

## Tesis de Posgrado

# Relaciones entre niveles de pigmentos fotosintéticos y diversos factores ambientales en ambientes acuáticos de la República Argentina

Quirós, Rolando

1989

Tesis presentada para obtener el grado de Doctor en Ciencias Químicas de la Universidad de Buenos Aires

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en [digital.bl.fcen.uba.ar](http://digital.bl.fcen.uba.ar). Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in [digital.bl.fcen.uba.ar](http://digital.bl.fcen.uba.ar). It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

**Cita tipo APA:**

Quirós, Rolando. (1989). Relaciones entre niveles de pigmentos fotosintéticos y diversos factores ambientales en ambientes acuáticos de la República Argentina. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

[http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis\\_2216\\_Quiros.pdf](http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2216_Quiros.pdf)

**Cita tipo Chicago:**

Quirós, Rolando. "Relaciones entre niveles de pigmentos fotosintéticos y diversos factores ambientales en ambientes acuáticos de la República Argentina". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 1989.

[http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis\\_2216\\_Quiros.pdf](http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2216_Quiros.pdf)

**EXACTAS** UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



**UBA**

Universidad de Buenos Aires

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

RELACION ENTRE NIVELES DE PIGMENTOS FOTOSINTETICOS Y  
DIVERSOS FACTORES AMBIENTALES EN AMBIENTES ACUATICOS  
DE LA REPUBLICA ARGENTINA.

Autor: Rolando Quirós

Director: Dr. Enrique E. Boschi

Tesis presentada para optar al título de  
Doctor en Ciencias Químicas.

- 1989 -

2 216  
Ej: 2.

INSTITUTO NACIONAL DE INVESTIGACION Y DESARROLLO PESQUERO()

A mis hijos Maria Jimena, Pablo Javier, Maria del  
Rosario, Fernando, Maria Carolina y Giannina.

## AGRADECIMIENTOS

Se agradece al Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), la oportunidad brindada para realizar este trabajo y la financiación de parte del mismo. Un agradecimiento especial al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), por la financiación de las últimas etapas y sin la cual los trabajos no hubieran sido completados.

Se agradece la asistencia durante los muestreos de C. Baigún, S. Cuch, R. Delfino, C. Guerrero, M. C. Marinone, S. Menu Marque, R. Merello y H. Senone. Un reconocimiento especial a la valiosa colaboración prestada por S. Sebastiani durante los muestreos y a S. Cuch y H. Senone en las tareas de laboratorio. Un especial agradecimiento a todo el personal de la Provincia del Chubut, que realizó los muestreos en parte de sus lagos y embalses, en particular a A. De Nichilo.

También se agradece la información limnológica de parte de los lagos de la Provincia del Chubut a M. C. Scapini, la información sobre abundancia y biomasa del zooplancton a S. Menu Marque y M. C. Marinone, y la información de abundancia y composición del fitoplancton a G. S. Egúés.

Al Dr. E. E. Boschi, se le agradece el haber ejercido la dirección del presente trabajo de tesis. Un reconocimiento especial a R. A. Ryder, por sus críticas, sugerencias y asesoramiento durante el desarrollo de los Proyectos de Investigación de cuyos resultados el presente trabajo de tesis forma parte.

A mi esposa el reconocimiento de su paciencia y dedicación en el tipeado de las sucesivas versiones del presente trabajo de tesis, aún a cuenta del tiempo quitado a sus propias actividades.

## INDICE

	página
Capítulo 1. Introducción General. ....	1
Capítulo 2. Los Ecosistemas como Sistemas. ....	6
2.1. Introducción. ....	6
2.2. Complejidad y Sistemas Jerárquicos. ....	7
2.3. Representación de los Sistemas Acuáticos como Sistemas Abiertos. ....	10
2.4. Homogeneidad y Heterogeneidad. Escala de Observación. ....	17
2.5. Representación de los Ecosistemas Acuáticos en el Espacio de los Estados. ....	27
Capítulo 3. Relación entre la Biomasa del Fitoplancton y los Niveles de Nutrientes. ....	59
3.1. Introducción. ....	59
3.2. Materiales y Métodos. ....	68
3.2.1. Lagos y Embalses Muestreados. ....	68
3.2.2. Toma de Información. ....	70
3.2.3. Determinación de Pigmentos Fotosintéticos, Nutrientes Totales y Sólidos Disueltos. ....	78
3.2.4. Conformación de la Base de Datos para N=111. ....	79
3.2.5. Análisis de la Información. ....	83
3.3. Resultados y Discusión. ....	86
3.3.1. Análisis de la Matriz de Correlación para N=111. ....	86
3.3.2. Ordenación Ambiental de Lagos y Embalses. ....	94
3.3.3. Relaciones entre la Biomasa Fitoplanctónica y Niveles de Nutrientes, Factores Climáticos y Morfométricos. ....	122

- Homogeinización Paulatina de la Base de Datos. ..	122
- Análisis de Subconjuntos Complementarios según TP, TN/TP, TEMP y ZMEAN. ....	139
- Análisis Regional y por Tipo de Ambiente Acuático. ....	149
 Capítulo 4. Relaciones entre la Biomasa Fitoplanctónica y Factores Relacionados con la Estructura Biótica y el Funcionamiento del Ecosistema Acuático. ....	155
4.1. Introducción. ....	155
4.2. Análisis de Correlación Parcial de la Base de Datos (N=108). ....	158
4.3. Análisis de Subconjuntos Complementarios según DO <sub>b</sub> , %ATE, CPUEA y MASI. ....	163
4.4. Análisis de Regresión y Homogeinización Paulatina de la Base de Datos Total. ....	169
 Capítulo 5. Expresión de Pautas de Sistema en un Espacio de Ordenación. ....	183
5.1. Introducción. ....	183
5.2. Materiales y Métodos. ....	183
5.3. Resultados y Discusión. ....	184
 Capítulo 6. Discusión General y Conclusiones. ....	195
 Anexo A. Figuras y Tablas.....	209
 Bibliografía Consultada. ....	237

## CAPITULO 1

### Introducción General

La producción biológica de los ecosistemas acuáticos depende, en última instancia, de las condiciones del medio ambiente externo al mismo. Las características climáticas y edáficas del medio ambiente y las características morfométricas del ambiente acuático determinan, en gran medida, la producción y la biomasa de las comunidades acuáticas que han coevolucionado con el ecosistema acuático (medio ambiente especificado, "sensu" Patten y Odum (1981)). Las fuerzas impulsoras externas determinan las entradas de energía y nutrientes al sistema, siendo canalizadas en su disponibilidad por la morfología del mismo (Ryder 1965, 1982). Las características internas del ecosistema, tal como la abundancia relativa de las distintas comunidades y poblaciones, y sus efectos tróficos, actuarían únicamente como moduladores de la producción y la biomasa, determinada, en general, externamente. Esta hipótesis general, y bastante fuerte, es la que me propongo defender, con respecto a la biomasa del fitoplancton, en el presente trabajo de tesis.

En toda ciencia se busca permanentemente el desarrollo de teorías lo suficientemente generales, que permitan predecir y explicar el comportamiento de un rango amplio de sistemas aproximadamente similares. Las explicaciones pueden ser generadas por estudios realizados en un sistema singular, o subsistema del mismo, o, en una escala más amplia, por comparación entre sistemas. La extrapolación a otros sistemas supuestos similares, de generalizaciones obtenidas a partir de estudios en profundidad y sumamente detallados en un único sistema, puede ser válida como no serlo. Por el contrario, los modelos y pautas de sistema obtenidos a partir de estudios globales, y generalmente, por razones prácticas, menos detallados, son por definición generalizaciones validas significativas con respecto a las características del sistema global (Collins y Sprules 1983). Tales estudios globales son además de valor para testear hipótesis que muchas veces han surgido a partir de estudios de tipo intensivo, y también, en sentido inverso, como generadores de hipótesis que deberán ser testeadas por tales estudios intensivos.

En los sistemas ecológicos, dado su carácter jerárquico y su complejidad estructural y de funcionamiento, además de su carácter histórico (imposibilidad de obtener, con cierto margen de repetibilidad, las mismas condiciones de estado), es particularmente difícil el obtener modelos que sean a la vez

predictivos y explicativos. Dos tipos de enfoques, el globalista (Peters 1986) tendiente a obtener generalizaciones válidas, y el determinista (Lehman 1986) que tiende a obtener detalle de funcionamiento, serían necesarios para obtener modelos que sean a la vez predictivos y explicativos. Ambos tipos de modelos difieren en sus escalas de validez, temporales y espaciales, correspondiendo a niveles jerárquicos diferentes. Si bien los mecanismos subyacentes, o sea pertenecientes a los niveles jerárquicos inferiores, posiblemente sean los mismos, ello no asegura que sea similar su expresión en los niveles jerárquicos superiores.

En razón de lo arriba expresado, en la primera parte de este trabajo de tesis se discute el sentido de la complejidad de los ecosistemas, y en particular de los acuáticos, como sistemas. El problema de las escalas temporales y espaciales se discutirá en relación con en qué medida, y con qué grado de seguridad, son extrapolables los resultados obtenidos en escala amplia, a partir de estudios comparativos entre sistemas, al funcionamiento de un sistema singular. Este problema tiene amplia repercusión en la literatura limnológica actual, principalmente en relación a problemas ambientales de carácter global, tales como la eutroficación de ecosistemas acuáticos y el efecto del calentamiento climático. En este contexto se defiende la conveniencia de los estudios realizados a: a) escala espacial amplia (máxima heterogeneidad) como una primera aproximación a fijar los límites del sistema global (Ulanowicz y Platt 1985), y b) a escala temporal amplia, como una forma de representar los posibles estados de cada sistema singular, y su relación con la posibilidad de distinguir la variación estacional, la provocada por las fluctuaciones naturales del medio ambiente, y aquella proveniente de los efectos de las catástrofes naturales o la acción humana. Posteriormente, se propone la representación de cada sistema singular en el espacio de los estados del sistema global (Capítulo 2).

El uso de modelos empíricos para el manejo de sistemas acuáticos ha sido intenso durante los últimos treinta años (Ryder 1965, Vollenweider 1968, Dillon y Rigler 1974, entre los más importantes). La importancia de su capacidad predictiva (Peters 1986) y su debilidad teórica (Lehman 1986) es objeto de debate actual en el campo de la limnología. Con respecto a su utilidad, la producción primaria (Melack 1976) y la biomasa del fitoplancton son, en general, buenos predictores del rendimiento pesquero (Oglesby 1977) y de la biomasa relativa de peces (Quiros 1989).



A partir de los modelos de Vollenweider (1969) y Dillon y Rigler (1974) el fósforo (P) aparece como el principal nutriente limitante de la producción del fitoplancton. El modelo de Vollenweider (1969) considera al lago como un reactor perfectamente mezclado y, a partir de la carga total de P, y las características hidrológicas y morfométricas del mismo, determina la concentración de fósforo total (TP) en el estado estacionario. El modelo de Dillon y Rigler (1974) permite relacionar, en base a un análisis de regresión, la concentración de TP con la biomasa fitoplanctónica, expresada como concentración de pigmentos fotosintéticos (CHL). Con posterioridad al modelo de Vollenweider, se han desarrollado modelos para carga de fósforo aplicables a ambientes con características particulares, y para los cuales algunas de las suposiciones básicas del modelo original no son totalmente válidas, tales como lagos muy poco profundos o embalses (Canfield y Bachmann 1981, Golterman 1982, Premo et al. 1985, Vollenweider 1975, entre otros). Además, numerosas regresiones CHL-TP, posteriores a Dillon y Rigler (1974), se han desarrollado para distintos conjuntos de ambientes acuáticos a nivel planetario (Dillon et al. 1988). Para conjuntos de lagos en los cuales se incluyen ambientes limitados por nitrógeno (TN), se han obtenido regresiones múltiples CHL versus TP y TN (Smith 1982).

Las generalizaciones obtenidas para conjuntos de ambientes acuáticos a escala continental o planetaria indican que, además de los nutrientes (Oglesby 1977, Schindler 1978), las características morfométricas (Rawson 1955, Sakamoto 1966) y climáticas (Brylinsky y Mann 1973, Brylinsky 1980) estarían relacionadas con la producción primaria y la biomasa del fitoplancton. Otros factores han sido mencionados como de importancia en explicar estadísticamente la variación residual de las regresiones entre clorofila y niveles de nutrientes. El carácter de estos factores puede ser tanto abiótico como biótico y está relacionado con fuerzas impulsoras externas o con el funcionamiento interno del ecosistema acuático. Es también objetivo del presente trabajo de tesis el desarrollar, en un estudio comparativo entre lagos y embalses, modelos de regresión entre CHL y niveles de nutrientes para distintos niveles de heterogeneidad espacial (Capítulo 3) y analizar su variación residual en función de las características más generales, externas e internas, del ecosistema acuático (Capítulo 4). Posteriormente se analiza la variación temporal de un subconjunto de lagos y embalses en el espacio de los estados de un conjunto más amplio y heterogéneo (Capítulo 5).

En Argentina existen más de 400 lagos y embalses con superficie mayor a los 5 km<sup>2</sup> (Quirós et al. 1983). Con

anterioridad al comienzo de los proyectos arriba mencionados, la información disponible para la realización de estudios comparativos entre lagos y embalses era escasa, con el agregado de que en muchos de los casos, la metodología empleada presenta importantes diferencias. Sólo se disponía de información morfométrica de algunas lagunas pampásicas (Dangavs 1976) y de cinco lagos patagónicos, a saber: Lacar (Cordini 1964), Nahuel Huapi (Cordini 1939), Mascardi (Drago 1974), y los lagos Mustens y Colhue Huapi (Rivas 1978, Mattio 1979). La información disponible para caracterizar limnológicamente los ambientes acuáticos no excedía a la veintena de ellos, entre los cuales pueden mencionarse: Löffler 1959; Olivier 1961; Thomasson 1959, 1963, 1964; Ringuélet et al. 1967; Ringuélet 1968; INALI 1972; Drago 1974; Bonetto et al. 1976; Dangavs y Merlo 1980; Conzonno et al. 1981, Mariazzi et al. 1981; y Land de Castello 1981. En ese panorama no fueron considerados los ambientes de la llanura de inundación del río Paraná (Bonetto et al. 1969, Bonetto 1976) ni los embalses ubicados en grandes ríos tal como el de Salto Grande (Quirós y Cuch 1983, Quirós y Luchini 1983). Con posterioridad a la iniciación de los mencionados proyectos fue estudiado un conjunto amplio de ambientes en Tierra del Fuego (Mariazzi et al. 1987), así como intensivamente el embalse Cabra Corral en el noroeste de Argentina (de Viana y Quiros 1989, de Viana información no publicada).

Existen pocos estudios comparativos entre lagos y embalses en América Latina (Tundisi 1981). La mayoría de ellos fueron realizados en los últimos años (Löffler 1959; Bonetto et al. 1976; Matsumura-Tundisi et al. 1981; Arcifa et al. 1981; Tundisi y Matsumura-Tundisi 1984; Campos 1984; Miller et al. 1984; Montecino y Cabrera 1984; Quirós y Drago 1985; Gianisella-Galvão 1985, 1986; Mariazzi et al. 1987). La gran mayoría de ellos intenta la comparación de los ambientes acuáticos no más allá del nivel regional.

En el presente trabajo de tesis se desarrollan además los primeros modelos CHL-TP para un conjunto amplio de ambientes acuáticos para el hemisferio sur, con excepción de los obtenidos con anterioridad para Nueva Zelandia (White 1983, Fridmore et al. 1985).

Como base de este trabajo se utilizan dos bases de datos obtenidas durante el desarrollo de dos proyectos de investigación elaborados y dirigidos por el autor. En uno de ellos (Quirós 1981), se abarcó prácticamente el total del territorio de Argentina, muestreándose un total de 111 lagos y embalses, por una única vez, durante los veranos de 1984 a 1987. El segundo

proyecto (Quirós 1984), se desarrolló en seis lagos de la Provincia del Chubut durante los años 1983 a 1985 con muestreos estacionales.

Este trabajo de tesis fue realizado como tarea del Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), que depende de la Subsecretaría de Agricultura, Ganadería y Pesca del Ministerio de Economía. Los trabajos de campaña, y las tareas de los ayudantes y colaboradores fueron financiados por el INIDEP. Los estudios fueron cofinanciados por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por subsidio PID 3-017400/85 otorgado al autor. La Provincia del Chubut cofinanció parte de los trabajos realizados en sus lagos y embalses. Con posterioridad al comienzo de los trabajos surgió la posibilidad de elaborar el presente trabajo con información que, en parte, ha sido publicada con anterioridad.

## CAPITULO 2

### Los Ecosistemas como Sistemas

#### 2.1. Introducción.

Existe una creencia, hoy cada vez menos difundida, de que el estudio de sistemas mas simples, lo mas homogéneos y aislados posible, es una de las normas básicas de la investigación científica. El funcionamiento de sistemas mas heterogéneos y complejos se lograría luego por mera superposición de los funcionamientos de los sistemas simples. Si bien esta es una caricatura del enfoque reduccionista, es así como comunmente se la expresaba en las recomendaciones a aquellos que se iniciaban en la investigación. Sin embargo, las observaciones de los sistemas naturales deben realizarse, en principio, comenzando con escalas espaciales amplias con el objeto de definir los límites del sistema (Ulanowicz y Platt 1985). Además, el uso de escalas temporales amplias permite que se desarrolle un mayor número de comportamientos del sistema, y por lo tanto mayores posibilidades de que se expresen los diferentes procesos componentes de las transformaciones, según sus respectivas constantes de tiempo. Es mi intención, en este Capítulo, defender el punto de vista de que, con sistemas complejos, tales como los ecosistemas acuáticos, un enfoque externo, partiendo además de sistemas con la máxima heterogeneidad espacial y temporal y disminuyendo paulatinamente la misma, permite la identificación de las variables involucradas a cada escala y su expresión en los respectivos fenómenos. Los compartimientos que estructurarían internamente al sistema serían definidos posteriormente en sentido inverso.

Dentro de mis objetivos para este Capítulo, esta también el de contribuir a la discusión sobre si son transferibles o no, y en que sentido, los resultados de los estudios comparativos entre sistemas a las variaciones dentro de un dado sistema, y su conversa, la aplicación de los estudios en sistemas individuales a otros sistemas similares.

Para ello realizare una breve introducción sobre cuales son los significados mas utilizados para entender que los ecosistemas son sistemas complejos, y de como ello se relaciona con el estado actual de la ecología, con el realce de distintos niveles jerárquicos y la proliferación de escuelas. Luego de una descripción de como un ecosistema acuático puede ser representado por un modelo de entradas y salidas, pasare a discutir el significado de la escala de observación en la delimitación de los fenómenos involucrados. Finalmente, discutire que tipo de sistema es el que subyace a la representación comparativa de ecosistemas acuáticos en el espacio de los estados, conformado este último,

tanto de variables externas como de variables internas al ecosistema acuático singular.

## 2.2. Complejidad y Sistemas Jerárquicos.

Los ecosistemas acuáticos son sistemas complejos. Pocos ecólogos estarían en desacuerdo con esta afirmación. Las diferencias surgirán cuando se comience a discutir en que sentido son complejos los ecosistemas. Para algunos, los ecosistemas pertenecen a una clase de sistemas, también llamados "de amplia escala", una de cuyas propiedades sería su complejidad, definida como la de ser sistemas con la propiedad de poseer un gran número de relaciones, de distintos tipos, entre sus elementos constituyentes, así como entre el sistema y su medio ambiente (Straskraba y Gnauck 1985). Otra de sus características definitorias sería la de poseer, como sistemas, propiedades que emergen sólo como resultado de la interacción entre sus elementos componentes. La complejidad sería así una propiedad intrínseca del sistema, comparable con la cantidad de información necesaria para especificar la organización del mismo (Kerr 1976, 1982). Otros prefieren ver la complejidad de los ecosistemas como relacionada con la interacción entre distintos niveles de organización (Allen y Starr 1982, O'Neill et al. 1986). Para ellos, los modelos científicos en ecología deberían ser jerárquicos para así tomar en cuenta la complejidad de los ecosistemas. Por jerarquía entienden un sistema de comportamientos interconectados, donde los niveles superiores de la jerarquía restringen y controlan, en grado variable, a los niveles inferiores. El grado de control dependería de las constantes de tiempo de los respectivos comportamientos. La complejidad surgiría de la no linealidad y la asimetría de las relaciones mutuas entre un sistema y su medio ambiente. El medio ambiente constituiría el nivel superior de la jerarquía y su respuesta sería más lenta que la de las entidades (sistemas) que restringe.

