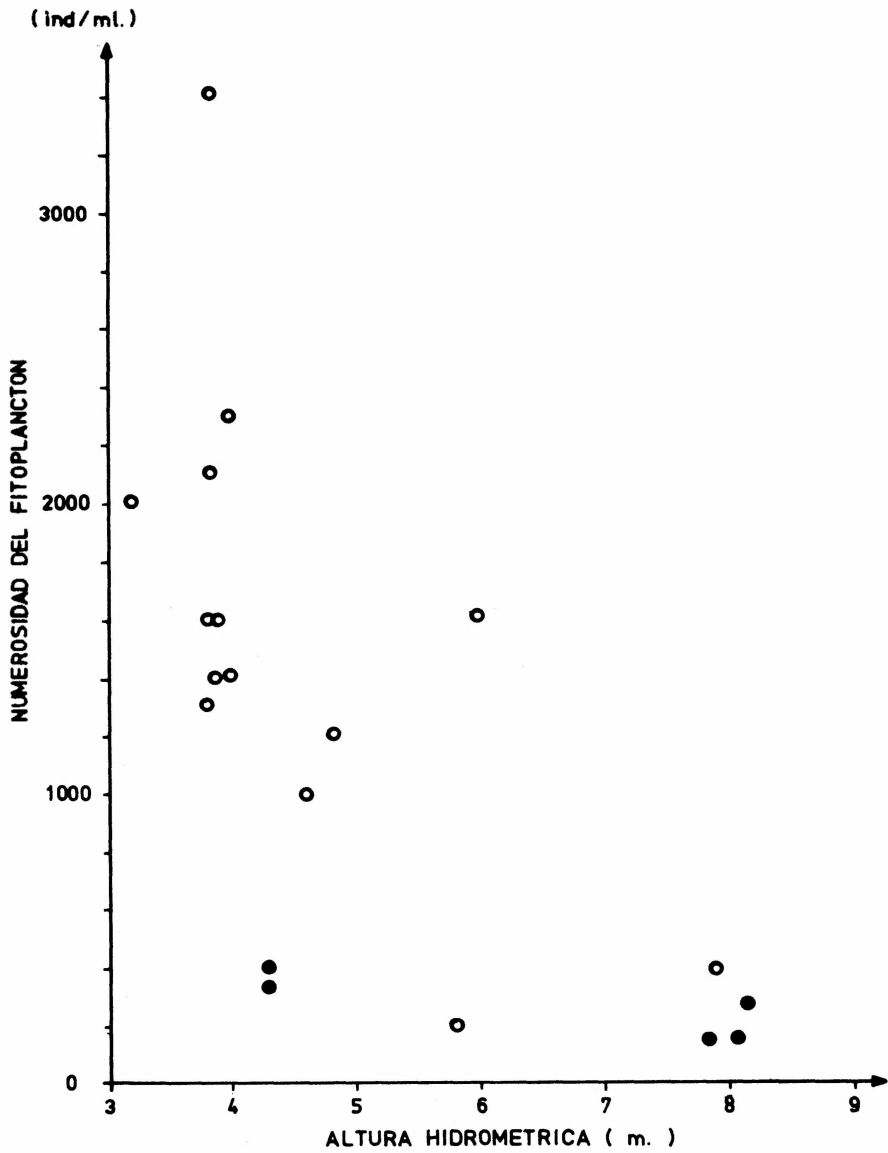


Fig. 12. Densidad de población del fitoplancton en función de la altura hidrométrica del río Paraguay (La Herradura, Formosa). Los puntos llenos corresponden a muestreos de invierno.

No se ha observado relación entre la concentración de nutrientes, nitratos y fosfatos, y la productividad del fitoplancton o su densidad celular. Muy frecuentemente las concentraciones de nitrógeno o fósforo limitan tanto la tasa de fijación de carbono como la biomasa del fitoplancton. En tal sentido, especial atención suele brindarse a las concentraciones de uno respecto al otro, en relación a los requerimientos algales. La relación N/P en la biomasa celular es aproximadamente 10/1 a 20/1, considerándose que tal relación de concentraciones caracterizará un medio equilibrado con dichos requerimientos (Lund, 1970; Golterman, 1975).

Según Sakamoto (1966), en la parte central del Japón, lagos con una relación N/P mayor que 17 resultaron deficientes en fósforo y la biomasa del fitoplancton mostró buena correlación con la concentración de dicho elemento. Por el contrario, los pocos lagos estudiados en que el cociente N/P resultó menor que 10 fueron deficientes en nitrógeno, regulando dicho elemento la densidad celular del fitoplancton.

Las cantidades relativas de nitratos respecto de las de fosfatos en los lagos ingleses es también, por regla general, superior a 10 (Lund, 1970), sugiriendo el citado autor un exceso de nitrógeno y una deficiencia relativa de fósforo.

La inmensa mayoría de los ambientes estudiados en Europa y América del Norte son deficientes en fósforo (Vollenweider, 1970; Thomas, 1973; Golterman, 1975) y, por ende, el incremento de dicho nutriente representa la principal causa de eutrofización de sus aguas continentales.

La relación media $N-NO_3/P-PO_4$ en el río Paraguay, durante más de dos años de muestreo, resultó muy baja, de 2,5, sugiriendo una deficiencia relativa en nitrógeno. La composición química de las aguas del río Paraguay fue estudiada con anterioridad por Maglianesi (1973), quien realizó determinaciones de nitratos, nitritos y amonio conjuntamente con la de fosfatos. El valor medio del cociente nitrógeno inorgánico total/fosfato, considerando la sumatoria de todas las sales de nitrógeno presentes, calculada sobre la base de la información producida por el citado autor, resultó de 4,6, igualmente indicativa de una deficiencia relativa de nitrógeno.

Los ambientes en los cuales se ha observado que el desarrollo del fitoplancton es limitado por deficiencias en nitrógeno, son poco frecuentes (Golterman, 1975). Talling (1965) supone que tal situación es común en el conjunto de lagos de África Ecuatorial, sugiriendo que podría ser una característica de las áreas tropicales, probablemente asociada a una mayor velocidad de denitrificación en dichas áreas. Moss (1969) estudió mediante el empleo de bioensayos de fertilidad, la disponibilidad de nutrientes en nueve lagos de Malawi, situados entre los paralelos 15° y 17° de latitud sud, resultando también deficientes en nitrógeno.

Viner (1973) observó, también utilizando técnicas de bioensayo, que las aguas del lago George (Uganda), situado en el ecuador, son deficientes en nitrógeno. Robarts y Southall (1977) realizaron un estudio sobre calidad de aguas y eutrofización en los principales embalses de Rhodesia, situados entre los 16 y 20° de latitud sud, resultando que en cuatro de los siete casos estudiados la productividad estaba limitada por deficiencias en fósforos, mientras que

en los tres restantes por nitrógeno. Mitchel (1973) sugiere que las aguas del lago Kariba (Rhodesia), son asimismo deficientes en nitrógeno.

Para la realización del presente trabajo se llevaron a cabo bioensayos en los cuales la población natural del fitoplancton fue incubada "in situ" con el agregado de distintas sales nutricias, en presencia de $^{14}\text{CO}_2\text{HNa}$, durante cortos períodos, de aproximadamente 6 horas de duración. Esta técnica fue utilizada repetidamente por Goldman (1960a, 1960b, 1961, 1963 y 1964), y otros autores americanos (Goldman y Wetzel, 1963; Wetzel, 1965) Según Wetzel (1965), el método posee la ventaja de ser rápido, preciso y sensible, basado en el supuesto de que si el nutriente agregado se halla en concentraciones limitativas para el desarrollo de la población, se obtendrá una respuesta estimuladora en la fijación de carbono en pocas horas, no habiéndose observado fase "lag" en experiencias realizadas por él en cultivos de laboratorio.