Que la realidad sea jerárquica o no, es algo no decidible. En opinión de Simon (1962), si en el mundo existen sistemas complejos sin ser a su vez jerárquicos, posiblemente escaparían a nuestra observación y comprensión. Para Allen y Starr (1982) existe algo relacionado con nuestra capacidad de observación, que nos permite descubrir pautas y regularidades en un sistema sólo si lo modelamos jerárquicamente, y que de otra manera permanecerían ocultas. Para estos últimos autores, la complejidad de un sistema poco tiene que ver con el número de variables que necesitamos para describir su comportamiento. Coincidirán así con Rosen (1978) para quien la complejidad de un sistema depende del número de maneras significativas por las cuales el observador puede interactuar con el sistema.

Que los ecosistemas son sistemas complejos, en cualquiera de los dos sentidos mencionados arriba, quedaría mostrado, simplemente, por su ubicación en la escala jerárquica de los niveles de organización: ... - átomos - moléculas - macromoléculas - ... - células - tejidos - órganos - individuos - poblaciones - comunidades - ecosistemas - biomas - biosfera - ... En esta escala se incluyen niveles que contienen y otros que no contienen a los niveles inferiores respectivos (jerarquías "tramadas" y "no tramadas"). En ella, deliberadamente, se han omitido ciertos niveles que pueden ser objeto de discusión o conveniencia, así como toda referencia a una división entre estructura y función (Odum 1971), tales como que los ecosistemas deben incluir, además de comunidades, componentes funcionales abióticos (O'Neill et al. 1986). Aunque la noción clásica de jerarquía involucra niveles discretos, y estos además pueden tener valor conceptual y pedagógico (Allen y Starr 1982), nuestro uso de niveles jerárquicos en el modelado de la realidad es, en cierto sentido, arbitrario y tiene un alto contenido temático ("sensu" Holton 1985), jerarquizamos la realidad según convenga a nuestro objetivo de comprenderla y transformarla.

El que los ecosistemas sean sistemas complejos, contribuye a que la ecología sea una ciencia eternamente joven en estado preparadigmático ("sensu" Kuhn 1962). Las diversas escuelas de ecología definen de manera distinta las entidades ecológicas que toman como modelo de estudio. Ello contribuye a la coexistencia en el tiempo de teorías y modelos no fácilmente conmensurables. Las discusiones temáticas sobre determinismo-indeterminismo, explicación reduccionista o globalista, mecanicismo-empirismo, aparecen ni bien se pretende elevarse sobre la mera descripción de resultados experimentales o de la toma de datos de campo. En opinión de Holton (1985), dichas discusiones lo son sobre posiciones temáticas que no son resolubles en el plano ideal conformado por las proposiciones concernientes a cuestiones empíricas de hecho (fenoménicas) y por las proposiciones concernientes a la lógica y las matemáticas (analíticas). Las proposiciones fenoménicas o contingentes y las proposiciones analíticas pueden verificarse o refutarse. Las primeras, o sus consecuencias lógicas, contrastándolas con la experiencia, y las segundas, dentro del sistema axiomático aceptado. Ambas pertenecen al lenguaje de la ciencia, tal como las entendería, por ejemplo, el empirismo clásico. Según Popper (1959) las proposiciones que no son verificables o falseables, por ejemplo las proposiciones puramente temáticas, no formarían parte del lenguaje de la ciencia. Pero aún este último reconoce que "La ciencia no es un sistema de afirmaciones ciertas o bien establecidas; tampoco es un sistema que avance continuamente hacia un estado de finalidad ... No sabemos, sólo podemos conjeturar. Y nuestras conjeturas van guiadas por la acientífica ... fe en leyes, en regularidades que podemos revelar, descubrir." (Popper 1959, citado en Holton 1985).

La tercera dimensión de la ciencia, la temática, incluiría los presupuestos fundamentales, las nociones, términos, juicios y decisiones metodológicas que, en sí mismos, no evolucionan ni son resolubles en observación objetiva o con el raciocinio analítico formal de la lógica y las matemáticas (Holton 1985). Cuando una ciencia es joven, mayor es el componente temático de sus hipótesis. Pero aun las hipótesis más generales de una ciencia avanzada - aquella que posee una compleja estructura jerárquica de hipótesis - tienen una cierta componente temática. Como ejemplos de la importancia de los temas ("sensu" Holton 1985) en ecología, tomados prácticamente al azar, se pueden citar:

"... a largo plazo, una vez que esten establecidos los "cristales perfectos" de la ecología, es de esperar que un futuro de "ingeniería ecológica" haga uso de todo el espectro de modelos teóricos, desde el muy abstracto hasta el de tipo particular, al igual que se hace hoy en las ramas más convencionales de la ciencia y de la ingeniería." (May 1974).

"La prueba de validez para una teoría ecológica ("test for ecology"), no es ni su consistencia lógica, ni su atracción estética, ni su precisión matemática, sino la exactitud y utilidad de sus predicciones." (Peters 1980).

"A pesar de que la filosofía ha demostrado repetidamente los errores del reduccionismo vulgar, los biólogos continúan en la creencia de que el objetivo último del estudio de los organismos vivos, es el de describir los fenómenos solo en términos de las propiedades individuales de objetos aislados." (Levins y Lewontin 1980).

"La búsqueda de pautas y el tratar de adivinar los mecanismos ha sido poco productivo... La ecología ha pasado de ser una disciplina mayoritariamente descriptiva, a ser una ciencia experimental... El énfasis deberá mantenerse en la comprensión detallada de los mecanismos..." (Fricke et al. 1984).

"Los modelos analíticos son, al presente, los únicos instrumentos para una evaluación adecuada de la eutroficación." (Straškraba y Gnauck 1985).

"Creo que los modelos deterministas, basados en numerosos coeficientes que son obtenidos de la literatura o medidos en ecosistemas únicos, poco tienen para contribuir al manejo de ecosistemas." (Schindler 1987).

Los párrafos anteriores, extraídos de trabajos y monografías científicas, son sólo una muestra de lo que es posible extraer de la bibliografía ecológica actual del mejor nivel. Sus proposiciones, puramente temáticas, no son resolubles en el plano analítico - fenoménico. Representan, en parte, los valores y deseos y, en general, la visión de los ecosistemas y del mundo de quienes las expresaron.

Coincidirían así las visiones según Kuhn (1962) y según Holton (1985) de la ecología como una ciencia joven. Según el primero estaría en estado preparadigmático, estado en el cual varias escuelas disputan entre sí y proponen su propia visión del sistema (ecosistema) como absoluta. Según el segundo, la ecología tendría un alto componente temático en sus proposiciones y en especial en sus hipótesis de mayor nivel. Para Allen y Starr (1982) el estado actual de la ecología sería el resultado del tipo de sistemas que los ecosistemas son - estructuras jerárquicas con varios niveles interactuantes - y de la no siempre clara visualización por parte de sus practicantes (los ecólogos) de que un dado fenómeno tiene distintas apariencias dependiendo desde donde se lo observe (escala de observación). En un sentido amplio, si cambio la escala de observación también cambio el fenómeno bajo estudio. Muchas de las discusiones actuales en ecología, por ejemplo las diferencias entre ecología del equilibrio y del no-equilibrio, serían así producto de diferencias en la escala de observación (Harris 1983, O'Neill et al. 1986).

### 2.3. Representación de los Ecosistemas Acuáticos como Sistemas Abiertos.

Un sistema puede ser representado por un compartimiento y un conjunto de entradas y salidas desde y hacia su medio ambiente. El sistema estaría caracterizado por las siguientes variables:

VARIABLES DE ENTRADA,  $x_i$ . A través de ellas el medio ambiente del sistema actúa sobre el mismo. En el modelado de ecosistemas estas variables de entrada son también conocidas como variables impulsoras o funciones forzantes.

VARIABLES DE ESTADO,  $v_i$ . Los valores que pueden tomar representan los estados internos accesibles al sistema.

VARIABLES DE SALIDA,  $y_i$ . Representan la respuesta del sistema sobre su medio ambiente.



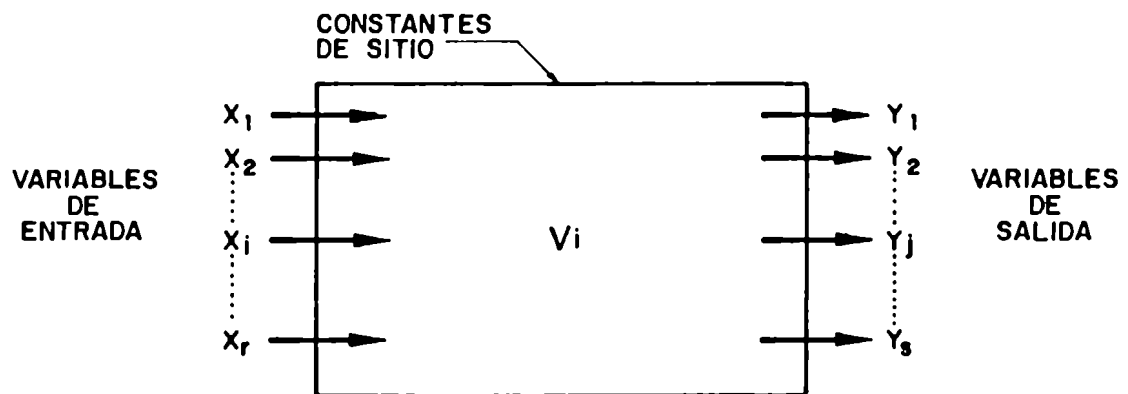


Figura 1. Representación esquemática de un sistema abierto.

Constantes de sitio. Caracterizan los límites físicos dentro de los cuales ocurren los procesos de interés.

En general, la separación entre sistema y medio ambiente es una prerrogativa del observador. Ello está relacionado con nuestra necesidad de jerarquizar la naturaleza y de separar lo relevante de lo irrelevante (modelar). La definición del sistema, dejando el resto del mundo en el medio ambiente, nos compromete de manera tal, que no es simple lograr acuerdo sobre "de qué se está hablando" aun cuando dos observadores hayan definido sus sistemas de manera ligeramente distinta. Esta falta de acuerdo se acrecienta a medida que las diferencias en la definición de los respectivos sistemas se acrecienta.

El concepto de medio ambiente no ha sido tratado con profundidad en la literatura ecológica (Patten 1978). El realce del nivel de organismo ha conducido a que históricamente, el significado de medio ambiente se circunscriba al medio ambiente inmediato de los mismos. Un intento de formalización del concepto, en el marco de la teoría general de sistemas, fue realizado por Patten (1978). Para Patten y Odum (1981) el significado de "medio ambiente" es el de medio ambiente no especificado y el significado de ecosistema es el de medio ambiente especificado. En este último, se incluyen efectos directos e indirectos sobre los organismos, y el límite de la trama causal estaría dado por los límites fijados en la definición del sistema. Otro significado bastante diferente de "medio ambiente", que prácticamente abarca todo salvo las estructuras creadas por el hombre, es el utilizado comúnmente en la ciencia ambiental.

Mi uso de medio ambiente, en este trabajo de tesis, coincide con el medio ambiente no especificado de Patten y Odum (1981), no es el medio ambiente externo a los organismos vivos, es el medio ambiente externo al ecosistema acuático. El sistema está constituido por el medio acuoso y sus límites lo constituyen las interfases tierra-agua y agua-aire. En esto no se agrega nada nuevo, salvo la necesaria especificación del sistema, y coincide, en general, con las fronteras físicas clásicamente adoptadas como los límites del ecosistema acuático.

Desde el trabajo de Forbes (1887) (Wetzel 1975), describiendo el lago como un sistema cerrado cuyo límite lo constituye la línea de costa ("el microcosmos"), hasta el reconocimiento de que para explicar algunos de los procesos que ocurren en los lagos es necesario mirar más allá de la línea de costa (Vollenweider 1968, entre otros) pasó poco menos de un siglo (Likens 1984). Actualmente son muy pocos, si alguno, los que afirmarían que es posible explicar adecuadamente los procesos que conducen a la producción biológica de los distintos niveles

tróficos, solamente a partir de los procesos internos del ambiente acuático. El reconocimiento de los ecosistemas como sistemas abiertos llevó a que hoy consideremos al lago como un integrador de procesos que ocurren en su cuenca de drenaje. Straškraba (1980) considera al ecosistema acuático como formando parte de un sistema jerárquicamente superior, los biomas, las unidades ecosistémicas de mayor orden. Ello le permite asimilar conceptualmente, en el desarrollo de modelos globales de ecosistemas, las interacciones entre los ecosistemas acuáticos y los terrestres.

Con anterioridad, Rawson (1955) ya había propuesto considerar tres tipos de factores externos al sistema acuático como determinantes de su productividad. La geología, el tipo de suelo y de uso de la tierra (factores edáficos) en interacción con el clima y la hidrología (factores climáticos) determinarían los niveles de nutrientes en el lago. Su forma y tamaño (factores morfométricos) canalizarían de forma restrictiva esos nutrientes hacia la producción biológica. Posteriormente, y con el fin de identificar las entradas de materia y energía al sistema acuático, Likens y Borman (1974) las clasificaron como:

- a.- entradas meteorológicas (por ej. la energía radiante por unidad de área y la energía eólica en su contribución a la distribución de la energía térmica en el lago).
- b.- entradas hidrológicas, íntimamente relacionadas con las entradas meteorológicas y con la forma y el tamaño del cuerpo de agua (por ej. en conjunción determinarían el tiempo de permanencia del agua o, lo que es lo mismo, su tasa de lavado).
- c.- entradas inducidas por la geología de la cuenca, toma en cuenta la carga de sustancias inorgánicas disueltas y particuladas. En conjunción con la tasa de lavado y la morfometría determinarían los niveles de nutrientes del sistema acuático (Vollenweider 1975).
- d.- entradas bióticas, toman en cuenta la entrada de materia orgánica alóctona al sistema acuático. Incluye el carbono reducido proveniente de otros sistemas acuáticos y las entradas a partir de los ecosistemas terrestres en la cuenca de drenaje.
- e.- efectos antropogénicos, por ej. incluye las entradas de nutrientes debidas a la población humana, la agricultura y la ganadería (fuentes puntuales y difusas), así como los efectos de las actividades ligadas al desarrollo,

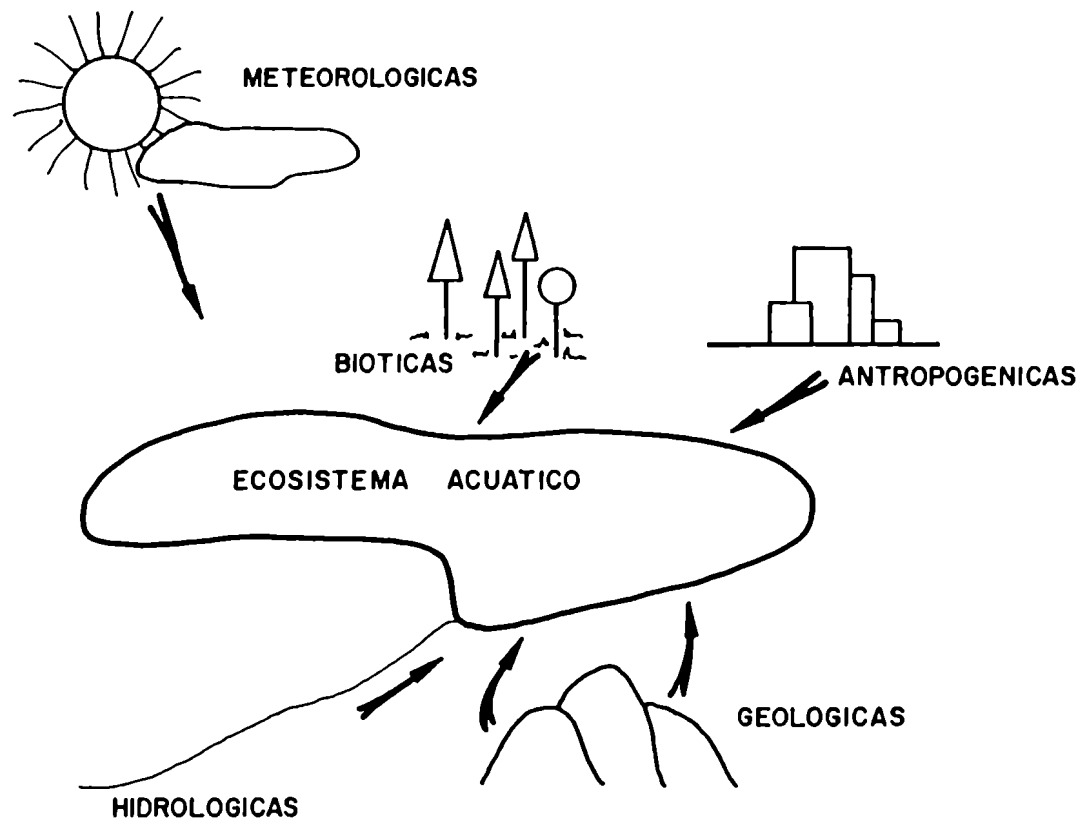


Figura 2. Principales entradas de materia y energía al ecosistema acuático (según Likens y Borman (1974), y Straškraba y Gnauck (1985)).

las cuales necesariamente producen el deterioro del sistema acuático y la modificación de las entradas naturales de energía y materia al sistema.

Las variables relacionadas con las entradas de materia y energía, y por lo tanto consideradas como externas al sistema acuático, actuarían como funciones impulsoras de los procesos internos del mismo. No todas ellas son independientes entre sí, y en un cierto sentido la descripción del medio ambiente externo al sistema acuático en término de todas ellas sería redundante. Las interrelaciones mas significativas entre el ecosistema acuático y su medio ambiente se representan en la Figura 2 (Straskraba 1980).

El flujo de energía radiante proveniente del sol es la principal causa directa o indirecta de la variación geográfica y la periodicidad estacional de todas las otras variables impulsoras. La velocidad y dirección del viento y los caudales de agua entrados al sistema por efecto directo de las lluvias y la escorrentia, son determinados por la circulación atmosférica global impulsada por el calentamiento diferencial de la Tierra por el sol. Para analizar las diferencias regionales, infrarregionales y locales, son decisivas las modificaciones debidas a la distribución desigual de oceanos y continentes, las características del relieve y su cubierta vegetacional.

Otro tipo de variables impulsoras lo constituyen los flujos de materiales (hacia el sistema acuático), disueltos y en suspensión, inorgánicos y orgánicos. Los flujos de los iones mayores estan determinados por los procesos de disolución y dilución en el agua proveniente de las lluvias, y por concentración por evaporación. Las fuerzas impulsoras son tanto meteorológicas como geológicas. Por otra parte, los procesos que ocurren a nivel del complejo del suelo y de la vegetación terrestre son de importancia por modificar las entradas de los principales nutrientes limitantes de la producción acuática, el nitrógeno y el fósforo.

La modificación de los ecosistemas por la acción humana, y la polución del agua y el aire por la industria, generan una serie de modificaciones a la acción de las fuerzas naturales. Otra entrada de materia al sistema lo constituye la entrada de materia orgánica proveniente de la vegetación terrestre. Por ejemplo, el flujo de materia orgánica hacia el ecosistema acuático es mucho mayor si este se halla ubicado en una región tropical húmeda que en un bioma de tundra o de desierto. La carga de materia orgánica de origen alóctono se hace relativamente más importante, para los procesos internos del ecosistema acuático, medida que el tiempo de permanencia del agua en el sistema disminuye y aumenta la importancia de la tasa de lavado con

respecto al tiempo de duplicación del fitoplancton. Para analizar las condiciones locales de un dado sistema, es necesario considerar las diferencias en las entradas de materia orgánica alóctona que se producen por la variación, en general debida a la acción humana, en la producción de la tierra. Otro factor a considerar es el efecto que los fenómenos erosivos en el ecosistema terrestre producen sobre la carga de material inorgánico particulado, que impidiendo en parte el aprovechamiento de la energía lumínica por el fitoplancton, modificarían indirectamente la importancia relativa de la materia orgánica alóctona en los procesos internos.

Una importante característica de los sistemas acuáticos, que canaliza las entradas de materia y energía hacia los mismos, es su morfometría (Ryder 1982). De ella depende que la energía y los materiales entrados al sistema se distribuyan de una dada manera dentro del mismo y sean, desde completamente accesibles para la producción biológica, hasta completamente inaccesibles para la misma. En otras palabras, las características morfométricas de un dado ambiente acuático, restringen y canalizan la distribución de materia y energía dentro del mismo.

Los modelos de "caja negra" son útiles para el desarrollo teórico en el modelado de ecosistemas. En especial para el descubrimiento o la visualización de propiedades emergentes macroscópicas (Straskraba y Gnauck 1985). En opinión de Bunge (1973) las teorías del tipo caja negra dominan en el estadio de construcción de teorías, período en el cual se trata de sistematizar los datos más que de interpretarlos.

El tema del modelado matemático y el análisis de los ecosistemas acuáticos como sistemas abiertos, ha sido extensamente recopilado y tratado en una monografía relativamente reciente (Straškraba y Gnauck 1985), por lo cual no me voy a extender aquí. La representación del ecosistema acuático utilizada es básicamente la de la Fig. 1, con mayor o menor estructura interna, un modelo de uno o más compartimientos, con entradas, salidas, variables de estado y constantes sitio-específicas.

Estos modelos, si bien tienden a ser mas reales, dada la estipulación de ciertos mecanismos internos, oscilan entre aumentar su precisión y perder generalidad ("sensu" Lewins 1966) o viceversa. Sus principales limitaciones, aparte de la definición de su estructura, están en las etapas de estipulación de las entradas relevantes y en la etapa de parametrización. El no tomar en cuenta alguna de las entradas relevantes de materia o energía, si bien grave, no lo es tanto en la primera etapa del modelado de ecosistemas acuáticos. Puede superarse sin dificultad si es realizada con suficiente experiencia sobre el sistema a

modelar. Pero es bastante difícil derivar los parámetros del modelo a partir del sistema real. Una primera estimación de los parámetros se obtiene a partir de observaciones que van desde la escala de laboratorio hasta la de campo. Estos son posteriormente optimizados, previa definición de la función que minimiza las diferencias entre los valores predichos por el modelo y los observados. Dos problemas adicionales surgen en esta etapa. Uno es de carácter práctico: la optimización de un sistema complejo, con muchos parámetros, no es posible dada la inadecuada calidad y cantidad de los datos reales de que normalmente se dispone (Straškraba y Gnauck 1985). El segundo, uno de los problemas más difíciles de resolver, es el de asegurarse de que los modelos representen la dinámica esencial de los sistemas reales. En otras palabras, ello es equivalente a responder a la pregunta de en qué proporción es único un dado modelo en la descripción de las relaciones entre entradas y salidas. Este problema es esencialmente grave cuando las predicciones del modelo son utilizadas como guías para el manejo del sistema, cuando los modelos son utilizados como ayuda en el diseño experimental, o, como vimos arriba, cuando es crucial la estimación de los parámetros.

La transformación de estos modelos, actualmente prácticamente específicos para un dado cuerpo de agua (Joergensen et al. 1986) para que cubran la posibilidad de ser aplicados a un rango amplio de tipos de ambientes acuáticos, involucra el tener que cambiar la funcionalidad de las funciones forzantes (entradas) para que cubran la variabilidad a nivel planetario (Straškraba y Gnauck 1985, Capítulo 10). Las constantes de sitio pasarían entonces a ser también variables.

#### 2.4. Homogeneidad y Heterogeneidad. Escala de observación.

En general, cuanto mayor es el tiempo durante el cual un sistema es observado, mayor será la heterogeneidad en el total de las observaciones individuales. O sea, cuanto mayor sea el tiempo de observación, posiblemente también sea mayor el número de estados distintos del sistema observados. Otra manera de que la heterogeneidad aumente, es la de incrementar el espacio sobre el cual son realizadas las observaciones individuales. La Teoría General de Sistemas puede ser de ayuda en visualizar como se produce el aumento de heterogeneidad en el total de estados posibles observados.

En sistemas abiertos, como el representado en la Fig. 1, el estado interno depende del estado de la entrada (dado por valores para todas las variables de entrada). Si el estado de entrada cambia, también será distinto generalmente, el estado interno del

sistema. Es una característica general de los sistemas abiertos que el estado interno dependa de la entrada (Weinberg 1975). En el caso más general, tal como puede ser aplicado a sistemas tales como los ecosistemas, las variables de entrada no son constantes, sino generalmente dependientes del tiempo. Se sigue directamente, que cuanto más tiempo observemos un sistema, mayor será el número de combinaciones distintas de las variables de entrada y mayor el número de estados internos distintos observados. Esto es parte del aumento de heterogeneidad del que hablaba arriba.

La segunda manera de aumentar la heterogeneidad está relacionada con el incremento del espacio sobre el cual se realizan las observaciones. Por ahora no consideraré el grado de heterogeneidad que podría introducir el hecho de que no todas las observaciones en el espacio se realicen al unísono. Suponiendo sincronización en las mismas, cuanto más se coloque dentro del universo de observación, por ejemplo cuanto más espacio físico abarque, mayor número de "cosas" aproximadamente similares, parecidas o distintas, encontraré. Si el sistema se extiende en el espacio, es altamente probable que se den ciertas combinaciones de las variables de entrada, que en principio no eran posibles. Por ejemplo ciertas variables de entrada que eran constantes o que sus valores pertenecían a un dominio restringido, dejarán de serlo, o su dominio será aumentado. Además las constantes de sitio, por ejemplo la superficie o el volumen del sistema, también serán variables.

En el manejo del grado de homogeneidad - heterogeneidad del sistema, no es del todo raro que, en algunos casos, se llegue a la conclusión de que solo se encuentra "más de lo mismo". Sin embargo, si se sigue extendiendo el tiempo o el espacio de observación (muestreo), llegará un momento en que se cruzará alguna clase de frontera y la heterogeneidad del universo de muestreo aumentará abruptamente.

Queda en la decisión del investigador tolerar o no el aumento de heterogeneidad en su objeto de estudio. De cualquier manera, el manejo de la heterogeneidad aceptada, contribuye a definir la escala de observación con respecto al objeto de estudio. Y en última instancia también define al fenómeno bajo estudio. Veamos un ejemplo, la mayoría de las variables que impulsan el funcionamiento de los ecosistemas son, en primera aproximación, de carácter cíclico, siguiendo a la variación estacional de la radiación proveniente del sol. Ello se repite, año tras año. Sobre esa base, para un investigador puede ser aceptable el estudiar el crecimiento de los peces de una dada especie en un cierto lago, suponiendo que todos los años son iguales con respecto a las variables que influyen sobre su crecimiento. Si bien esta suposición puede ser aceptable para el estudio del crecimiento de ciertas especies de peces en el océano, por la mayor capacidad de este de amortiguar la



variabilidad atmosférica, no lo es para los estudios de crecimiento realizados en ambientes acuáticos continentales. La variabilidad que se encuentra en el crecimiento de los peces entre años para un mismo ambiente, comúnmente puede llegar a ser mayor que la observada entre ambientes aproximadamente similares durante un mismo año (Reckahn 1986). Lo que el primer enfoque no tomaba en cuenta era que la variabilidad del medio ambiente, exterior al ecosistema acuático, reflejada, por ejemplo, en la alternancia de períodos de "años húmedos" y períodos de "años secos", y de períodos de "años cálidos" alternados con períodos de "años fríos", no era amortiguada por este. Si bien en ambientes altamente estables, o en el laboratorio, se puede hablar de una ecuación de crecimiento de un dado organismo acuático, su expresión en el ecosistema, como resultado de la variación en su medio ambiente, pasará a tener una cierta componente cíclica. En este sentido es que puede considerarse que ambos fenómenos son distintos. Alguien, poco avisado, podría considerar que es el mismo fenómeno, el crecimiento de una dada especie de peces de un dado ambiente acuático. Este ejemplo, puede prácticamente extenderse a casi todos los procesos biológicos que ocurren en el ecosistema en relación con las fluctuaciones de su medio ambiente (Fickett and White 1985).

Que el tamaño espacial del universo de muestreo conduce a una mayor heterogeneidad, ha sido ampliamente tratado en la literatura ecológica (Greig-Smith et al. 1967). La estructura de correlación de un conjunto de variables puede cambiar con el grado de heterogeneidad (Beals 1973). Algunas de las variables que son relevantes para explicar la variabilidad de otra variable considerada independiente, pueden dejar de serlo, o viceversa, si se considera un subconjunto más homogéneo. Ello puede no sólo representar la desaparición o aparición de relaciones fortuitas o espúreas, sino también, y con frecuencia lo es, un cambio en el tipo de procesos involucrados, y por lo tanto un cambio en los fenómenos bajo estudio. La escala que el ecólogo elige de alguna manera predetermina, en gran parte, las preguntas, los procedimientos, las observaciones y los resultados (Dayton y Tegner 1984). Aunque en un contexto diferente al tratado aquí, la ecología de comunidades biológicas, se ha propuesto una estrategia de cambio, planificado paso por paso, de la heterogeneidad como una ayuda en la identificación y la elucidación de la escala de las estructuras ecológicas (Allen y Starr 1982). Una estrategia similar, de aumento paulatino de la homogeneidad de un conjunto de lagos y embalses, fue utilizado por mí para mostrar la permanencia de ciertas relaciones y la desaparición de otras, entre ciertas variables ambientales y la biomasa de comunidades biológicas (Quirós 1988a, Quirós 1989).

Según la teoría jerárquica de ecosistemas (O'Neill et al. 1986), espacio y tiempo están relacionados; cuanto menor es la frecuencia característica de un fenómeno, mayor es la escala espacial a la cual debe ser estudiado y más alto el nivel

organizacional del ecosistema sobre el cual debe enfocarse el estudio. En otras palabras, los fenómenos a escala espacial amplia, para que no pasen desapercibidos, necesitan de muestreos a escalas temporales amplias, aunque con bajas frecuencias de muestreo.

La escala de observación de cierto fenómeno es fijada por el observador - experimentador. La mayor parte de los procesos conocidos como relevantes en el funcionamiento de los ecosistemas, y de los acuáticos en particular, generalmente son estudiados a distintas escalas. Como ejemplo tomaré el estudio de los factores que determinan la producción biológica de los ecosistemas, en particular la producción del fitoplancton en ambientes acuáticos. En uno de los extremos se puede considerar al sistema en amplia escala, de gran complejidad, y con un número grande de posibles estados, dependientes en general de los estados de entrada. La multiplicidad de variables de entrada, y el carácter y la escala espacial a la cual se ejercen, hacen difícil su control. Si bien la experimentación con ellos no es difícil conceptualmente, sí lo es en la práctica. De su observación se generan estructuras multivariadas temporo-espaciales. Las estrategias de investigación más comunmente utilizadas con estos sistemas en amplia escala son:

a) la experimentación a escala regional (escala geográfica reducida), por ej.: el estudio de los procesos de eutroficación o el efecto de la carga de metales pesados y los procesos de acidificación sobre ecosistemas acuáticos en la Experimental Lake Area (ELA), Ontario, Canada, (Schindler 1987 para una recopilación).

b) el modelado y la simulación de los procesos a escala geográfica, por ej.: el modelado de los procesos de eutroficación a escala planetaria. Sin embargo, el desarrollo de estos modelos es considerado como incipiente por sus propios autores (Straškraba 1980, Straškraba y Gnauck 1985).

c) estudios comparativos a nivel regional: enfoque empírico que intenta obtener pautas generales de funcionamiento de ecosistemas, basándose en que la comparación de sistemas, en el espacio y en el tiempo, sobre un rango relativamente amplio de condiciones físicas y químicas, aporta mayor perspectiva que los estudios puntuales en el tiempo o en el espacio, por ej.: el estudio comparativo entre lagos, a escala amplia, realizados actualmente en una escala regional ligeramente mayor que la utilizada en la ELA (ver Collins y Sprules 1983).

d) estudios comparativos a escala continental y planetaria; generalmente se basan en comparaciones estáticas bajo la

suposición de "sincronicidad" en las observaciones, aunque esto último casi nunca se cumple estrictamente. Sus resultados son generalizaciones del mayor nivel posible, a escala global. Pretenden, en general, tratar con los determinantes externos más generales de una dada propiedad de los ecosistemas, por ej.: la producción autotrófica de los ecosistemas terrestres en relación con la variabilidad ambiental (Lieth 1973), la productividad de los ecosistemas acuáticos en relación con su morfometría, ubicación climática y carga de nutrientes (Vollenweider 1968, Brylinsky y Mann 1973, Schindler 1978, Canfield y Bachmann 1981). En este enfoque es de lamentar no contar actualmente con bases de datos en escala amplia, que tomen en cuenta también la variación temporal (Søballe y Kimmel 1987).

En escala espacial, el nivel inmediatamente inferior, es el estudio de los procesos que ocurren en un dado sistema acuático. En este caso la variación geográfica desaparece al igual que la variación debida a la morfología del sistema. Las variables climáticas mantienen su carácter cíclico estacional, pero desaparecen los efectos de escala por diferencias en su ubicación geográfica. Las variables relacionadas con la morfometría pasan a ser constantes específicas para el sistema. La representación del sistema coincidiría con la de la Fig. 2, pero el número de entradas posibles es menor, al igual que el de estados internos. Ello conduce a que, por lo menos conceptualmente, la complejidad de estos sistemas sea menor que la de los considerados a una escala temporo-espacial más amplia. La estrategia de investigación más utilizada es la de la observación, por períodos más o menos prolongados de tiempo, de ciertos aspectos considerados como relevantes, y tratar de obtener pautas de comportamiento con respecto a la variación en los valores de las variables impulsoras; en otras palabras obtener la dinámica de su estado interno en relación con la de su medio ambiente. Este enfoque es particularmente interesante cuando se producen intervenciones externas, sean estas de carácter experimental (Schindler 1974, 1977; Schindler et al. 1980), o las provocadas por el hombre en sus actividades ligadas al desarrollo (polución y eutroficación) o en la recuperación de ambientes acuáticos (Edmonson 1970).

Las intervenciones humanas, al igual que las catástrofes naturales, actúan como experimentos no programados que se superponen o varían el efecto de las fuerzas impulsoras naturales. A esta escala es donde el modelado matemático y la simulación del funcionamiento de ecosistemas acuáticos ha dado sus resultados más promisorios (Straskraba 1982, Straskraba y Gnauck 1985 para una revisión del tema). Otro enfoque experimental al mismo nivel es el denominado de biomanipulación de ecosistemas (Shapiro et al. 1982, Shapiro y Wright 1984, Carpenter et al. 1985). Sus esfuerzos van dirigidos a dos objetivos, uno de carácter general, tal como dilucidar el rol que juegan las interacciones tróficas en la variabilidad interna de

los ecosistemas acuáticos, y a otro de carácter aplicado, tal como producir mejoras en la calidad del agua por manipulaciones de la biota acuática.

Otra escala de estudio es el uso de cerramientos en un dado lago y la manipulación experimental de la estructura (por ejemplo experiencias realizadas con o sin peces) y de las entradas (por ejemplo distintas cargas de nutrientes, relaciones de nitrógeno total a fósforo total variable, etc.). Este tipo de estudios se han desarrollado explosivamente en los últimos años (Vanni 1986, McQueen et al. 1986, McQueen y Post 1988) y está muy relacionado con el enfoque de biomanipulación de ecosistemas acuáticos. Otros estudios que pueden considerarse como realizados a una escala similar son los realizados en mesocosmos, limnotanques y estanques (ver Northcote 1988 para una revisión).

La importancia del fósforo (P) y el nitrógeno (N) como factores determinantes de los procesos de eutroficación en lagos, especialmente del primero de ellos, fue reconocida ampliamente sólo a fines de la década del 40, comienzos del 50. Desde esa época se comenzaron a realizar experiencias a nivel de microcosmos (tanques o botellas ubicados en el lago o en el laboratorio). Por ejemplo, Hutchinson y Bowen ya en 1950 utilizaron trazadores radioactivos con el fin de investigar el ciclo del P en lagos. Tarapchak y Nalewajko (1986a) han realizado una extensa recopilación de la dinámica del fitoplancton en relación con el fósforo. Sintéticamente, durante los últimos años, se han desarrollado dos líneas de trabajo, una tendiente a dilucidar el ciclo del P en lagos y la segunda dirigida al desarrollo de bioensayos para detectar los nutrientes limitantes de la producción en poblaciones naturales de fitoplancton. Esta última está basada principalmente en las características fisiológicas del crecimiento algal bajo diversas condiciones de limitación por P y/o N en sus formas inorgánicas. Schindler (1971) mostró que los bioensayos convencionales, de agregados de P y/o N inorgánicos, pueden dar resultados no concordantes con respecto al rol de los nutrientes como aceleradores de los procesos de eutroficación en lagos. También Healey (1979), citado en Tarapchak y Nalewajko 1986a), mostró que las respuestas inmediatas de la incorporación de  $^{14}\text{C}$  a las algas, en respuesta a las adiciones de  $\text{P}_i$  al sistema, dan resultados erróneos en el sentido de que las algas limitadas por P disminuyen temporariamente sus tasas fotosintéticas y derivan energía a una rápida captación de fósforo inorgánico ( $\text{P}_i$ ). La primera línea de trabajo tropezó con serios problemas metodológicos en la precisión de las determinaciones del  $\text{P}_i$  (principalmente como  $\text{PO}_4$ ), y del P orgánico disuelto. Esta diferenciación está directamente ligada a la necesidad, a esta escala, de determinar que fracción del P total disuelto es aprovechable por las algas.

Los procesos relevantes involucrados en la escala que aquí arbitrariamente denominó de microcosmos o de laboratorio, son todavía numerosos. Basta pensar en la competición de algas y bacterias por los nutrientes esenciales, que condujo a realizar experiencias con cultivos algales axénicos, o en la importancia del tiempo de regeneración del Pí durante el verano en el epilimnio de lagos oligotróficos, que condujo a realizar intensas investigaciones en los mecanismos involucrados en la regeneración del mismo. Sólo para aclarar el número de niveles jerárquicos involucrados en mi arbitraria "escala de laboratorio" basta mencionar los tres mecanismos, actualmente identificados, por los cuales se regeneraría el Pí, para estar nuevamente a disposición de las algas. Ellos son: liberación de Pí a partir de coloides; liberación de Pí a partir de la hidrólisis de compuestos de P<sup>i</sup> orgánico disuelto de bajo peso molecular, por medio de la acción de la enzima fosfatasa-alcalina de la superficie celular y por otras enzimas disueltas, y por último, la liberación de Pí a partir de la reacción fotoquímica de complejos orgánicos compuestos por sustancias húmicas disueltas y hierro (III).

De manera deliberada he dejado fuera, hasta aquí, la variación de escala debida a la separación ideal de compartimientos dentro del ecosistema, y me he referido solamente al tamaño del sistema total o al compartimiento más ligado a las entradas de materia y energía, los autótrofos. De la misma manera se podría haber planteado el estudio a una escala espacial dada, pero a distinto nivel en la jerarquía de organización biológica relevante para cada escala: ... - comunidad - población - individuo - ... .

Todos los procesos involucrados en el sistema de escala temporo-espacial amplia, el conjunto de ecosistemas acuáticos de máxima heterogeneidad, por ejemplo a escala mundial, necesariamente deben incluir los procesos involucrados en niveles jerárquicos inferiores. Pero un modelo que haga explícitos todos esos procesos, sería prácticamente intratable. No es sólo por casualidad o por mera elección temática, que el fenómeno de la producción algal sea estudiado a toda una gran diversidad de escalas de observación, y si no lo es aun a más, es porque todavía alguien no mostró la utilidad de hacerlo.

Un sistema de máxima heterogeneidad espacial puede visualizarse como un compartimiento (S1) relacionado con su medio ambiente (MA1). La disminución de escala espacial implica a su vez una subdivisión en sistema (S2) y medio ambiente (MA2) (Fig. 3). El sistema S2 constituye así un subsistema de S1. El medio ambiente del sistema a menor escala (MA2) estará entonces constituido por la suma del medio ambiente original del sistema a mayor escala, mas la parte de este que no forma parte del sistema de escala menor [ $MA2 = MA1 + (S1 - S2)$ ]. La repetición de este proceso irá disminuyendo la escala espacial de los subsistemas y aumentando la de su medio ambiente respectivo (Fig. 4).