Hacia fines del período de estudios se llevó a cabo otro tipo de bioensayo en que se comparó el crecimiento de *Scenedesmus falcatus* en agua del río filtrada enriquecida con nitrógenos y fósforo, realizándose con posterioridad, en 1981, algunos estudios complementarios sobre el particular. El conjunto de observaciones realizadas con ambos métodos resultaron coincidentes entre sí, y concordantes con la referida evidencia química resultante de la baja proporción relativa de nitrógeno en el agua de este río.

La actividad fotosintética parece estar condicionada por una compleja gama de interacciones sumamente dinámica y cambiante. Durante el período de creciente en 1979, la limitante estuvo representada por factores físicos y ambientales, tales como la dilución del fitoplancton por el incremento del caudal.

La concentración de nutrientes en el agua se encontraría en exceso respecto de los requerimientos del escaso fitoplancton presente y su igualmente baja tasa de fijación de carbono, no detectándose respuestas positivas al enriquecimiento con nitratos y fosfatos. Durante los muestreos realizados con el río en estiaje, en cambio, en que tanto la numerosidad del fitoplancton como la productividad de las muestras testigos resultó más elevada, el enriquecimiento con sales de nitrógeno produjo siempre incrementos en la productividad, mientras que las sales de fósforos, sólo en algunas ocasiones mostraron respuesta positiva, siempre con valores menores que las alcanzadas en las muestras con el agregado de nitrógeno, indicando, en concordancia con la referida baja relación $\text{N-NO}_3/\text{P-PO}_4$, una deficiencia relativa en nitrógeno en sus aguas.

Se ha intentado en el presente trabajo, una estimación cuantitativa de la productividad heterotrófica, utilizando la metodología propuesta por Romanenko (1964). La asimilación bacteriana de CO_2 se debe principalmente a tres grupos de organismos, los cuales se diferencian por la demanda externa de CO_2 para su biosíntesis (Sorokin, 1965). El más importante corresponde a la microflora heterotrófica que procede a la descomposición aeróbica de sustratos fácilmente degradables, de escaso peso molecular, utilizando entre 3 y 5% de carbono inorgánico para la síntesis de su biomasa. Este grupo es el que prevalece en el epilimnion de lagos y embalses. Un segundo grupo puede distinguirse, representado por el microplancton que oxida los compuestos pro-

ducidos por la descomposición anaeróbica de la materia orgánica del hipolimnion, tales como metano, etanol, ácido fórnico, etc. Entre un 30 y 60% del carbono celular en estos organismos es de origen externo, encontrándose confinados fundamentalmente a las profundidades de lagos estratificados o en las interfases entre estratos oxigenados y anóxicos. El tercer grupo corresponde a las bacterias quimioautótrofas, las que obtienen el 100% de su contenido en carbono del CO₂ disuelto, y utilizan la energía derivada de la oxidación de compuestos reducidos tales como el H₂, H₂S, NH₄, Fe²⁺, etc. habitando sobre todo en la interfase agua-sedimento.

Romanenko (1964) observó que en el embalse Rybinsk (URSS), la asimilación de CO₂ en oscuridad correspondía en forma bastante constante al 6% de la biosíntesis bacteriana total, proporcionando la base para el desarrollo de una metodología sencilla para la estimación de la producción heterotrófica.

Overbeck (1979) señaló que en los lagos con hipolimnion anóxico la asimilación de CO₂ en oscuridad representó una fracción mayor de la producción bacteriana que la estimada por Romanenkó.