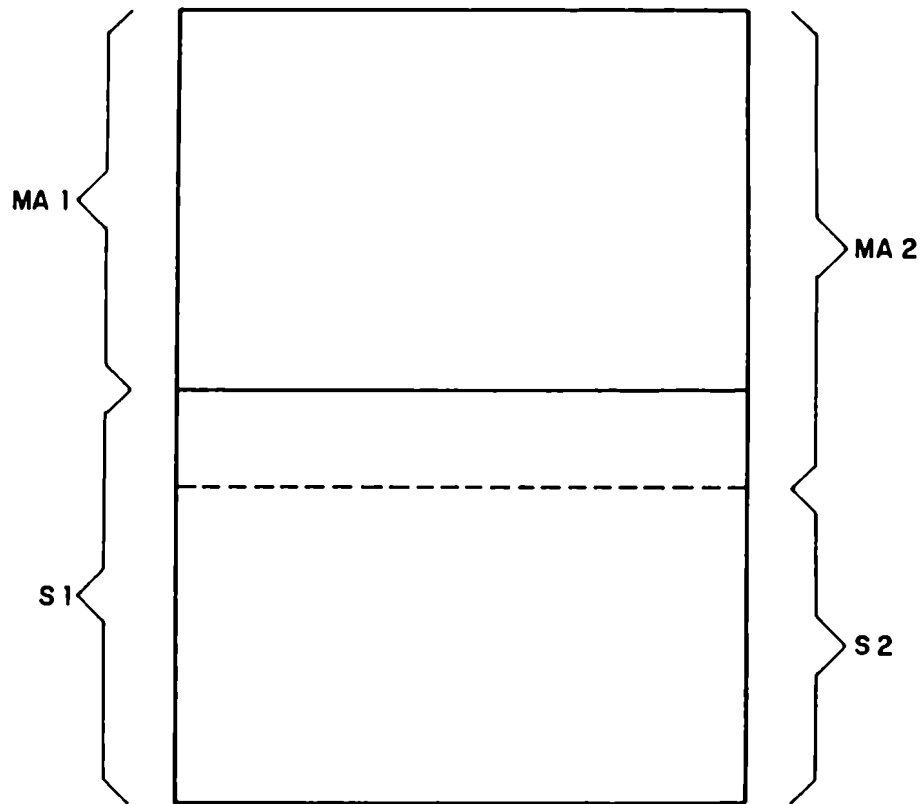


Figura 3. Representación esquemática del proceso de homogenización de un sistema. Representación del sistema (S) y de su medio ambiente (MA).

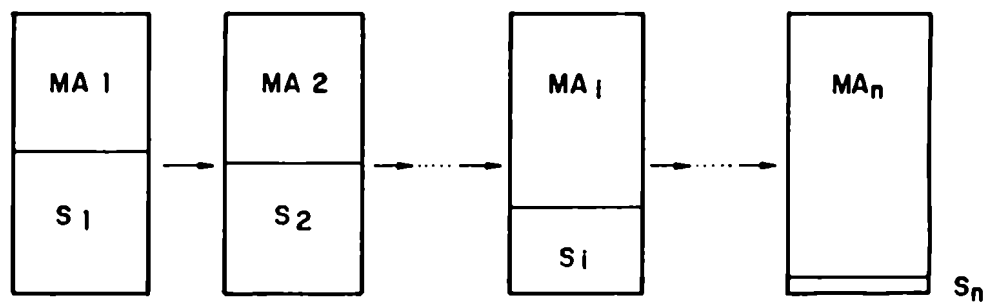


Figura 4. Representación esquemática del proceso de homogeneización.

Comenzar el estudio a una escala de máxima heterogeneidad (a máxima escala témporo-espacial) presenta algunas ventajas. La primera de ellas está relacionada con la determinación de la máxima variabilidad posible, por supuesto que, dentro de los horizontes de tiempo y espacio adoptados. A partir de los resultados obtenidos de estudios anteriores, es decir a partir del conocimiento acumulado sobre el sistema y sobre sistemas similares, se identificará una lista de potenciales variables de estado y de funciones forzantes (externas). Del análisis de sus relaciones surgirán indicios sobre la necesidad de definir nuevas variables de estado, o, lo que es mucho más importante, investigar la existencia o tomar en cuenta funciones forzantes en principio no consideradas, por desconocerlas o por suponerlas no relevantes, respectivamente. El no considerar explícita o implícitamente, entradas que son relevantes en la determinación del estado interno de un sistema y, por lo tanto, en la determinación de su estado de salida, es, en mucho, una de las limitaciones más importantes que se presentan a los intentos de comprender el funcionamiento de los sistemas abiertos y, en particular, de realizar exitosamente su modelado matemático.

La disminución paulatina de la escala espacial, ira dejando en el medio ambiente de los nuevos sistemas (cada uno de ellos subsistema del anterior) variables que originalmente eran internas o eran constantes de sitio.

El modelado de la realidad que subyace a esta representación es la de modelos que contienen a modelos de la escala inferior. Esto tomado no como un reduccionismo a ultranza de todos a partes, sino como una herramienta en la definición de la escala de los fenómenos. Para un reduccionista estricto las variables del modelo en el nivel  $n+1$ , relevantes para el nivel  $n$  (internas), deberían poder ser modeladas con variables de este último nivel, y así sucesivamente; no existiendo así emergencia. En cambio, en modelos jerárquicos los parámetros del nivel  $n$  son variables en el nivel  $n+1$  (Allen y Starr 1982). La propuesta de un modelado empírico desde el sistema de máxima heterogeneidad hacia abajo, es complementario del modelado en sentido inverso, es decir el modelado mecanicista o dinámico desde los sistemas simples hacia los más complejos. En el límite para una dada escala, cuando la especificación de sistema y medio ambiente coincidan, se tendrán dos descripciones para un mismo sistema, siendo una complementaria de la otra. Las descripciones de abajo hacia arriba y de arriba hacia abajo coincidirían con las descripciones dinámica (tasa dependiente) y lingüística (tasa independiente) de Pattee (1978); no siendo completamente reducible la descripción lingüística a la dinámica (Allen y Starr 1982, Ulanowicz 1986).

Que los niveles inferiores de la jerarquía, y las investigaciones realizadas a las escalas de menor amplitud,



tengan un cierto aroma a ciencia más "dura", más axiomática y causal, más ligada a la física y la química, y en los niveles intermedios, a la biología, no resuelve el problema. Por lo menos no lo resuelve en el campo de la ciencia. Tendría que pasar a discutirse el problema del todo, las partes y las propiedades emergentes, y en que casos es posible suponer que el funcionamiento del sistema total puede considerarse como suma del funcionamiento de sus partes, y en cuales no. Practicamente de todo trabajo significativo en ecología acuática, realizado a una escala reducida, por cerramiento o en laboratorio, alguien se pregunta, a veces los mismos autores, si son o no, y en que grado, sus resultados relevantes en el funcionamiento del sistema acuático como un todo, y en que grado se expresan en este. En este sentido práctico vuelve a cobrar relevancia la escala de observación, y el tratar de mostrar de que manera se expresan, cuando lo hacen, los resultados de los niveles inferiores en los superiores. La mayor seguridad que en general se tiene trabajando a escalas más restringidas, por el mayor control que se posee sobre las entradas y las mayores posibilidades de experimentación, y las consiguientes mayores posibilidades de asignar causalidad a las relaciones entre variables que se obtienen, es sólo aparente. Esta seguridad se verá en general disminuida cuando se intente rehacer el camino, y generalizar los resultados a una escala más amplia.

Si la intención es predecir y explicar el comportamiento de sistemas complejos, las explicaciones pueden ser generadas a partir de estudios realizados a diferentes escalas. Los subsistemas del sistema complejo en el cual se realicen tales estudios pueden ser arbitrariamente definidos. Los resultados de los mismos siempre presentarán el problema de en que grado se expresan en los niveles superiores. Resolverlo es cuestión empírica, se deberán realizar estudios a ese nivel superior para decidirlo. Un argumento fuerte, que por simple no es menos válido, es el que los resultados obtenidos y las pautas generadas por los estudios realizados a la máxima escala, son, por definición, generalizaciones válidas con respecto a las características del sistema (Collins y Sprules 1983). No hay sistema de orden superior, en el sentido de sistema de interés, al cual referirlo, sólo queda su medio ambiente.

## 2.5. Representación de los Ecosistemas Acuáticos en el Espacio de los Estados.

La representación de un sistema real, cualquiera sea su carácter, material o formal, por un conjunto de entradas desde su medio ambiente, una función de estado, y un conjunto de salidas hacia el medio ambiente, es una abstracción teórica de carácter muy general, pero de un alto valor heurístico en el tratamiento con sistemas complejos. Aparte de la postulada existencia de

modelos, principios y leyes válidos que les son aplicables por su sola característica de sistemas (von Bertalanffy 1968), su valor práctico reside en la posibilidad de manipular idealmente la extensión y el carácter de la realidad que es objeto de estudio y lograr una adecuada descripción fenomenológica de los procesos involucrados. Como ya fue dicho con anterioridad, y en particular en discusiones referentes al carácter explicativo - predictivo de la limnología actual y al estudio de sistemas en escala amplia (Collins y Sprules 1983, Peters 1986), el análisis empírico no es, en general, un fin en si mismo, sino que es solo el comienzo en el desarrollo de modelos de la realidad con mayor contenido teórico, pero con base en una adecuada base empírica y una también adecuada descripción fenomenológica. Adherir a ello no significa sostener una posición inductivista en la construcción de teorías, sino sólo el deseo de poseer una base empírica más sólida sobre la cual hacer volar la imaginación teórica.

En un sistema aislado, la descripción fenomenológica de su comportamiento puede realizarse, de manera adecuada y completa, por la variación en el tiempo de sus propiedades de estado, dado que por definición, las entradas y salidas son nulas para tal tipo de sistemas. En ese caso, sólo se estará describiendo el cambio de estado en dirección hacia su estado de equilibrio interno. Como vimos arriba, en un sistema abierto, tal cual lo son los sistemas naturales, el sistema puede intercambiar energía y materia con su medio ambiente, el estado del sistema no depende sólo de su dinámica interna, sino también, en general, de sus entradas y salidas.

Es conveniente realizar aquí una aclaración sobre el uso de los términos aislado y cerrado en la delimitación de sistemas. En Termodinámica por sistema aislado se entiende aquel sistema en el cual están absolutamente impedidas las transferencias de energía y materia a través de sus límites. El absoluto se entiende como que tales transferencias están impedidas, sean o no conocidas por un eventual observador. Asimismo se entiende como sistema cerrado aquel en el cual sólo está absolutamente impedida la transferencia de materia. Sin embargo, en la Teoría General de Sistemas (TGS) (Klir 1969, Weinberg 1975, entre otros) el uso de sistema cerrado se reserva, en general, para significar que sólo están impedidas las transferencias de energía y materia que fueron definidas como relevantes (impedidas por los por mí denominados cerramientos reales). Para las restantes, las definidas como no relevantes en la delimitación original del sistema, las transferencias están impedidas por definición (por los por mí denominados cerramientos ideales). Que esto último sea así o no, es materia empírica. El uso que yo hago de los términos aislado o cerrado es, en cualquiera de los casos, para significar el impedimento de las transferencias de materia y energía conocidas y relevantes y es similar entonces al significado de "cerrado" para la TGS.

Por definición, el estado instantáneo de un sistema, está constituido por el conjunto de los valores de todas las variables de estado en ese mismo instante. A cada variable de estado se le puede asignar una dimensión en un espacio cuya dimensión total es igual al número total de variables de estado, por ej.:  $n$ . A este espacio  $n$ -dimensional se lo suele denominar como el espacio de los estados. Por lo tanto, cada estado de un sistema con  $n$  variables de estado se lo puede representar como un punto en el espacio  $n$ -dimensional de los estados. El caso más simple de visualizar es el de un sistema cuyo estado está completamente definido por dos variables de estado; en este caso el espacio de los estados se puede representar en el plano bidimensional  $X_1$ - $X_2$  y a cada estado corresponderá un único punto en el espacio  $X_1$ - $X_2$ . Los cambios de estado estarían representados por el estado final (por ej. B) y el estado inicial (por ej. A). Los sucesivos estados por los que pasa el sistema en su transcurso desde A a B, si están definidos, demarcarían la trayectoria del cambio de estado del sistema (Fig. 5).

En un sistema aislado simple, completamente especificado por solo unas pocas variables de estado, es relativamente fácil representar su comportamiento por la variación de los valores de las variables de estado en el espacio de los estados. En este quedaría definida así una trayectoria (línea continua), compuesta por los sucesivos estados (puntos) por los que pasó el sistema desde que se comienza a representar su comportamiento (a  $t_0$ ) hasta un estado final arbitrario (a  $t_1$ ) cuando se lo finaliza. Esta trayectoria sería única, ya que el estado del sistema está completamente especificado. Esta es la estrategia de investigación que se sigue cuando se trabaja a escalas reducidas (ver 2.4.); o sea, el lograr por medio de cerramientos, reales o ideales, crear sistemas con su estado completamente determinado para su estudio (Weinberg 1975).

Los cerramientos reales serían los límites físicos que se le imponen al sistema para cerrarlo a ciertas entradas de materia y energía que interesa evitar, y mantenerlo abierto a las entradas con las cuales interesa observar su comportamiento o experimentar con su variación. Los cerramientos ideales incluyen aquellas entradas de materia y energía que el investigador considera no relevantes para el fenómeno bajo estudio, tal como el efecto de la radiación de una cierta galaxia diferente a la nuestra sobre una cierta experiencia de laboratorio en la Tierra, o cuya existencia desconoce. Para el sistema cuyo estado está completamente determinado, o sea que todas las variables de estado independientes están bajo control, las trayectorias en el espacio o no se cruzan, o si lo hacen, el punto en el cual lo hacen corresponde al mismo estado por el cual el sistema pasó con anterioridad, y entraría así en un ciclo (Weinberg 1975).

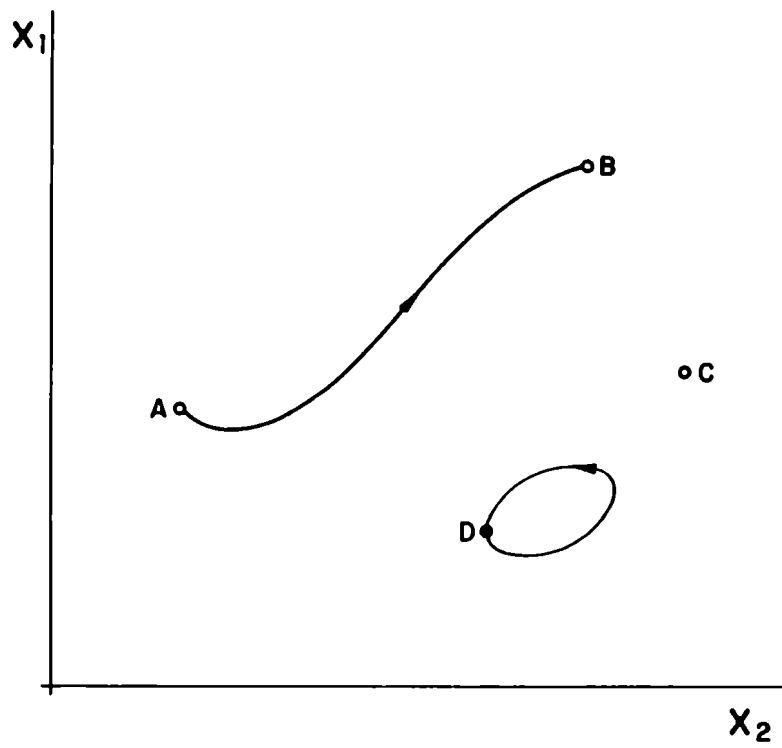


Figura 5. Representación esquemática de estados y trayectorias de cambio de estado en el espacio de los estados.

Los sistemas de la realidad objetiva, los sistemas naturales, por ser abiertos, no son tales que tengan su estado completamente determinado; cada estado no es siempre seguido por el mismo estado. Su representación en el espacio de los estados ya no es de utilidad inmediata, pues su trayectoria en dicho espacio de los estados (el comportamiento del sistema) es seleccionada por los valores de la entrada. Su estado no estaría sólo determinado por su dinámica interna y la trayectoria en el espacio de los estados no sería única. En la representación en el espacio de los estados esto se visualizaría como que ciertas trayectorias se entrecruzan. A partir del estado correspondiente al punto de cruce de dos trayectorias, dos estados diferentes serían accesibles, y ello significa que el sistema no tiene su estado completamente determinado (Weinberg 1975).

Ya vimos como los cerramientos reales e ideales permiten tratar sistemas reales suponiéndolos como que tienen su estado determinado. En esa etapa es cuando seleccionamos aquellos aspectos de la realidad que consideramos relevantes y esbozamos un sistema modelo del sistema real. Por ejemplo, puede ser que luego de tratar al sistema como con su estado completamente determinado, observemos, que en la representación en el espacio de los estados, dos trayectorias se cruzan. Ello nos estaría indicando que alguno de los cerramientos no es adecuado (por ej. tendríamos una entrada no deseada desde el medio ambiente), o que ciertos procesos en el medio ambiente, que supusimos no relevantes, no lo son tanto. La ventaja de la representación del sistema en el espacio de estados es tal, que este puede ser ampliado por agregado de dimensiones extras, si lo que se desea es una visión del sistema más completa, y que por lo tanto incluya nuevas variables.

Toda la discusión anterior, si bien es relevante para las escalas de observación que van desde los cerramientos en un dado lago, los estanques y limnotanques hacia las escalas de laboratorio, lo es menos para las escalas de estudio del ecosistema acuático como un todo; siéndolo menos aún para los estudios comparativos, en amplia escala, entre ecosistemas. Las posibilidades de realizar cerramientos reales del ecosistema acuático total, son prácticamente impracticables para ambientes de regulares dimensiones, y han quedado, en general, limitadas a ambientes acuáticos de pequeñas dimensiones. La manipulación experimental de sistemas acuáticos a esta escala implica la creación de ciertos cerramientos ideales - considerar como no relevantes una serie de influencias externas - que no siempre están plenamente justificadas, y que conducen en la mayoría de los casos, a barrocas discusiones "a posteriori" sobre la relevancia y justificación de los mismos (ver por ej. Likens 1972, para la controversia sobre los nutrientes limitantes de la producción primaria en ambientes acuáticos).

Si bien la TGS es, en general, aplicable a cualquier cosa ya que sistema, mi interés aquí está basado fundamentalmente en las entradas y salidas de materia y energía del ecosistema acuático, y en las variables internas relacionadas con las mismas. Se ha sugerido que, de todo ecosistema se pueden listar una serie de variables que son relativamente invariantes con el tiempo o que cambian según patrones temporales repetibles (por ej.: la producción biológica total (P), la respiración total (R), la relación P/R, la clorofila total, la biomasa total, la biomasa de cada una de las comunidades biológicas, las concentraciones totales de nutrientes, la diversidad de especies, los tamaños de las poblaciones, etc., y que estas variables pueden ser pensadas como componentes de - relacionadas en - una función objetiva, sujeta a una serie de restricciones representadas por las leyes físicas, químicas y biológicas que condicionan y limitan el comportamiento dinámico de tales variables (Patten y Odum 1981). Esta representación sería aun demasiado estática, y válida en general para períodos muy limitados de tiempo. Con el objeto de hacer más realista y completa la visión del ecosistema, esta función debería incluir términos que tomen en cuenta tanto las variaciones no cíclicas en el medio ambiente, por ejemplo las fluctuaciones ambientales, y las perturbaciones naturales y antrópicas (White y Fickett 1985), como la posibilidad de evolución de sus componentes bióticos. Tal función incluiría así, variables correspondientes a distintos niveles jerárquicos (O'Neill et al. 1986). Aunque prácticamente sea algo imposible de obtener, su existencia puede tener valor heurístico en el desarrollo de teorías de ecosistemas que abarquen varios niveles jerárquicos.

La lista de las variables propuestas como variables de estado para el modelado de un sistema real, es generalmente sólo una pequeña parte de entre todas las posibles. Cualquier selección de un subconjunto que hagamos de ellas siempre será una de las prácticamente infinitas posibles combinaciones. No todas pueden ser consideradas como pertenecientes al mismo nivel jerárquico, no todas ellas son totalmente independientes entre sí - posiblemente ninguna lo sea - y la dependencia funcional involucrada entre las mismas operaría tanto en sentido ascendente como descendente en la jerarquía (Campbell 1974, Bunge 1985). Resumiendo, algunas de las variables propuestas como variables de estado serán funciones de otras variables de estado. Por ejemplo, si para un dado sistema, las variables X, Y, Z, R, U, ... , son propuestas como variables de estado, la ecuación que las relaciona (F, ecuación de estado) podría representarse como:

$$(1) \quad F = F (X, Y, Z, R, U, \dots)$$

Además, entrando con mayor detalle en la estructura de la ecuación, la representación podría ser, por ejemplo:

$$(2) \quad F = F [X(Z,S), Y(S,T), Z(X,R,S), R(Y), U, \dots ]$$

Sin embargo, si se intentara la representación del sistema por la siguiente ecuación:

$$(3) \quad F = F [X, Y, Z, R]$$

por un lado esta sería incompleta, no tomaría en cuenta la dependencia de otras variables incluidas explícitamente o implícitamente en (1). Por otro lado sería redundante, la dependencia de R ya está incluida en Y, como R(Y). La redundancia no es en principio, un problema grave, es de esperar que pueda ser disminuida al avanzar en el conocimiento del sistema. La incompletitud de la descripción nos indicaría la posibilidad de que dos sistemas distintos (por ejemplo con respecto a la variable U no incluida en (3)), fueran considerados como el mismo (en el análisis comparativo de sistemas aislados), o que, un dado sistema singular, supuesto aislado, no lo es tal y debemos buscar la interacción con su medio ambiente (entrada) que consideramos como no relevante o que hasta ese momento no estábamos avisados de su existencia. Los dos casos, que se derivarían de la incompletitud en la descripción, corresponden a ejemplificaciones de los principios sincrónico y diacrónico de Weinberg (1975), respectivamente.

Por supuesto que siempre se deberá hacer una partición de la realidad; ello forma parte de nuestra necesidad práctica de discriminar entre lo relevante y lo irrelevante en la realidad objetiva. Nuestro conocimiento previo de los procesos involucrados en sistemas similares y de la estructura interna del sistema son de gran utilidad en esa selección. Pero también siempre quedará abierta la posibilidad de que la descripción realizada no sea completa (Bronowski 1951, Bunge 1985). Siguiendo con el ejemplo anterior, siempre se corre el riesgo de intentar la representación de un sistema con una ecuación similar a la (3), más aún, ello es lo que en realidad ocurre en la gran mayoría de los casos.

El enfoque del espacio de los estados es una manera de describir cosas y sus propiedades, sin presuponer leyes ni circunstancias. Siguiendo a Bunge (1985), el enfoque parte de considerar un sistema (material) y realizar el listado de todas sus propiedades conocidas. Cada propiedad estará representada por una función matemática que en principio puede suponerse como derivada de una única función, la función de estado (F) de los sistemas de una clase dada (K). La variación del sistema estará dada por la variación temporal de la función F. El cambio en el tiempo de F puede ser imaginado como que ocurre en un espacio

abstracto n-dimensional denominado el espacio de los estados  $S_k$  para los sistemas de la clase K. El cambio o suceso que ocurre en un dado sistema puede representarse como un par ordenado de n-tuplas (puntos) en  $S_k$ , e imaginarse como una línea (trayectoria) que une las dos n-tuplas (estado inicial y final respectivamente) (Fig. 5). El conjunto de todos los pares ordenados de estados posibles constituiría el espacio de los acontecimientos ( $E_k$ ) de sistemas de la clase K. Pero no todos los estados lógicamente posibles son realmente posibles. Las leyes características de los sistemas de una dada clase restringen los estados y sucesos posibles en la realidad. Un proceso que ocurre en un sistema puede representarse de dos formas distintas: como una sucesión (listado) de estados del sistema, o como una lista de sucesos en el sistema. Como se verá mas adelante algunos problemas surgen con la definición de los sistemas que se incluyen en la clase K.

Un intento de modelado de sistemas en amplia escala, es el modelado empírico o fenomenológico. Su aplicación al modelado de sistemas naturales ha sido recopilado por Russwurm (1974), y su racionalidad al modelado de ecosistemas acuáticos por Peters (1986). Este intento puede considerarse complementario del de modelado analítico de ecosistemas acuáticos a escala geográfica (Straškraba 1980, 1982; Straškraba y Gnauck 1985) y en varios sentidos, su necesario antecesor.

El modelado empírico de ecosistemas acuáticos incluye, basicamente, el definir una serie de atributos (variables) del sistema que sean considerados como relevantes en definir el estado del mismo. Estos atributos son, en general, características de los ecosistemas acuáticos ampliamente estudiadas, generalmente aunque no necesariamente cuantitativas, tales como temperatura, biomasa, producción y tasas de recambio (Peters 1986). Segun Rigler (1982a) es un enfoque utilizado en campos caracterizados por la ausencia de teorías predictivas; los primeros avances se logran buscando las regularidades en el comportamiento del sistema bajo estudio. Los datos provienen generalmente de estudios comparativos entre sistemas (lagos, embalses o ríos). La frecuente falta de tales bases de datos obliga frecuentemente a reconstruirlas a partir de búsquedas en la literatura que, generalmente, conducen a introducir una fuente adicional de error dada la frecuente no total compatibilidad de las técnicas analíticas empleadas en cada uno de los estudios individuales.

En ecosistemas acuáticos, dependiendo de la escala espacial y el número de sistemas muestreados, y la disponibilidad de financiación, los estudios han sido generalmente enfocados a partir de: muestreos periódicos durante un año, uno o varios muestreos durante una estación del año o muestreos en una estación del año durante varios años. Cuando los muestreos fueron



realizados en una única estación del año, generalmente se eligió la estación de máximo crecimiento, el verano. Dado que lo que se pretende es obtener valores agregados de variables que representen al sistema (por ejemplo valores medios), la escala temporal de muestreo se mantiene generalmente constante a despecho de cuales sean las escalas de los fenómenos que ocurren en el sistema.

El análisis exploratorio de las relaciones entre las variables es realizado por técnicas de correlación y regresión simple. Dado que muchas de las características biológicas de los ecosistemas (por ej. biomasa y producción de comunidades) son funciones simples de sus características físicas y químicas, han sido preferidas las regresiones simples en las cuales una variable biológica (por ej. biomasa fitoplanctonica) actúa como variable dependiente y una variable abiótica (por ej. concentración de fósforo total) como variable independiente (Ryder 1965, Dillon y Rigler 1974). De manera similar, fueron preferidas las relaciones ascendentes en la trama trófica, por ejemplo la biomasa del zooplankton como dependiente de la biomasa del fitoplancton (McCauley y Kalff 1981). Como la dispersión de los datos generalmente aumenta para valores altos, la variable dependiente es transformada logarítmicamente para linealizar la relación y reducir el efecto desproporcionado de los en general pocos datos con valores altos de ambas variables. Como resultado de ello las regresiones son generalmente del tipo potencial ( $y = ax^b$ ) (Peters 1986). Sin embargo, en cada caso el ajuste y las condiciones de aplicabilidad debe ser estudiada (Straškraba 1980).

En los estudios en escala amplia, comparación entre sistemas individuales, las relaciones entre variables son entendidas, en general, como relaciones entre variables de estado del sistema acuático (ver como ejemplos McCauley y Kalff 1981, Rigler 1982 a y b); toda propiedad medible del sistema bajo estudio es considerada, en principio, como una variable de estado. En algunos casos, especialmente cuando las variables independientes involucradas son de carácter abiótico, estas son consideradas como entradas de un sistema en el cual sus salidas son propiedades (variables) de carácter biótico (ver por ej. Ryder 1982). Como ejemplos paradigmáticos de la primera representación, se encuentran en la literatura el trabajo de Dillon y Rigler (1974), sobre la relación entre CHLa y TP en lagos (Fig. 6). Como ejemplo del segundo tipo de representación se tiene el trabajo de Ryder (1965) entre el índice morfoedáfico (la relación entre el total de sólidos disueltos y la profundidad media del lago) y la producción de peces (Fig. 7).

Un tercer tipo de modelos, en lo que a definición del sistema se refiere, son los desarrollados por Vollenweider (1967, 1975). A partir de funciones externas (carga de fósforo total y

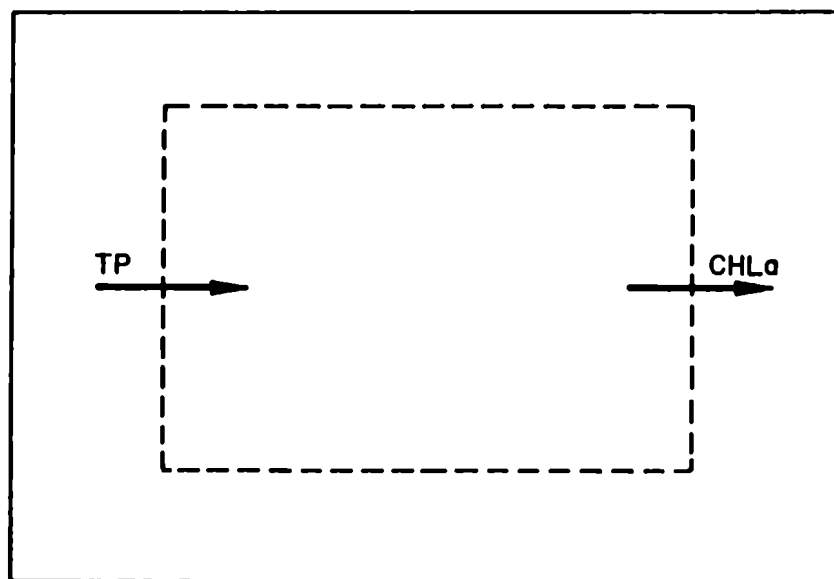


Figura 6. Sistema cerrado de Dillon y Rigler (1974).

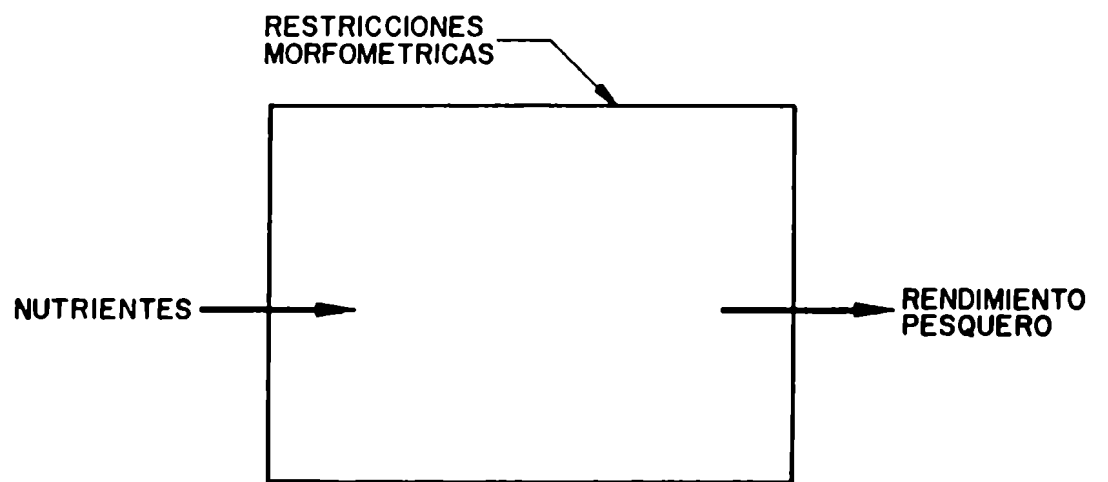


Figura 7. Sistema abierto de Ryder (1965).

entrada total de agua al sistema) y de constantes de sitio (profundidad media, volumen) queda determinada la concentración de P total en el lago. El volumen del lago y la entrada total de agua determinan el tiempo de permanencia de esta última en el lago (Fig. 8).

Sin embargo, la definición del sistema, y por lo tanto de lo que es externo e interno, es materia de conveniencia. Por ejemplo en el modelo de Ryder (1965), o en formulaciones similares (Hanson y Leggett 1982), las variables independientes, consideradas como externas, son generalmente consideradas como variables internas y constantes de sitio en el resto de la literatura. Lo que en realidad se está presuponiendo en las formulaciones de estos autores, es que dichas variables internas están directamente determinadas por variables externas. Esto nunca es totalmente así, ya que la dinámica interna del sistema puede tener una mayor o menor importancia en la expresión de las mismas. Aún en los casos en que las variables externas al ecosistema acuático son explícitamente incluidas en el modelo, por ejemplo en el modelo de Vollenweider, lo son sólo como determinantes directos de una variable interna.

Las representaciones gráficas en dos dimensiones se realizan generalmente como entre dos variables de estado, siendo la variable independiente una variable interna o su expresión, tal como surge del modelo, en función de las variables externas. Aunque se supone que la relación expresa la mayor parte de la variación en la variable de estado considerada como independiente, la dispersión de los puntos con respecto a la función de ajuste se supone proveniente de otros factores no considerados, como por ejemplo otras entradas, relaciones internas o simple error. Las variables representadas son en general variables agregadas o compuestas. En el mejor de los casos representan valores agregados sobre un ciclo anual y sobre el espacio ocupado por el ambiente acuático.

Lo que me interesa recalcar aquí es la, en general implícita, consideración en tales representaciones, de un sistema global compuesto por la unión de sistema y medio ambiente. Esto lo convertiría en un sistema aislado, estado determinado. Los estados de este sistema global incluirían los sucesivos estados de los ecosistemas acuáticos individuales y los de sus respectivos medios ambiente. La ecuación de estado de este sistema global incluiría dos tipos de variables internas. Un primer tipo estaría constituido por las variables externas a los sistemas singulares, independientes de las del segundo tipo, y con ciertas interrelaciones entre ellas (ver 2.2.). El segundo tipo lo constituirían las variables internas de los sistemas singulares, dependientes, en general, de las del primer tipo e interrelacionadas entre ellas.

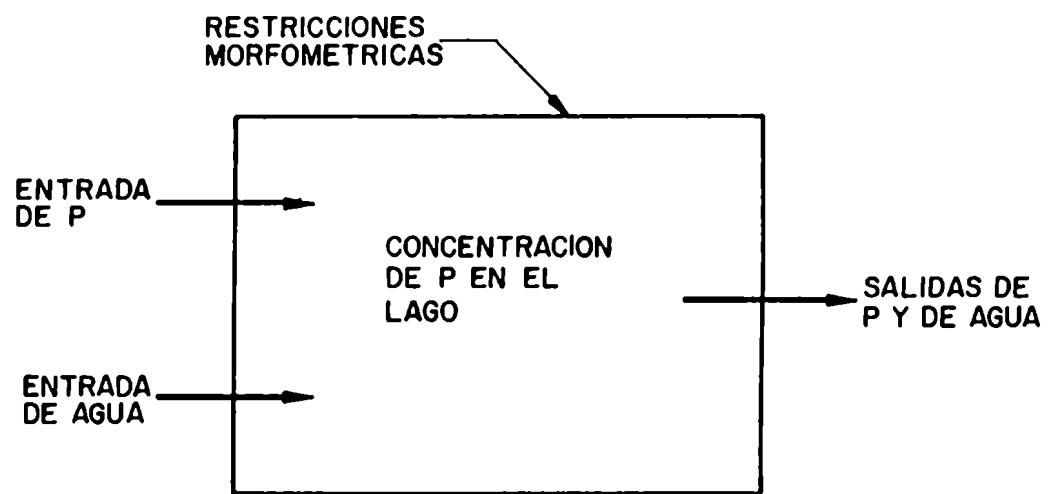


Figura 8. Sistema abierto de Vollenweider (1975).

Cada sistema singular (por ej., cada ecosistema acuático) tendría definida su propia trayectoria dentro del espacio de los estados del sistema global. Por ejemplo en un supuesto espacio de los estados bidimensional  $X_1$ - $X_2$ , los sistemas  $S_1, S_2, \dots, S_n$  tendrían definidas trayectorias estacionales anuales tales como las representadas en la Fig. 9.

La representación de las relaciones dentro de un lago como ciclos cerrados (Fig.9), está implicando el retorno periódico del ecosistema acuático a un estado similar al que tenía al comienzo del ciclo anual.

Las variaciones en el estado, que siguen a las fluctuaciones interanuales en el medio ambiente estarían representadas por desplazamientos de los ciclos anuales en el espacio de los estados según una trayectoria cerrada que implica el retorno periódico a los ciclos estacionales originales (Fig. 10). Los desplazamientos de estado de carácter más permanente quedarían representados por desplazamientos netos en el espacio de los estados de  $n$  dimensiones (Fig. 11), por ejemplo de manera similar a los desplazamientos del estado del sistema en el plano  $CHL - TP$  (proyección o subespacio del espacio global) por aumento o disminución de la carga de  $TP$  en los procesos de eutroficación o de recuperación respectivamente (Vollenweider 1976, Jones y Lee 1982, Rast et al. 1983).

En el caso en el que el sistema responde (en la representación como sistema abierto) a fluctuaciones periódicas de su medio ambiente, casi con seguridad los estados por los cuales pasa estarán definidos, no perdiendo además el sistema su identidad (Fig. 10). Algo similar ocurriría en los procesos sucesionales naturales y con los procesos de modificación paulatina del estado por acción antrópica (Fig. 11,  $(t_0, t_2)$ ). Sin embargo en las modificaciones de carácter permanente, causadas por alteraciones del medio ambiente relativamente bruscas, por ejemplo catástrofes naturales o acción antrópica, posiblemente los estados intermedios, entre el estado inicial y el estado final, no estén claramente definidos (Fig. 11,  $(t_0, t_1)$ ).

La ecuación de estado para el sistema global que representa las relaciones generales entre las variables de estado de manera implícita:

$$(4) \quad F(X_1, X_2, \dots, X_n) = 0$$

sería una ampliación de la propuesta en varias oportunidades en la literatura (ver en particular Patten y Odum 1981), incluyendo

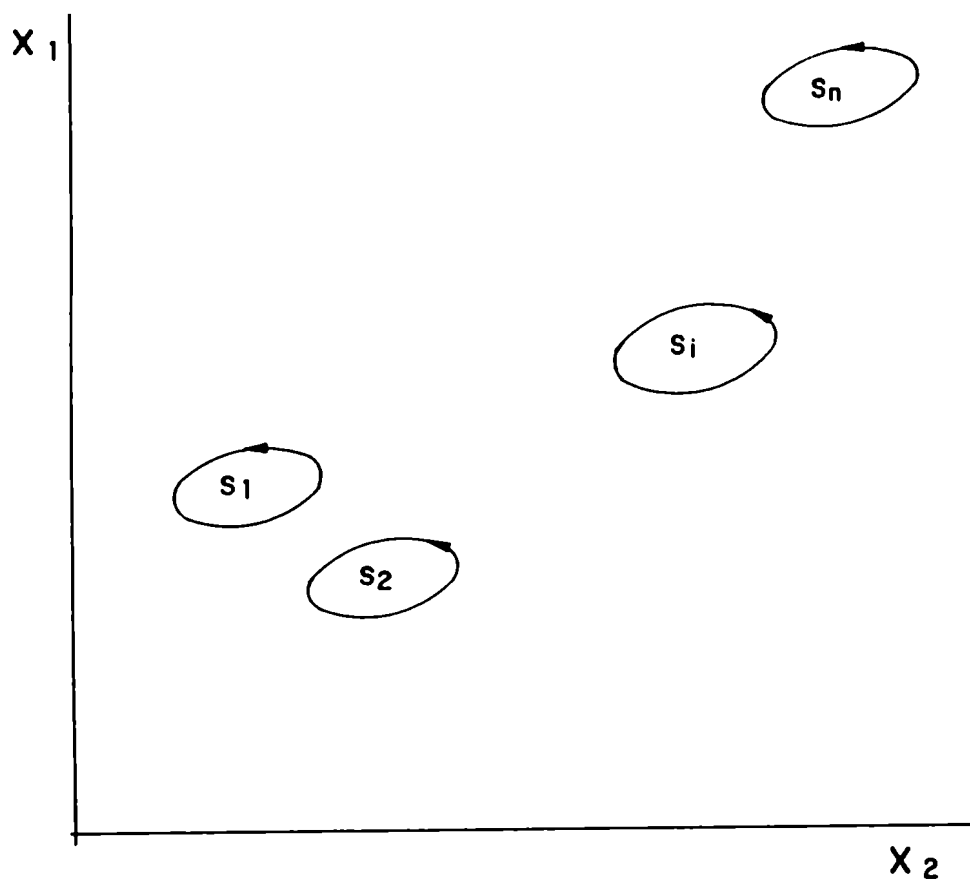


Figura 9. Trayectorias estacionales de sistemas singulares en una proyección del espacio de los estados.

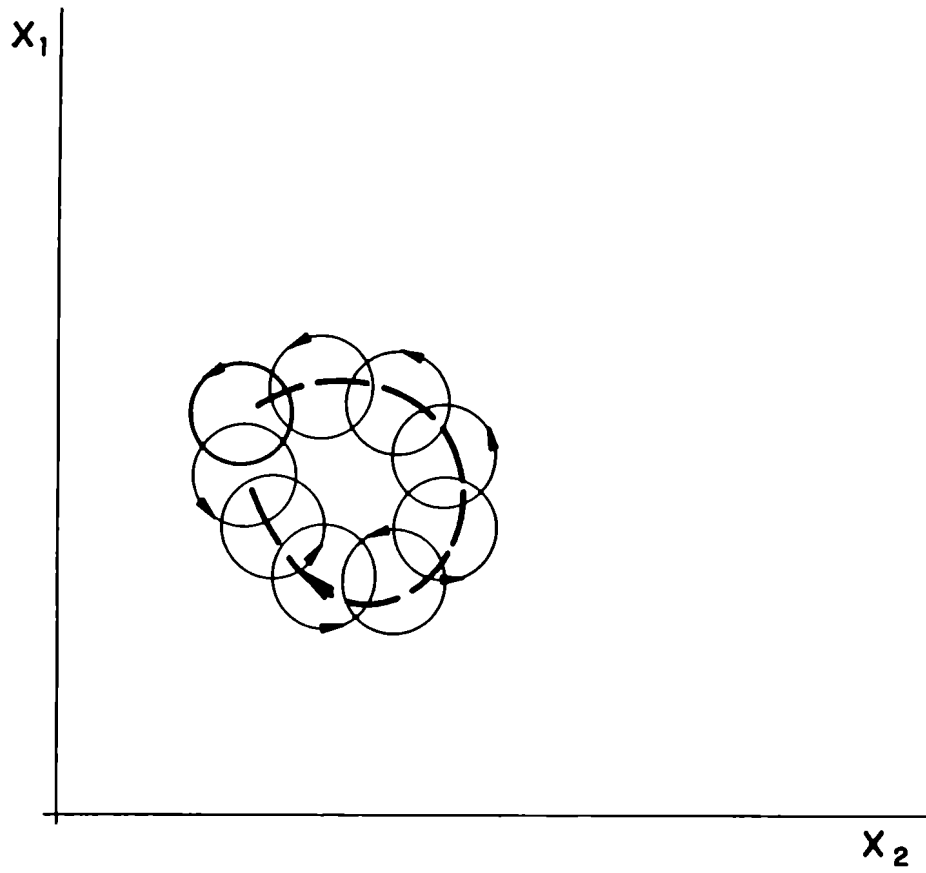


Figura 10. Representación esquemática de la variación del ciclo estacional de un sistema singular por efecto de las fluctuaciones naturales en el medio ambiente. Proyección en el espacio de los estados según  $X_1$  y  $X_2$ .