Considerando que aquellas situaciones en que la metodología de Romanenko parece presentar objeciones no han sido observadas en el río Paraguay, se estimó la producción bacteriana asumiendo que la fijación en la botella oscura representa un 6% de la producción total de carbono, tal como propone el citado autor, obteniendo un rango de variación en superficie de 6 a 73, con un valor medio de unos 42 mgC/m³ d. Si bien la tasa de fijación fotosintética (A), en superficie, fue mucho más elevada; el valor integrado de ambas, por unidad de área, resultó del mismo orden de magnitud, siendo generalmente menor la producción primaria, debido al hecho de hallarse confinada a un estrecho estrato superficial, mientras que la producción heterotrófica (H) tiende a aumentar con la profundidad, obteniéndose un cociente H/A cercano a la unidad.

La productividad heterotrófica, ubicada al final de la cadena trófica, semejante o superior a la fijación fotosintética de carbono al inicio de la misma, implica necesariamente que la biosíntesis bacteriana procede a expensas de la degradación de sustratos orgánicos de origen alóctono incorporados posteriormente al curso de agua.

Kusnetsov y Romanenko (1966) estimaron en el embalse Rybinsk (URSS) una relación entre la producción bacteriana y fotosintética cercana a la unidad (H/A = 1,1). Overbeck (1979), en Plussee, un pequeño lago eutrófico de Alemania, estimó también una elevada producción bacteriana del mismo orden de magnitud que la primaria, con un cociente H/A de 0,9.

CONCLUSIONES

En resumen, el río Paraguay se destaca claramente del Paraná así como de los otros de la Cuenca del Plata, a través de una serie de rasgos muy particulares. Sus afluentes de cabecera pueden establecer fáciles contactos con algunos tributarios de la cuenca amazónica, posibilitando un importante intercam-

bio biótico y la propagación austral de muchas especies, de donde la diversidad específica parece encontrar en el río Paraguay los más altos valores de la cuenca paranense, circunstancia que se hace patente sobre todo en su ictiofauna (Bonetto, Di Persia, 1981). La zonificación ecológica, con una amplísima cubeta de inundación (Pantanal) que define un complejo conjunto de ambientes leníticos y sémileníticos en la alta cuenca, y la regularidad del curso medio e inferior mal puede asimilarse al esquema genérico de Illies y Botasaneanu de 1963. Tal depresión del pantanal almacena los aportes de alta cuenca y controla la descarga del río que se opera según un módulo regular próximo a los 3 000 m³/s, situación esta que gravita también en el carácter atípico de la concentración de los sólidos en suspensión, que muestran una variación considerable para caudales medios, con tendencia a disminuir durante el período de creciente. Un efecto retardatorio similar se daría en las variaciones de la conductividad en función de la altura hidrométrica. El Pantanal podría también gravitar en los moderados valores de saturación del oxígeno disuelto que se dan en ciertas oportunidades, particularmente al inicio de las crecientes, en los altos valores circunstanciales de la DQO, así como en los relativamente bajos tenores de fosfatos.

La concentración del fitoplancton, si bien relacionada con la altura de las aguas, presentó una gran variabilidad en los períodos de aguas medias, alcanzando en diciembre de 1978 valores máximos de 4 000 ind/ml, en estiaje, con el incremento de la permeabilidad lumínica y la temperatura, presentando una clara dominancia numérica de *Melosira granulata* (83%). Las diatomofíceas constituyen siempre el grupo más numeroso (39 al 88% del total), destacándose dentro de ellas las diatomeas céntricas del género *Melosira*. Las clorofíceas les siguen en importancia (con valores comprendidos entre el 8 y 54% del total), encontrándose en menor proporción las criptofíceas y dinofíceas (1 al 20% del total). Las cianofíceas que temporalmente registran altos valores en el Paraná en el área de confluencia, representan en el Paraguá y generalmente menos del 4% del total de la comunidad, aunque algunas especies como *Lyngbya limnetica* y *aphanocapsa* sp., registraron pulsos que las llevaron a valores correspondientes al 9 y 11% del total.

La productividad primaria del fitoplancton presentó considerables variaciones que se correlacionan con la densidad del fitoplancton y la transparencia del agua, oscilando la tasa de fijación de carbono en la profundidad de iluminación óptima entre 90 y 1 250 mg C/m³ día. Aunque la relación media N-NO₃/P-PO₄ en el río Paraguay resultó muy baja, sugiriendo una relativa deficiencia de nitrógeno, no se ha detectado relación definida entre la concentración de nutrientes (nitratos y fosfatos) y la productividad del fitoplancton o su densidad celular.

El bajo Paraguay, después de la desembocadura del Bermejo, cambia considerablemente en lo relativo a sus propiedades limnológicas, fundamentalmente por la gran cantidad de sólidos suspendidos y el considerable de los disueltos que aporta este último río a sus aguas, circunstancia que trasciende diversamente sobre el Paraná Medio (Bonetto, Lancelle, 1981). La influencia de los sólidos suspendidos incide obviamente con carácter negativo en el fitoplancton y sobre todo en la productividad primaria del mismo.

BIBLIOGRAFÍA

- ALLEN, W. 1920. A quantitative and statistical study of the plankton of San Joaquin river and its tributaries in and near Stockton, California in 1913. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, 22; 1-292.
- APHA. 1975. Standard Methods for the examination of water and wastewater. 14th edition. American Public Health Association. Washington, 1194 pág.
- BETHGE, H. 1925. *Melosira* und ihre planktonbegleiter. *Planzenforschung*, 3: 1-80.
- BONETTO, A.A. 1976. Calidad de las aguas del río Paraná. Introducción a su estudio ecológico. Dir. Nac. Const. Port. y Vías Navegables, INCYTH, ONU, PNUD. 202 pp.
- BONETTO, A.A. y DI PERSIA, D.H. 1980. Main Limnological Features of the Paraná River. En: Mildward de Andrade (ed): South american limnology. (En prensa).
- BONETTO, A.A. y LANCELLE, H.G. 1981. Calidad de las aguas del río Paraná Medio. Principales características físicas y químicas. *Comun. Cient. CECOAL N° 11*.
- BONETTO, C.A.; ZALOCAR, Y.; CARO, P.M. y VALLEJOS, E.R. 1979. Producción primaria del fitoplancton del río Paraná en el área de su confluencia con el río Paraguay. *Ecosur* 6(12): 207-227.
- CARO, P.; BONETTO, C.A. y ZALOCAR. 1979. Producción primaria del fitoplancton de lagunas del nordeste de la provincia de Corrientes. *Ecosur*, 6 (11): 83- 100.
- CENTRO DE ECOLOGÍA APLICADA DEL LITORAL. 1977/79/80. Estudios ecológicos en el área de Yacyretá. Informe de Avance n° 2, 3 y 4, respectivamente. Corrientes, 666 pp.
- DILLON, P. y KIRCHNER, W. 1975. The effects of geology and land use on the export of phosphorus from watersheds. *Water Res.*, 9: 135-148.
- DUDGALE, R. y DUDGALE, V., 1961. Sources of phosphorus and nitrogen for lakes on Afongnak Island. *Limnol. Oceanogr.*, 6: 13-23.
- ENTIDAD BINACIONAL YACIRETÁ. 1979. *Estudios ecológicos en el área de Yacyretá. Informe de Avance n° 3*. Buenos Aires pp. 1-152.
- EMERY, R.; MOON, C. y WELCH, F., 1973. Enriching efectos of urban runoff on the productivity of a mesotrophic lake. *Water Res.*, 7: 1 505-1 516.
- ENGELBRECHT, R. y MORGAN, J., 1959. Studies on the occurrence and degradation of condensed phosphate in surface water. *Sew. Ind. Wastes*, 31: 458-478.
- ETCHEVEHERE, H. (M.S.) Los suelos de la Cuenca del Plata. Conferencia dictada en las 2^{tas}. Jornadas Argentinas de Zoología. Biota de la Cuenca del Plata. Santa Fe. (1969).
- GALSTOFF, P. S., 1924. Limnological observations in the upper Mississippi. *U. S. Bur. Fish. Bull.*, 39: 347-438.
- GARCÍA de EMILIANI, M., 1973. Ultraestructura y polimorfismo de *Melosira pseudogranulata* A. Cl. y cambios en la densidad de su población en el lago Mascardi. *Soc. Cient. Arg. Sec. Santa Fe*, 1: 1-10.
- GOLDMAN, C., 1960 a. Primary productivity and limiting factors in three lakes of the Alaska Peninsula. *Ecol. Monogr.*, 30: 207-230.
- 1960 b. Molibdenum as a factor limiting primary productivity in Castle lake, California. *Science*, 132:1 012-13.
- 1961. the contribution of alder trees (*Alnus tenuifolia*) to the primary productivity of Castle lake, California. *Ecology*, 42: 282-288.
- 1963. The measurement of primary productivity and limiting factors in freshwater with Carbon-14, pp. 103-113, in: Proc. Conf. Primary Productivity Measurement (1961). U.S.A.E. C. TID-7 633.
- 1964. Primary productivity and micro-nutrient limiting factors in some North American and New Zeland lakes. *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 15: 365-374.
- 1968. The use of absolute activity for eliminating serious errors in the measurement of primary productivity with ¹⁴C. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.*, 32: 172-179.