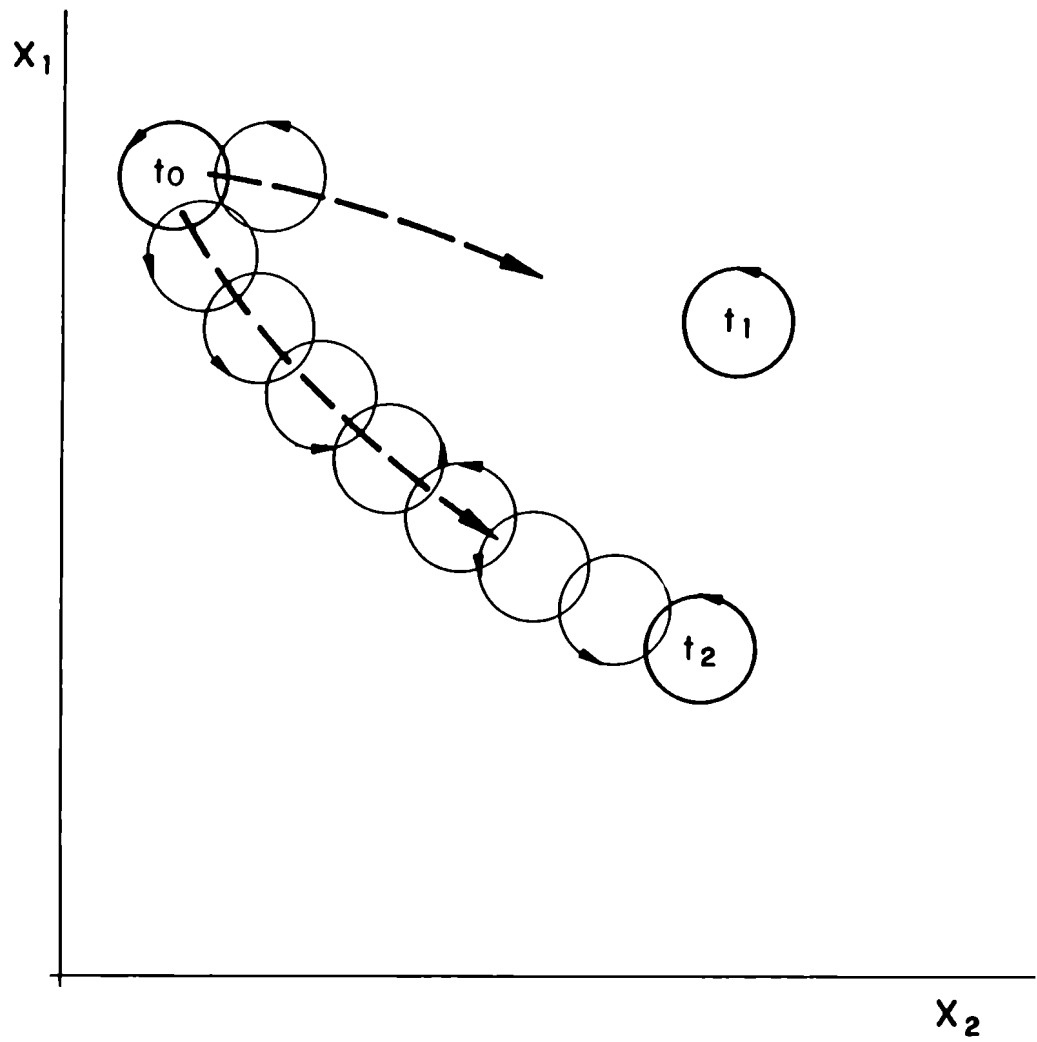


Figura 11. Representación esquemática de la variación del ciclo estacional de un sistema singular por catástrofes naturales o acción antrópica intensa. Proyección del espacio de los estados según  $X_1$  y  $X_2$ .

además variables de estado del medio ambiente. El sistema, ahora sistema global o suprasistema, suma de ecosistemas acuáticos y medio ambiente, quedaría así aislado y estado determinado. Si bien en teoría esto es relativamente simple, como ya se vio arriba, el problema del aislamiento es un problema en parte empírico (cerramientos reales) y en parte está relacionado con nuestra partición de la realidad objetiva en relevante y no relevante (cerramientos ideales). Otra complicación accesoria es que, en ecología, y en ecología acuática en particular, no es simple hallar un subconjunto de variables de estado independientes que conformen a la ecuación (4). El intento de modelado fenomenológico en el espacio de los estados será por lo tanto un proceso, si no a ciegas, por lo menos por tanteo o prueba y error. Se posee cierta base sólida de la cual partir, las variables impulsoras principales de la producción acuática están claramente identificadas; dichas variables o sus correlatos, deberán necesariamente estar incluidas en la hipotética ecuación de estado, y representarán dimensiones en el espacio de los estados n-dimensional. Las variables internas a incluir dependen del nivel jerárquico al cual se intente la descripción y de toda otra variable interna que se conozca como modificatoria de las primeras. El propósito al cual va dirigida la representación debe ser también un factor a ser tomado en cuenta en la selección de las variables internas. El grado de covariación de estas últimas es generalmente alto (McCauley y Kalff 1981; Sprules y Knoechel 1984; Canfield y Watkins 1984; Smith 1979; Blazka et al. 1980; Jones y Hoyer 1982; Oglesby 1977; Bird y Kalff 1984; entre otros), y mayor que entre las variables externas (ver Peters 1986).

El recurso de aislar un sistema para tener su estado controlado, es un recurso teórico para comprenderlo y modelarlo. Dado que las variables impulsoras de la producción de un sistema acuático corresponden a su medio ambiente y no dependen del sistema (ver 2.3.), no sería de utilidad el aislar al ecosistema acuático singular; los procesos que en él ocurren dependen de las entradas de materia y energía. El sistema aislado de interés es, en cambio, un suprasistema suma de sistema y medio ambiente (Fig. 3). Tal suprasistema, lo que representa en realidad es una clase de sistemas (Ashby 1956), la clase de los ecosistemas acuáticos y sus respectivos medios ambiente. En este suprasistema estarían representados los estados de los ecosistemas acuáticos individuales (Fig. 9), así como sus cambios de estado. Quedaría como materia de conveniencia y necesidad el uso de variables agregadas y el mantenimiento de la individualidad de cada uno de los sistemas componentes (Fig. 10 y 11). En el espacio de los estados quedaría representado lo que es permanente en el sistema, así como la visualización del cambio. Dado el nivel jerárquico al cual he realizado el planteo del problema, el nivel del ecosistema acuático como un todo, he obviado explícitamente aquí toda mención a las propiedades de estabilidad y resiliencia de los sistemas ecológicos ("sensu" Holling 1973), y he preferido hablar de permanencia del sistema

en el espacio de los estados definido al máximo nivel planetario. Es de esperar que aún un cambio de estado relativamente poco importante en la posición en el espacio de los estados produzca modificaciones importantes, y aun catastróficas, en la estructura interna de un sistema acuático singular. La escala de tiempo (frecuencia) de la perturbación externa, determinaría en gran parte, cuáles serían los niveles jerárquicos (inferiores) que sufrirían modificaciones y cuáles permanecerían sin cambio (superiores) (O'Neill et al. 1986).

Tal como es expresado en la Teoría General de Sistemas, el sistema aislado que contiene a su medio ambiente puede considerarse como una entidad única toda vez que no existan entradas extras, y las relaciones del sistema con respecto a las variables externas sea conocido (Klir 1969). El acoplamiento de los dos sistemas (Ashby 1956), sistema y medio ambiente, produce así un nuevo sistema aislado y estado determinado. Para el caso particular de los ecosistemas acuáticos, el nuevo sistema, en la expresión hipotética de su ecuación de estado (4), incluirá también variables de estado correspondientes a los ecosistemas terrestres que interactúan con los ecosistemas acuáticos (Likens y Bormann 1974; Karr y Schlosser 1978). Mas aún, conceptualmente incluye totalmente a los ecosistemas terrestres. Otro resultado del acoplamiento de ecosistema y medio ambiente, aparentemente paradójico, es que la fuente de energía que impulsa la producción de los ecosistemas queda también incluida en el suprasistema. Ello es un resultado necesario del acople y de lograr un sistema con su estado determinado. El flujo de energía radiante proveniente del sol puede ser considerado como la correspondiente variable de estado, o uno de sus correlatos tales como por ejemplo la latitud (Straškraba 1980).

Una de las limitaciones de la representación de un sistema en el espacio de los estados es la de no incluir explícitamente el tiempo (Weinberg 1972, 1975). Por lo tanto las velocidades de cambio de estado no están representadas. Si bien no hay ninguna dificultad "a priori" de incluir el tiempo como una variable accesoria al espacio de los estados, esto desvirtuaría en parte el carácter de la representación, dado el carácter particular del tiempo como variable, no siendo en sí misma causa o efecto de nada. Por otro lado existen técnicas mucho más elaboradas para estudiar la cinética de cambio de estado o los ritmos de comportamiento de un sistema (Weinberg 1975, Straškrabà 1980, Straškraba y Gnauck 1985, Quirós y Cuch 1988, entre otros).

La representación del suprasistema aislado en el espacio de los estados permite aportar un elemento más a la discusión sobre la conveniencia de comenzar el estudio de sistemas complejos a partir de un análisis externo y a una escala de máxima heterogeneidad. Un sistema a escala de máxima heterogeneidad nos permite, por un lado, tener una idea más cercana a las

dimensiones del espacio de los estados total, así como de las razones de que cierta combinación de variables (ciertos estados) no estén representados en él. Esto último podría deberse a dos causales, la primera es que aún no hayan sido observados y la segunda, la de que no existan en la realidad objetiva (Weinberg 1975). A partir de ello, las hipótesis que se puedan generar sobre su existencia real o posible, no son de poca importancia para avanzar en el conocimiento de los ecosistemas. Por otra parte en el espacio de los estados quedarán representadas las pautas de sistema a ser luego objeto de un modelado con mayor estructura interna.

Otro problema inherente a la representación en el espacio de los estados es el referente a la selección de las variables. Una representación completa y no redundante del estado de un sistema tal como la ecuación de estado (4), implicaría que todas las variables de estado excepto una, fueran independientes entre sí. Es decir que no haya manera de predecir una de las  $X_1, X_2, \dots, X_n$  sino sólo a partir de todas las demás. En los sistemas reales las variables de interés están en general relacionadas entre sí y puesto que no somos capaces de conocer a la ecuación de estado (4) sino sólo aproximarnos a ella - puede no ser necesario conocer todas las variables restantes para predecir el comportamiento de una dada variable de interés. Sin embargo, al reducir el número de variables se puede estar perdiendo información que no se puede recuperar a partir de las que se conserven. Un ejemplo extremo en limnología es la predicción de los niveles de clorofila a (CHLa) de un lago a partir de las concentraciones de fósforo total (TF), a partir de comparaciones entre lagos (Dillon y Rigler 1974). Esta sería una proyección extrema del espacio de los estados. Aunque en general TF explica estadísticamente entre un 80 y un 95% de la variación en CHLa, en conjuntos de lagos homogéneos, la dispersión de los puntos aumenta, y el porcentaje de la variación explicada disminuye, cuando las relaciones se obtienen a partir de conjuntos de lagos con mayor heterogeneidad (ver Capítulo 3). En este último caso la proyección extrema del espacio de los estados según los ejes CHLa y TF es de menor utilidad. Y esta disminuye aún más a medida que la heterogeneidad aumenta. Es necesario así incluir nuevos ejes (variables) expandiendo el espacio de los estados del sistema.

En opinión de Weinberg (1972, 1975) la elección de las variables del sistema modelo es necesariamente un compromiso continuo entre la conveniencia de la independencia y la necesidad de la completitud. La selección que se realice, en última instancia, dependerá de lo que se desee conocer sobre el sistema real. En ecosistemas acuáticos las funciones forzantes (variables de entrada) están generalmente correlacionadas entre ellas, y los efectos de varias de estas variables están acoplados a los procesos biológicos (Straškraba y Gnauck 1985) (ver 2.3.).

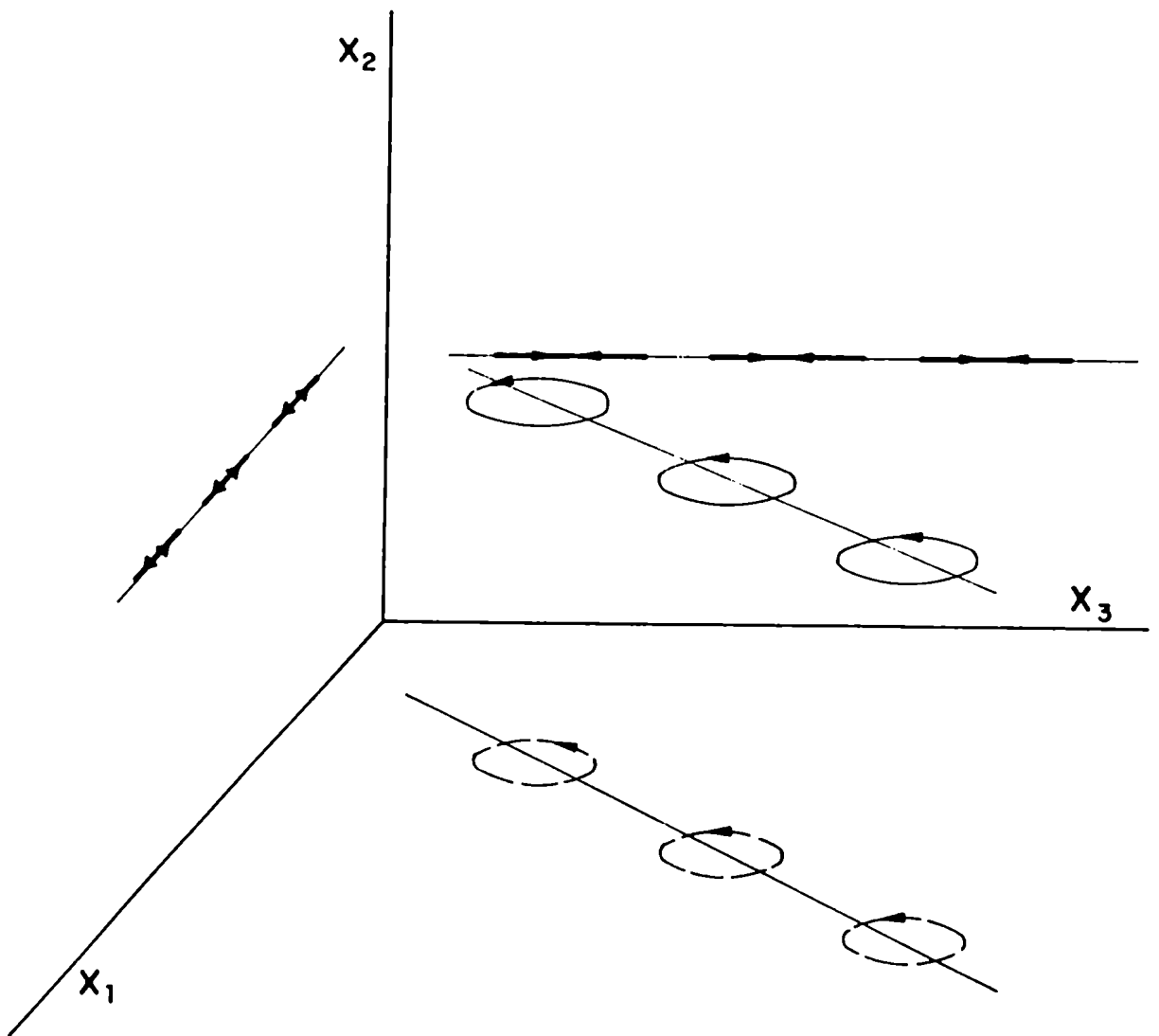


Figura 12. Representación esquemática de la variación estacional comparativa de tres ambientes acuáticos en un espacio de los estados de tres dimensiones. a) Caso I. Espacio de los estados restringido (ambientes aproximadamente similares), más homogéneo. La variable  $X_2$  permanece aproximadamente constante.

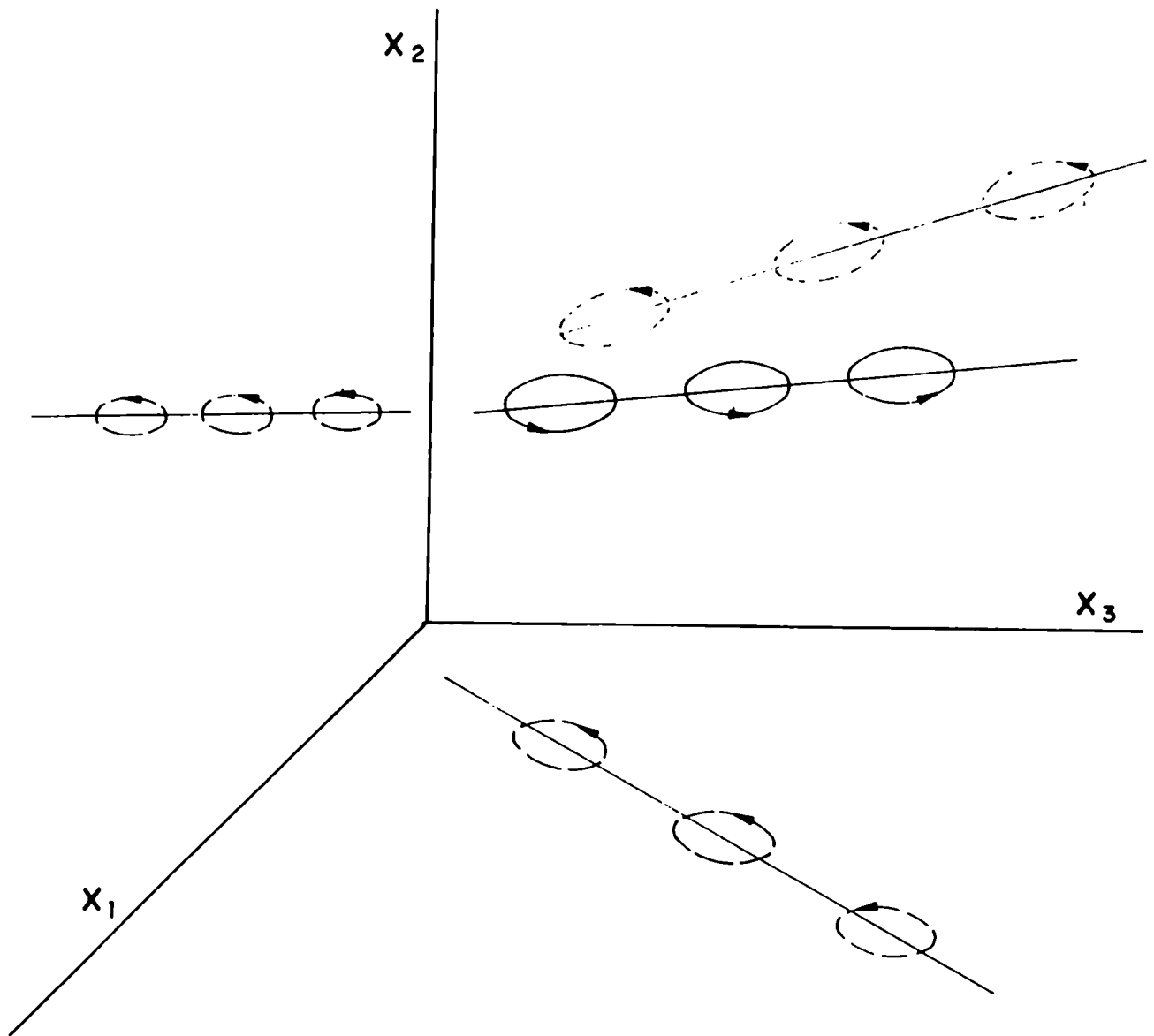


Figura 12. b) Caso II. Espacio de los estados amplio, mayor heterogeneidad. Las tres variables de estado son realmente variables. Ambas representaciones están a distinta escala, ya que el espacio de los estados del Caso I constituye un subespacio restringido del del Caso II. Las variaciones estacionales (ciclos) están representadas a escala relativa mayor que las otras variaciones.

Recapitulando, el cierre del sistema, produciendo la unión de sistema y medio ambiente, y la consideración de un sistema global o suprasistema en el cual están representados todos los sistemas individuales y sus respectivos medios ambientes (por ej. todos los ecosistemas acuáticos con sus cuencas de drenaje, atmósfera en contacto, sedimento, etc.), permite su representación en el espacio de los estados  $n$ -dimensional (Fig. 9). En el espacio de los estados quedarán también representados los ciclos estacionales (Fig. 9), los desplazamientos por fluctuaciones externas (Fig. 10) y los debidos a la acción de catástrofes naturales y la acción humana (Fig. 11). Los subconjuntos de sistemas individuales para los cuales alguna variable no sea relevante en sus procesos internos, estarán representados por subespacios o proyecciones del espacio  $n$ -dimensional; es decir, en un espacio de los estados con una dimensión ( $n_1$ ) menor que la del espacio de los estados total ( $n$ ).

Veamos ahora ejemplos de cómo la representación propuesta puede ayudar en mostrar, que los procesos que ocurren en un determinado grupo de ecosistemas acuáticos, no son, en general, generalizables a otro grupo de ecosistemas acuáticos. Un tipo de casos, de alguna manera trivial, es el de los lagos que desarrollan su comportamiento en un subespacio con dimensión  $n_1$ , menor que los de un segundo subconjunto de lagos que lo desarrollan en un subespacio de dimensión  $n_2$ , tal que  $n_2 > n_1$ . Dicho de otra manera, en la ecuación de estado del segundo subconjunto se incluirían variables de estado que no son relevantes - no están incluidas en la ecuación de estado o algunas sólo lo estarían en rol de constantes - para explicar el comportamiento del primero. Para un espacio de tres dimensiones, esto estaría ejemplificado en las figuras 12a y 12b respectivamente. Los resultados obtenidos para el conjunto  $n_1$  no son directamente trasladables al conjunto  $n_2$ . Algunas transformaciones sufridas por los sistemas de  $n_2$  no ocurren en los sistemas de  $n_1$ . Estas últimas no ocurren dado el espacio de los estados restringido que se ha considerado, pero en realidad es factible de que ocurran. El modelo obtenido a partir de  $n_2$  abarca un mayor número de estados posibles y permite, por lo tanto, un mayor número de cambios de estado. En este sentido es más abarcativo e incluye la posibilidad de la "novedad" en el modelado fenomenológico de la realidad (Walters 1987; ver también Quirós 1988c).

Un segundo ejemplo, caso particular del anterior, está relacionado con el rango de variación de las variables que definen el espacio de los estados. Supongamos dos subconjuntos cuyos espacios incluyen las mismas variables, pero difieren en el rango de variabilidad de las mismas. Evidentemente los resultados obtenidos para el subconjunto más restringido no son generalizables al de mayor variabilidad para los rangos de variación no cubiertos por el primero. A su vez, un caso particular de este último lo constituiría la imposibilidad de

generalizar los procesos que ocurren en un dado lago a un conjunto mayor de lagos.

Un tercer ejemplo está relacionado con en qué medida es correcto el mezclar, en una única relación, datos de variación estacional dentro de lagos, con datos obtenidos a partir de varios lagos distintos. Los dos casos más comúnmente citados en la literatura tienen como centro a la comunidad zooplanctónica, en su doble rol de explotadora del fitoplancton y de explotada por los peces. Brocksen et al. (1973) ya mostraron como dos variables podían estar relacionadas de manera inversa dentro de un lago y de manera directa en comparaciones entre lagos. Por ejemplo, la biomasa del zooplancton estaba inversamente relacionada con la biomasa de peces zooplanctófagos dentro de un lago y directamente relacionada en comparaciones entre lagos. Las relaciones planteadas, tal como quedarían representadas en una proyección del espacio de los estados según los ejes biomasa del zooplancton (BZOO) y biomasa de peces zooplanctófagos (BPZ) se muestran en la Fig. 13.

Asimismo, los mencionados autores también hipotetizaron sobre las relaciones entre las biomásas del fitoplancton (BFITO) y del zooplancton dentro de un lago y por comparación entre lagos. La representación en una proyección del espacio de los estados según los ejes BZOO y BFITO es básicamente similar a la Fig. 13, representando BFITO como variable dependiente y BZOO como variable independiente.

Las explicaciones a estas relaciones son de sentido común, y en cierto sentido triviales. En la comparación de ecosistemas acuáticos entre sí, al aumentar el estado trófico, es de esperar que aumenten las biomásas de prácticamente todas sus comunidades bióticas, o por lo menos de todas aquellas que no comparten algún recurso limitante (por ej. el fitoplancton y la macrofitia no arraigada). Esto explicaría las relaciones directas entre biomásas de comunidades en comparaciones entre lagos. No estarían relacionadas causalmente entre sí, de manera estricta. Por el contrario, dentro de un mismo lago, existen relaciones de explotación del zooplancton sobre el fitoplancton y la predación de los peces zooplanctófagos sobre el zooplancton. En los períodos del ciclo anual durante los cuales aumenta la biomasa del eslabón superior - en términos ataxonómicos, la biomasa de los componentes estructurales que explotan el nivel inferior (larvas, juveniles, etc.) - es lógico esperar una disminución de la biomasa del eslabón inferior. Evidentemente para que esto sea así, en esos periodos, el eslabón superior de la cadena trófica no sólo estará tomando la producción del eslabón inferior, sino también parte de su biomasa. Estas relaciones tienen un carácter causal pronunciado. Ambos tipos de relaciones, las directas y las inversas, han sido mostrados como que ocurren dentro de un dado lago y entre lagos respectivamente (Smith y Shapiro 1981,



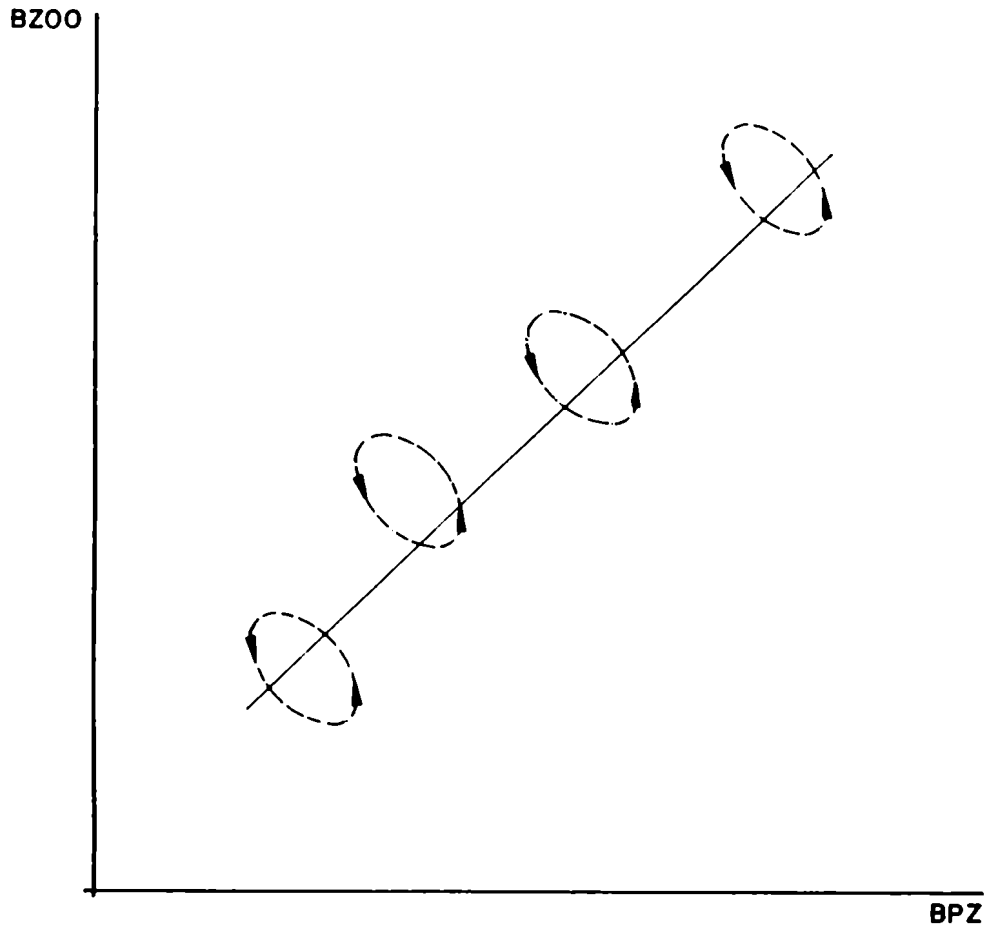


Figura 13. Relaciones entre biomasa del zooplancton (BZOO) y biomasa de peces zooplanctófagos (BPZ) en comparaciones entre lagos (—) y dentro de un dado lago (---) (según Brocksen et al. (1973) ligeramente modificado).

McCauley y Kalff 1981, Carpenter et al. 1985, Shapiro y Wright 1984).

Los ejemplos anteriores no sólo muestran que es incorrecto, en general, esperar que las relaciones entre variables que se dan dentro de un dado lago también se den en comparaciones entre lagos, sino que tampoco es, en principio, correcto mezclar datos obtenidos en el estudio en el tiempo de varios lagos distintos. Esto último introduce una fuente extra de error que generalmente conduce a un aumento de la dispersión y una disminución de la varianza explicada (ver por ejemplo Pace 1984), causada por la existencia de ciclos individuales dentro de la tendencia de cada lago (Fig. 13).

Como se vio arriba, el modelo conceptual que subyace al desarrollo de modelos de regresión a partir de estudios comparativos entre lagos, es el de un suprasistema cuyos estados están representados por cada uno de los estados de los sistemas individuales. Este suprasistema representaría al "sistema acuático" (la clase) del cual todos los sistemas acuáticos reales resultarían ejemplificaciones.

Vale recalcar aquí, que si bien es correcto hablar de procesos, con referencia a los fenómenos que ocurren "dentro" de un lago, y por lo tanto imaginar su funcionamiento en términos causales, como relaciones entre procesos, esto no es válido en comparaciones entre lagos. Las representaciones de comparaciones entre lagos en el espacio de los estados, sean éstas multidimensionales o bidimensionales tal como CHL-TP o CPUE vs CHL, no tienen carácter causal y sólo representarían lo por mí denominado "pautas de sistema". Sólo en los casos en que ambas representaciones sean equivalentes (ver más adelante) es correcto su uso en términos causales.

Si bien el enfoque comparativo es objeto de controversia en la literatura limnológica, las críticas no se han dirigido, a lo que en mi opinión es su presupuesto más importante, la equivalencia entre una descripción diacrónica de un sistema y una descripción sincrónica del mismo (Weinberg 1975), para un dado nivel de agregación. En la primera, el sistema estaría descrito por un conjunto de estados que representan un único sistema a diferentes tiempos; en la segunda, el sistema estaría representado por los distintos estados de un conjunto de sistemas similares a un dado tiempo fijo. El problema surge con cuán similares deben ser los sistemas considerados en la descripción sincrónica para que esta sea equivalente a la descripción diacrónica. Para que ambas descripciones sean totalmente equivalentes, los sistemas considerados en la descripción sincrónica deben ser similares en todas sus características; con mayor precisión, las ecuaciones de estado que describen sus

respectivos comportamientos deben incluir las mismas variables de estado. En el límite todos los sistemas deberían ser réplicas exactas, y sólo representar distintos estados de un único sistema. Ello es imposible de encontrar en la naturaleza, y todo sistema acuático es singular en algunas de sus características. En algunos casos ello ha sido resuelto considerando conjuntos de sistemas lo más homogéneos posible en los análisis sincrónicos (comparaciones entre sistemas). La homogeneidad "a priori" permite presuponer similitud entre sistemas, y utilizar en términos causales los resultados de un análisis sincrónico, para predecir el cambio de estado de alguno de los sistemas utilizados en la descripción sincrónica (conjunto base) o de todo otro sistema considerado similar a ellos. La homogeneidad, o alto grado de similitud, de los sistemas individuales permite representar su comportamiento en un subespacio o proyección del espacio de los estados de dimensión relativamente baja, manteniendo al sistema total como estado determinado. Ello ocurre así, puesto que a mayor similitud, mayor será el número de variables de estado que serán constantes a través de los sistemas del conjunto base.

Sin embargo, el uso de conjuntos excesivamente homogéneos presenta algunos problemas. El rango de variación de cada una de las variables es pequeño, y el espacio de los estados correspondiente es, en general, de baja dimensionalidad. Si bien lo segundo puede representar una ventaja, pues hace al sistema tratable, lo primero es limitante en cuanto a las posibilidades de predecir ciertos estados posibles de ser alcanzados por modificaciones en el medio ambiente. El ser poco abarcativo limita así las posibilidades de la obtención de pautas generales de comportamiento del sistema así como del desarrollo de modelos predictivos generales. Esto explicaría también el tantas veces mencionado aumento de la varianza explicada con el aumento de los rangos de variación de las variables implicadas en modelos de regresión. En conjuntos homogéneos, no sólo son mayores los errores relativos de las técnicas analíticas, también tienen mayor influencia los procesos que ocurren en cada uno de los lagos individuales, por ejemplo, la variación estacional.

Cuando para un dado sistema individual, se observa que los valores de una cierta variable considerada como dependiente no son predichos por los modelos desarrollados a partir de las variables que definen el espacio de los estados, es de sospechar que el sistema del cual se desea predecir no es similar al conjunto base. En ese caso se puede optar por definir un nuevo tipo de sistemas o ampliar el espacio de los estados con las variables que son características distintivas del nuevo sistema. La definición de un nuevo tipo de sistemas, táctica profundamente utilizada en la limnología de la primera mitad de este siglo, no parece ser una solución totalmente feliz. La mayor parte de las variables que caracterizan el medio ambiente de un ecosistema acuático y las consideradas como globalizadoras de su estado

trófico son de carácter prácticamente continuo. Parece así, que una estrategia adecuada sería la de suponer continuidad "a priori" de las variables y luego investigar posibles discontinuidades en algunas de ellas, evitando la excesiva tipología. En todo caso la ampliación del espacio de los estados conduce a un aumento de la heterogeneidad espacial cuyas ventajas y desventajas ya fueron discutidas con anterioridad (ver 2.4.).

La cuestión de en qué medida son trasladables los resultados de estudios comparativos entre ecosistemas acuáticos para predecir el cambio de estado de un dado sistema, ha sido repetidamente planteada en ecología acuática. De manera más simple el problema puede traducirse a: bajo qué condiciones es válido el uso de relaciones comparativas para determinar los efectos del cambio de una variable independiente sobre una variable dependiente en un sistema particular. O sea, a partir de, por ejemplo, una relación del tipo

$$Y = a X^b$$

obtenida por regresión a partir de valores agregados de X e Y, para un conjunto de sistemas, es posible predecir que

$$\Delta Y = a b X^{(b-1)} \Delta X$$

para un sistema particular. En los casos en los cuales la similitud supuesta "a priori" no se verifique, será necesario el uso de modelos de regresión más elaborados y con un mayor número de variables independientes. Sin embargo, el problema de la validez de la predicción para un sistema singular se mantiene.

El problema de la aplicabilidad de los resultados de estudios comparativos a la predicción del estado de un sistema singular es de importancia actual para la predicción de las modificaciones que se dan en los sistemas acuáticos bajo ciertos tipos de stress ambiental. Este enfoque ha sido utilizado con éxito para la predicción del cambio de estado trófico de lagos y embalses por efecto del enriquecimiento por nutrientes (Vollenweider 1968, 1976; Dillon y Rigler 1975; Rast y Lee 1978; Schindler et al. 1978) y es actualmente aplicado para predecir modificaciones en el rendimiento pesquero total y por especie en lagos, por efecto del calentamiento climático, producto de la acumulación de CO<sub>2</sub> en la atmósfera terrestre (Schlesinger y Regier 1982, Shuter et al. 1983, Meisner et al. 1987). En el primer ejemplo, cuando ciertas predicciones fallaron, un mayor número de variables debió ser incluido en los modelos (ver Capítulo 4), con el consiguiente aumento en la dimensionalidad del correspondiente espacio de los estados.

Es bastante común, si no una generalidad, que los modelos univariados representen una simplificación bastante grosera, en el análisis de estudios comparativos entre sistemas acuáticos. A medida que se avanza en el conocimiento de los mismos y se obtienen bases de datos más abarcativas y precisas; comúnmente se concluye que son necesarios modelos más complicados. Esto ya permite visualizar que la respuesta al problema de la aplicabilidad de estudios comparativos a sistemas singulares se encuentra relacionada con la dimensionalidad del espacio de los estados considerado. La total seguridad de tal aplicabilidad sólo se tendrá en los casos en los cuales el sistema total sea estado determinado. En los casos en que no lo sea, prácticamente todos los casos reales, la seguridad irá aumentando con el grado de complejidad de los modelos y la dimensionalidad del espacio de los estados. Sin embargo, aunque no podemos negar "a priori" la posibilidad de que cierta variable esté prácticamente determinada por otra única variable, esto no es la generalidad en sistemas altamente conectados y complejos tales como los ecosistemas acuáticos.

Por lo tanto, la validez del uso de relaciones comparativas para casos singulares dependerá de mantener la escala témporo-espacial a la cual se trabaja y el consiguiente grado de heterogeneidad del sistema. En sistemas relativamente homogéneos su validez será más probable que en sistemas mas heterogéneos que necesitan, para ser descriptos, de funciones de estado más complicadas. En última instancia su validez reposa en que las descripciones diacrónica y sincrónica (para la clase de sistemas) sean equivalentes. Bajo ese supuesto, una descripción sincrónica para la clase nos permite conocer sobre los estados reales posibles. El obtener una descripción equivalente a partir de una descripción diacrónica, aunque lógicamente posible, es materialmente imposible de lograr en sistemas complejos.

La mayor parte de mis conclusiones ya fueron expresadas con anterioridad en otros términos. Por ejemplo, Collins y Sprules (1983) apoyan la realización de estudios comparativos con el argumento de que a partir del todo, las generalizaciones son válidas por definición. También es de sentido común, que si un determinado sistema es estructuralmente similar a cierto conjunto de sistemas, probablemente su funcionamiento también será similar al de estos. Sin embargo, la persistencia en la aplicación errónea, quizás por necesidad, de modelos comparativos a sistemas singulares, hacía necesarias algunas aclaraciones y el recalcar la necesidad de verificar, con el grado de precisión deseado, el que el sistema total sea estado determinado. El explicitar que el sistema que subyace a tales representaciones es un sistema suma de ecosistema acuático y medio ambiente, es corolario, por lo tanto conclusión necesaria, de la necesidad de que el sistema sea estado determinado.

Es importante recalcar que lo arriba discutido es válido para un dado nivel de agregación de las variables, tal como por ejemplo, medias anuales o medias durante la estación de crecimiento. En estos casos cada uno de los sistemas individuales estaría representado por un punto en el espacio  $n$ -dimensional, para cada año o estación de crecimiento. Los estudios comparativos se realizan, en general, tratando de aislar algunos de los procesos implicados en los cambios de estado de los sistemas individuales (Fig. 14). El uso de valores medios anuales permite comparar sistemas obviando funciones cíclicas en el espacio de los estados producto de la variación estacional. Para sistemas prístinos, el uso de valores medios para varios años sucesivos permite comparar sistemas sin tomar en cuenta las variaciones de estado debidas a las fluctuaciones naturales del medio ambiente. Si bien en cada agregación se pierde información, ello permite el estudio de los distintos procesos considerados como independientes.

Los procesos a largo plazo, tales como la expresión evolutiva de las modificaciones ambientales a nivel de la biota, aunque de importancia, no serían en principio consideradas por la representación propuesta.