- GOLDMAN, C. y WETZEL, R., 1963. A study of the primary productivity of Clear lake, California. *Ecology*, 44: 283-294.
- GOLTERMAN, H., 1969. Methods for Chemical Analysis of Fresh Waters. Blackwell, London, IBP Handbook n° 8, pp. 1-156.
- 1973. Natural phosphate sources in relation to phosphate budget: a contribution to the understanding of eutrophication. *Water Res.*, 7: 3-17.
- 1975. *Physiological limnology*. Elsevier. Amsterdam, pp: 1-489.
- 1980. Quantifying the eutrophication process: difficulties caused, for example, by sediments. *Prog. Wat. Tech.*, 12: 63-80.
- HOLT, R. 1969. Runoff and sediment as nutrient sources. In: Water pollution by nutrients. Sources, effects and control. Water Resources Center, Univ. of Minnesota, Minneapolis, W. R. R. C. Bull. 13.
- ILLIES, J. y BOTOSANEANU, L., 1963. Problemes et méthodes de la classification et de la zonation ecologique de eaux courantes, conserderées surtout de vue faunistique. *Mitt. Internat. Verein Limnol.* 12: 1-57.
- JAWORSKI, N. A.; VILLA, O. y HETTLING, L., 1969. Nutrients in the Potomac river basin. Chesapeake Tech. Support Lab. Middle Atlantic Region. *Fed. Wat. Pollut. Gob. Administration U.S. Dept. of Interior Technical Report*, (9): 1-40.
- KOFOID, C., 1908. The plankton of the Illinois river 1894-1899. Part II. Constituent organism and their seasonal distribution. *Bull. Illinois State Lab. Nat. Hist.*, 8: 3-361.
- KUZNETSOV, S. y ROMANENKO, W., 1966. Production der biomass heterotropher bacterien und die Geschwindigkeit ihrer Vermehrung im Rybinsk-Stausee. *Verh. Int. Verein. Limnol.* 16: 1 495-1 500.
- LACK, T., 1971. Quantitative studies on the phytoplankton of the rivers Thames and Kennet at reading. *Freshwater Biol.*, 1: 213-224.
- LIVINGSTONE, D., 1963. Chemical composition of rivers and lakes. U.S. Survey Prof. Paper, 440-G: Data on Geochemistry (6th Ed.), pp. 61.
- LUND, J., 1970. Primary production. *Water Treat. Exam.*, 19: 332-358.
- LUND, J.; JAWORSKI, G. y BUCKA, H., 1971. A technique for bioassay of freshwater, with special reference to algal ecology. *Acta Hydrobiol.*, 13 (3): 235-249.
- MACKENTHUN, K.; INGRAM, W. y PORGES, R., 1964. Limnological aspects of recreational lakes. U.S. Dept. Health, Education and Welfare. Publ. Health Serv., pp. 1-176.
- MAGLIANESI, R., 1973. Principales características químicas y físicas de las aguas del Alto Paraná y Paraguay Inferior. *Physis*, 32 (85): 185-197.
- MARGALEF, R., 1969. Size of centric diatoms as an ecological indicator. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 17: 202-210.
- MEYBECK, M., 1976. Dissolved and suspended matter carried by rivers: composition, time and space variations, and world balance, pp. 25-36, en: Golterman, H. (Ed.): Interactions between sediments and freshwater. Junk Publ. The Hague, Holanda.
- MISSINGHAM, G., 1967. Occurrence of phosphates in surface waters and some related problems. *J. Am. Wat. Wks. Ass.*, 59: 183-211.
- MITCHELL, D., 1973. Supply of plant nutrient chemicals in lake Kariba pp. 165-169, in: Akerman, W.; White, G. y Worthington, E. (Ed.): *Man-made lakes; their problems and environmental effects*. Gephys. Monogr. Ser. 17.
- MOSS, B., 1969. Limitation of algal growth in some central african waters. *Limnol. Oceanogr.*, 14: 591-601.

- MULLER, K. y FORSTNER, R., 1968. General relationship between suspended sediment concentration and water discharge in the Alpenrhein and some other rivers. *Nature*, 217: 244-245.
- OVERBECK, J., 1979 a. Dark CO₂ uptake. Biochemical background and its relevance to in situ bacterial production. *Arch. Hydrobiol.*, 12: 38-47.
- 1979 b. Studies on heterotrophic functions and glucose metabolism of microplankton in Plusee *Arch. Hydrobiol. Beih.*, 13: 56-76.
- PEROTTI de JORDA, N. M., 1977. Pigmentos y producción primaria en el Paraná Medio: laguna "Los Matadores" (Santa Fe, Argentina). *Physis*, 35 (92): 89-113.
- REYNOLDS, R. y BUTTERWICK, J., 1979. Algal bioassay of unfertilized and artificially fertilized lake water maintained in Lund tubes. *Arch. Hydrobiol.*, 56: 166-183.
- ROBARTS, R. y SOUTHALL, G., 1977. Nutrient limitation of phytoplankton growth in seven tropical Man-made lakes, with special reference to lake Mc Ilwaine, Rhodesia. *Arch. Hydrobiol.*, 79 (1): 1-35.
- ROMANENKO, M., 1964. Heterotrophic assimilation of CO₂ by the aquatic microflora. *Microbiologia*, 33(4): 679-683.
- SAKAMOTO, M., 1966. The chlorophyll amount in the euphotic zone of some Japanese lakes and its significance in the photosynthetic production of phytoplankton community. *Bot. Mag. Tokio*, 79: 77-88.
- SCHIAFFINO, M., 1977. Fitoplancton del río Paraná. I. Sus variaciones en relación al ciclo hidrológico en cauces secundarios de la llanura aluvial. *Physis*, 36 (92): 115-125.
- SCHMIDT, G., 1973. Primary production of phytoplankton in the three types of amazonian waters. III. Primary productivity of phytoplankton in a tropical flood-plain lake of Central Amazonia, lago do Castanho, Amazonas, Brasil. *Amazoniana*, IV (2): 379-404.
- 1976. Primary production of phytoplankton in the three types of Amazonian waters. IV. On the primary productivity of phytoplankton in a bay of the lower Rio Negro. (Amazonas, Brasil) *Amazoniana*, V (4): 517-528.
- SOLDANO, F., 1947 *Régimen y aprovechamiento de la red fluvial argentina*. Cimera, Buenos Aires, pp. 1-277.
- SOROKIN, Y., 1965. On the trophic role of chemosynthesis and bacterial biosynthesis in water bodies. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 18 (Suppl.): 187-205.
- SOROKIN, Y. y KADOTA, H., 1972. *Techniques for the assessment of microbial production and decomposition in freshwater*. IBP Handbook n° 23, Blackwell Sci. Publ., Oxford, pp. 1-112.
- STEEMANN NIELSEN, E., 1952. The use of radioactive carbon (C-14) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, 18: 117-140.
- STEEMANN NIELSEN, E. y KHOLY, A., 1956. Use of ¹⁴C-technique in measuring photosynthesis in phosphorus or nitrogen deficient algae. *Physiologia Plantarum*, 9: 144-153.
- STRICKLAND, H. y PARSONS, S., 1960. A manual of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Bd. Canada*, 125: 1-185.
- TALLING, J., 1965 a. The photosynthetic activity of phytoplankton in East African lakes. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, 50 (1): 1-32.
- 1973. The application of some electrochemical methods to the measurements of photosynthesis and respiration in freshwaters. *Freshwater Biol.*, 3: 335-362.

- THOMAS, E., 1973. Phosphorus and eutrophication, pp. 585-611, in: Griffith, E., Beeton, A.; Spencer, J. y Mitchell, D. (Ed.): *Environmental Phosphorus Handbook*. Wiley, New York.
- TOSSINI, L., 1941. El río Paraguay. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, Tomo CXXXII.
- 1959. El sistema hidrográfico de la cuenca del Río de la Plata. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 167 (3-4): 41-64.
- TROLL, C., 1965. *Jahreszeitenklimate der erde; Worls Maps on Climatology*. Springer-Verlag, New York, 2nd ed.
- VINER, A., 1973. Responses of a mixed phytoplankton population to nutrient enrichments of ammonia and phosphate, and some associated ecological implications. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 183: 351-370.
- VOLLENWEIDER, R., 1970 a. Models for calculating integral photosynthesis and some implications regarding structural properties of the community metabolism of aquatic systems, pp. 455-472, in: *Prediction and measurement of photosynthetic productivity*. Proc. IBP/PP. Tech. Meeting. 1969. PUDOC, Wageningen.
- 1970 b. *Scientific fundamentals of the eutrophication of lakes and flowing waters, with particular reference to nitrogen and phosphorus as factors in eutrophication*. Organisation for Economic Cooperation and Development (OECD), Paris, pp. 1-189.
- 1974. *A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments*. IBP Handbook n° 12. Blackwell Sci. Publ., Oxford, pp. 1-225.
- 1976. Advances in defining critical loading levels for phosphorus in lake eutrophication. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 33: 53-83.
- WETZEL, R., 1965. Nutritional aspects of algal productivity in marl lakes with particular reference to enrichment bioassays and their interpretation. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 18 (Suppl.): 137-157.

FE DE ERRATA

ECOSUR, 8(16), 1981.

Página 47, renglón 18. Donde dice "Biomphalaria straminea" debe decir "Biomphalaria tenagophila".

Página 55, renglón 7. Donde dice "(Cryptomonas)" debe decir "(Cryptomonas)
En todos los cabezales de ECOSUR, 8(16):55-88(1981) en donde dice "Río Pa-
raná" debe decir "Río Paraguay".

Página 63, renglón 8. Donde dice "clorofitas" debe decir "clorofíceas".

Página 64, renglón 17. Donde dice "Clamydomonas sp." debe decir "Chlamydomonas".

Página 78, renglón 27. Donde dice "Soldado" debe decir "Soldano".

Página 83, renglón 2. Donde dice "ácido fórnico" debe decir "ácido fórmico".

Página 84, renglón 31. Donde dice "aphanocapsa" debe decir "Aphanocapsa".

ECOSUR, vol. 8, nº 16 (1981)

Página 91, fig. 1

Debe agregarse:

- 1: chaco oriental; 2: chaco occidental; 3: ambientes salinos;
- 4: chaco serrano; 5: bosquecillos y pastizales de altura;
- 6: espinal y 7: estepa pampeana.