La descripción en el espacio de los estados de los comportamientos de sistemas individuales y su comparación, lleva al concepto de suprasistema en el cual cada uno de los estados posibles representa un estado de un sistema individual, compuesto a su vez de sistema y medio ambiente. Los límites de variación de las variables identificatorias del suprasistema estarían dados por los valores extremos hallados para los sistemas individuales. El uso de variables agregadas surge como una necesidad de considerar por separado los distintos procesos que conducen al cambio de estado. En el espacio de los estados quedarían así representados los posibles estados a alcanzar por un dado sistema individual bajo un adecuado cambio de sus variables de estado, producto de los distintos procesos transformativos.

Volviendo ahora al ecosistema acuático, podemos avanzar en la utilidad de su representación en el espacio de los estados, y de los estudios comparativos entre lagos y embalses, para predecir los futuros estados posibles del mismo. Como se vio arriba, cada estado representado en el espacio de los estados, bajo la suposición de que el sistema global o suprasistema es estado determinado, sería en principio alcanzable por cualquier lago o embalse individual. En este punto se puede plantear la pregunta de cómo el ecosistema individual puede cambiar su estado desde un dado estado inicial a un dado estado final, y cuáles son las fuerzas impulsoras, y de qué magnitud, para producir tal cambio. Esta última cuestión podría también plantearse como cuál será el cambio de estado del sistema frente a un dado cambio de las variables externas. En este punto se hace evidente la

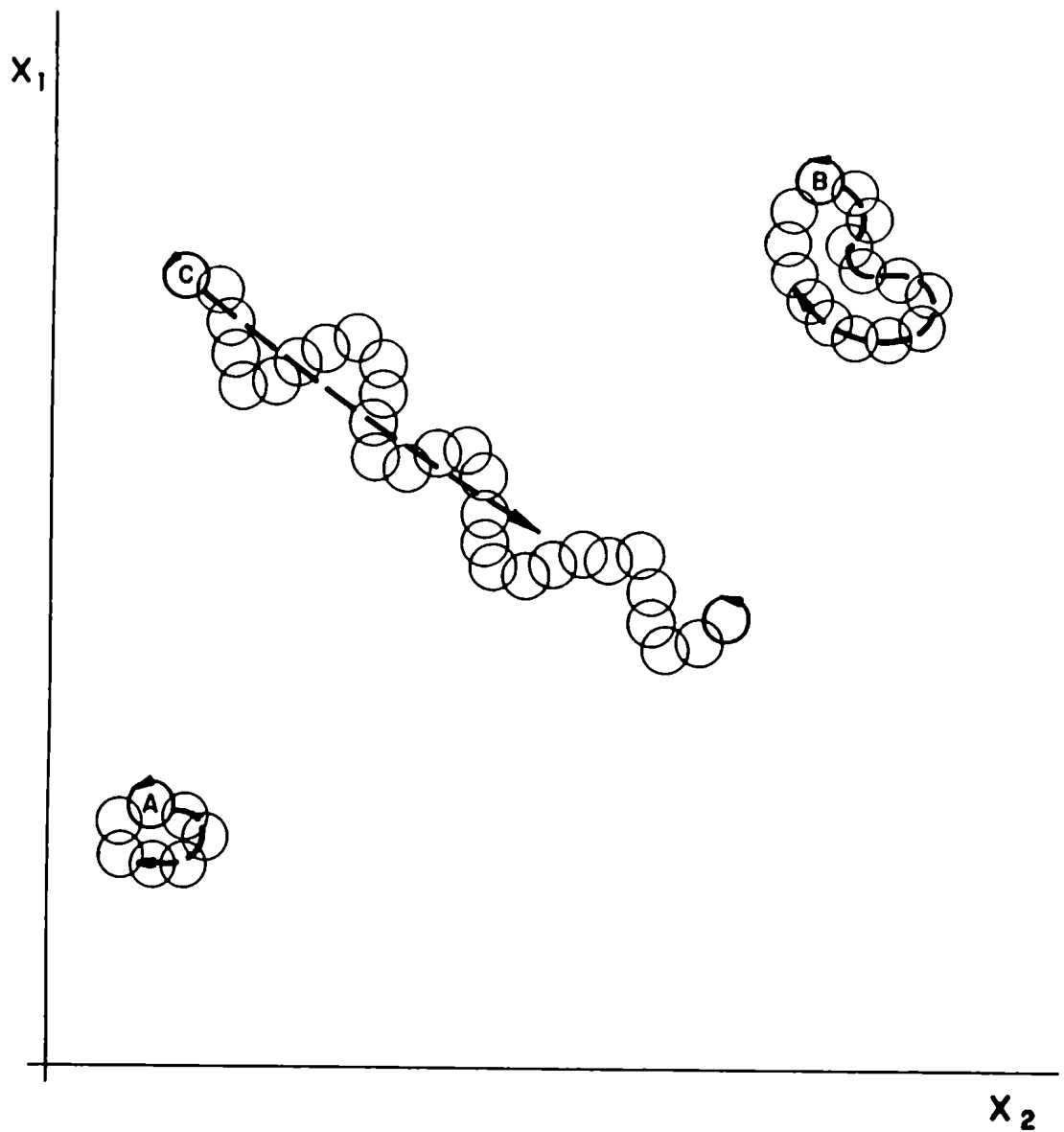


Figura 14. Esquema de posibles procesos sufridos por sistemas acuáticos singulares, representados en un espacio de los estados supuesto como de sólo dos variables. A. sufre variaciones cíclicas anuales y variaciones debidas a fluctuaciones naturales del medio ambiente; B. idem A y además un proceso por efecto antrópico o catástrofe natural luego del cual recupera su estado inicial; C. idem A pero sufre una variación con una cierta tendencia producto de una catástrofe natural o proceso antrópico que modifica abruptamente su estado (esto podría también ser considerado como que perdió su identidad y pasó a ser otro sistema).

necesidad de particionar nuevamente las variables de estado en variables externas a nuestro sistema de interés (el ecosistema acuático singular) y variables internas al mismo.

Una característica de importancia de la representación en el espacio de los estados de conjuntos de sistemas heterogéneos es la posibilidad de obtener pautas de comportamiento generales para sistemas individuales, en condiciones naturales y bajo acción antrópica. Cuanto más heterogéneo sea el conjunto base, mayor será el número de características que estarán representadas. El aumento de heterogeneidad producirá un necesario aumento en la dimensionalidad del espacio de los estados con el consiguiente aumento en la complejidad de los modelos que describen los cambios. Si bien esto puede ser visto como una desventaja, el permitir la exhibición de un gran número y tipos de estados posibles de ser accedidos por el sistema individual y la identificación de las fuerzas impulsoras involucradas, más que balancea tal desventaja. En esto último se reafirma la importancia de los estudios comparativos entre sistemas y su descripción en el espacio de los estados como paso previo al intento de estructuración matemática del sistema individual.

El problema de las posibles "trayectorias" que pueden ser seguidas por el sistema individual en un dado cambio de estado estará relacionado con los procesos que ocurran en su medio ambiente. Una adecuada representación en el espacio de los estados permitirá hipotetizar sobre la posible combinación de fuerzas impulsoras del cambio de estado.

Aunque la representación en el espacio de los estados es, conceptualmente, una herramienta de utilidad para la exhibición de pautas de cambio de sistemas acuáticos, las limitaciones sobre las variables a ser tomadas en cuenta en la definición del mismo se mantienen (ver 2.5.). Sin embargo, la consideración de un conjunto base de sistemas individuales heterogéneo, asegura que toda característica diferencial de los mismos sea incluida en la definición del espacio de los estados. Ciertos subespacios o proyecciones podrán no ser considerados cuando los procesos involucrados, no se desarrollen a través de todo el espacio de los estados, o sea en aquellos procesos en los cuales ciertas variables de estado permanezcan constantes. En el Capítulo 4 volveré con algunos ejemplos concretos de la utilidad del enfoque representado en la obtención de pautas de cambio.

Una adecuada representación en el espacio de los estados de los sistemas acuáticos tipo lago o embalse puede obtenerse a partir de una base de datos que si bien actualmente no es todo lo satisfactoria que se podría desear, no existe impedimento para que sea obtenida en el futuro. Sin embargo, a partir de la descripción lograda se presentan una serie de problemas de no



fácil resolución. El más importante de ellos está ligado a la covariación de las variables. Si bien esto conduce a que en los casos en los cuales se desea realizar predicciones puede no ser necesario el estudio de todas las variables para alcanzar un cierto grado de precisión de las mismas (Weinberg 1975), el deseo de avanzar sobre la mera predicción y obtener pautas de procesos con respecto a las variables impulsoras que se conocen como independientes, o que sus variaciones no están causalmente relacionadas, no puede satisfacerse si estas están relacionadas en la base de datos. Este problema es común a las bases de datos no planificadas o sea que no surgen de diseños experimentales controlados (Box 1966, Draper y Smith 1981). La relevancia de este problema con las bases de datos obtenidas de estudios comparativos entre lagos ya ha sido mencionada con anterioridad como una de las limitaciones de este enfoque (Straškraba 1978, 1980; Straškraba y Gnauck 1985; Carpenter et al. 1985). Como ejemplo se puede mencionar la dificultad de separar en la naturaleza el efecto de la radiación solar y de la temperatura sobre la producción algal; ambas disminuyen con la latitud. Para lograrlo sería necesaria una base de datos que contenga información de sistemas situados a la misma latitud y a diferentes altitudes. Sobre este tema volveré en el Capítulo

La visión que subyace a la representación propuesta es la de que a través del uso de técnicas de regresión podemos llegar a tener expresiones parciales de la ecuación de estado. Más adelante se verán algunas de las importantes limitaciones de este enfoque. Para ello serán necesarias bases de datos que cubran el mayor número de estados estructurales posibles, así como su variación temporal en distintas escalas de tiempo, desde la escala representativa de un dado proceso de interés hasta la escala temporal amplia que expresa las fluctuaciones del medio ambiente, los eventos catastróficos naturales y las modificaciones por acción antrópica. Un reflejo del espacio de los estados, con variables ortogonales y combinación lineal de las originales, puede obtenerse a través del análisis exploratorio de la base de datos por técnicas de ordenación. Las variables de estado de carácter biótico serían variables agregadas tales como biomasa de comunidades (fitoplancton, zooplancton, bentos, peces) o de agregaciones ataxonómicas en relación a su funcionalidad (por ejemplo, zooplancton herbívoro mayor de un cierto tamaño, peces zooplanctófagos o peces piscívoros). Algunas de ellas, por ejemplo la biomasa del fitoplancton, han sido comúnmente utilizadas como indicadoras de estado trófico de lagos y embalses. Se pretende que representen los niveles superiores de la jerarquía de sistemas en el ecosistema como un todo.

El enfoque comparativo entre ecosistemas acuáticos ha sido criticado por su carácter básicamente abiótico, por no incluir la

posibilidad de resultados inesperados, su falta de carácter explicativo, y por el uso de variables compuestas o agregadas (Lehman 1986).

El uso de variables agregadas sobre el espacio, el tiempo o la sustancia ya se mencionó que es sólo un recurso para tratar con sistemas complejos en los cuales las variaciones espaciales, temporales y materiales en los factores exógenos son altamente complicados, y las combinaciones posibles de estados potenciales y de medios ambiente posibles sobrepasa lo imaginable (Ulanowicz 1986). Con la agregación se disminuye la dimensionalidad del sistema y se lo hace tratable. Cuando se tiene un sistema con cierta estructura de componentes internos, otra manera de reducir la dimensionalidad es la de disminuir el número de componentes. Una restricción deseable en toda agregación es, que el proceso de agregación deje sin cambios el flujo total (energía y materia) a través del sistema (Ulanowicz 1986). Si se acepta que la trayectoria en el espacio de los estados es una adecuada representación del comportamiento del sistema, la agregación debería distorsionar lo menos posible esa descripción.

La crítica de su carácter esencialmente abiótico puede estar basada en que los primeros resultados del enfoque comparativo fueron esencialmente logrados en mostrar que la producción de las diversas comunidades biológicas en ambientes naturales, en los cuales estas han coevolucionado entre sí y con su medio ambiente, está principalmente determinada por las características físico-químicas del medio (Peters 1986). Que ello sea así no es en sí un defecto, sino sólo un hecho empírico. Como resultado de la redundancia funcional, las propiedades bióticas de los niveles jerárquicos superiores del ecosistema, son relativamente insensibles a las fluctuaciones en las especies componentes (O'Neill et al. 1986).

Las propuestas de estrategias de investigación de ecosistemas acuáticos, alternativas al enfoque comparativo, abarcan la manipulación experimental y el modelado matemático. Las limitaciones de la primera abarcan la dificultad de encontrar en la naturaleza un número apreciable de sistemas acuáticos en réplicas suficientes, con un grado de variabilidad de sus características similar a la de la mayoría de los sistemas naturales o que sean fácilmente retornables a su estado inicial luego de efectuada la manipulación. Todo intento de considerar como el "ecosistema acuático" a una parte de los sistemas naturales (cerramientos) o a sistemas artificiales (limnotanques, estanques, etc.) gozará por lo menos de la sospecha de ser "otro sistema", simplificado con respecto al sistema natural, y dudosa la transferencia de los resultados a este último.

Algunas de las limitaciones de la segunda estrategia ya fueron mencionadas en 2.3.. Aunque en los modelos matemáticos se puedan separar los efectos de las distintas variables impulsoras, la verificación de sus simulaciones siempre necesitará recurrir a bases de datos obtenidas a partir del cambio de estado de sistemas naturales o a resultados de manipulaciones experimentales. En el sentido de la verificación, sus resultados gozarán de las ventajas y desventajas de los otros dos enfoques, el comparativo y el experimental. Los resultados del enfoque experimental no son los únicos que nos permiten pensar las transformaciones del sistema en términos de causa y efecto. Muchas de las transformaciones producidas por acción antrópica, si adecuadamente documentadas, pueden servir como experimentos no programados con sistemas naturales. El enfoque empírico permite la obtención de pautas generales y es el único al que puede adjudicarse actualmente el realizar las predicciones más exitosas. Dado que la correlación no prueba causalidad, esta última deberá establecerse por experimentación (Peters 1986). Por ejemplo, el control de los niveles de fósforo ha probado ser una medida efectiva en el control del crecimiento algal, tanto experimentalmente como en la recuperación práctica de lagos.

## CAPITULO 3

### Relación entre la Biomasa del Fitoplancton y los Niveles de Nutrientes

#### 3.1. Introducción

Ningún otro elemento ha sido estudiado tan intensamente como el fósforo (P) en ecosistemas acuáticos. El interés en el estudio del P se basa fundamentalmente en el rol que juega en el metabolismo biológico, en relación con las relativamente bajas cantidades en que se lo encuentra en la hidrosfera en comparación con los otros componentes estructurales y nutricionales de la biota (Wetzel 1975). De no menor importancia, como explicación del gran esfuerzo realizado en el estudio del ciclo del P en lagos y embalses, es el hecho de que comúnmente es el factor que limita la producción biológica y el causante principal de los procesos de eutroficación en ecosistemas acuáticos (Vollenweider 1968).

Las tasas de crecimiento intrínsecas de las algas y bacterias en sistemas que están limitados por P son, en última instancia, dependientes de las tasas de reciclado de P. Rigler (1973) desarrolló un diagrama simplificado de los principales componentes del ciclo del P en el epilimnio de lagos (Fig. 15). El modelo incluye dos compartimientos biológicos, el fitoplancton más el bacterioplancton y el zooplancton. Como componentes abióticos incluye el P inorgánico (P-PO<sub>4</sub>), el fósforo orgánico disuelto (DOP), y los detritos. El restante compartimiento toma en cuenta las salidas y entradas de P inorgánico desde y hacia el epilimnio del lago. Uno de los resultados más importantes fue la observación de que la cantidad de P inorgánico es muy pequeña (puede alcanzar valores menores a 0.1  $\mu$ M), y con tiempos de recambio de unos pocos minutos. En opinión de Lean (1973) la cinética del P en el epilimnio de lagos se corresponde más adecuadamente a un modelo de cuatro compartimientos. El intercambio que domina la cinética es la toma y liberación de P inorgánico por los microorganismos (fracción de P particulado). Parte del P es excretado como un compuesto de bajo peso molecular que posteriormente produce un compuesto coloidal de alto peso molecular por policondensación. Este último posteriormente libera P inorgánico que pasa al compartimiento del P-PO<sub>4</sub> aprovechable por los microorganismos.

El principal problema en estudiar el ciclo del P es la dificultad experimental para medir con seguridad las concentraciones de P inorgánico y del fósforo orgánico disuelto. La principal dificultad reside en la liberación de P inorgánico a partir de los compuestos orgánicos por hidrólisis ácida, y por lo tanto la imposibilidad de determinar la concentración real de P

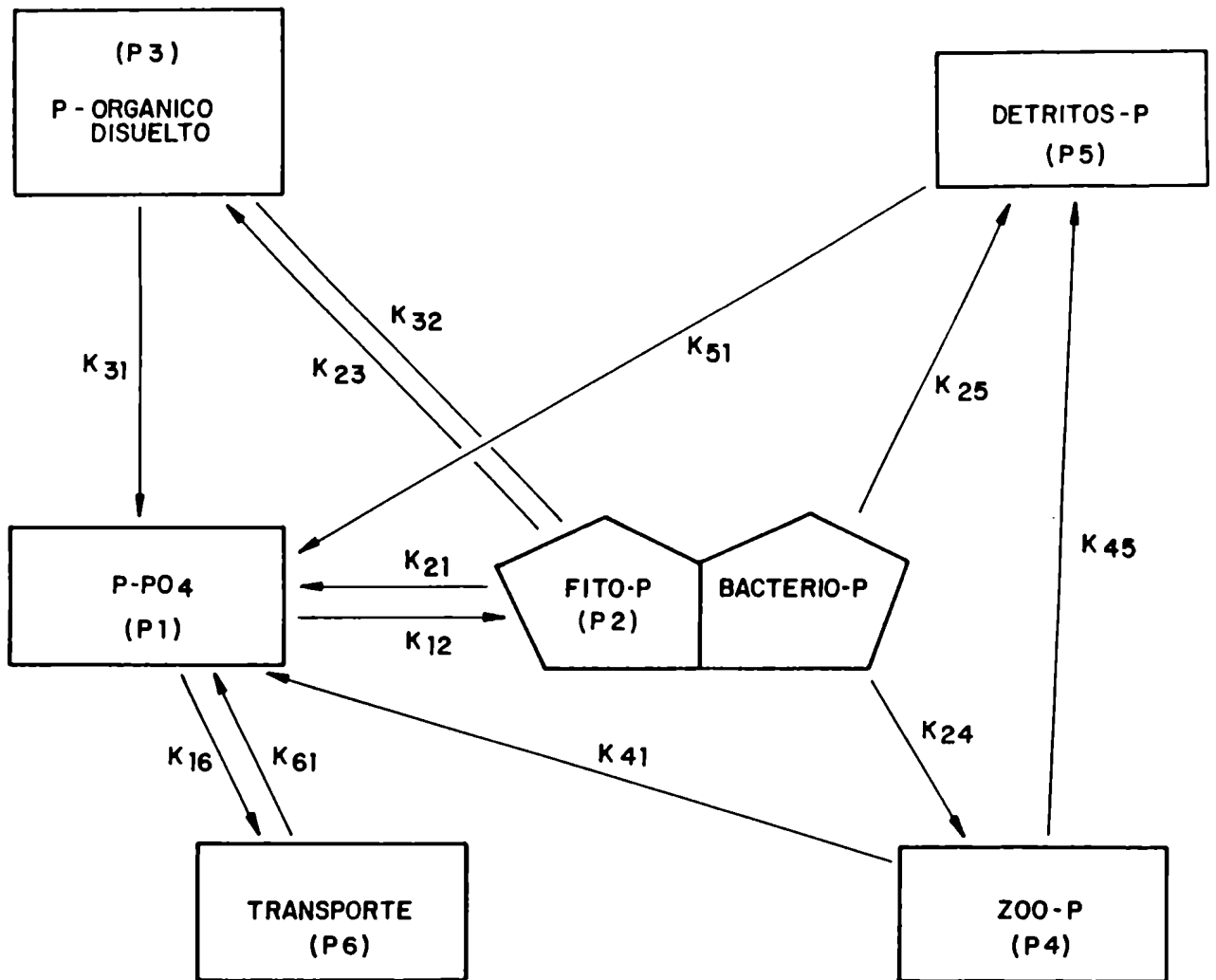


Figura 15. Modelo de reciclado del P en lagos según Rigler (1973) adaptado de Tarapchak y Nalewajko (1986a).  $K_{ij}$ , constantes de velocidad para el transporte de P entre compartimientos.

inorgánico en el agua. Hasta el presente, dicho problema permanece sin resolver (Tarapchak y Nalewajko 1986a).

Los avances realizados en la última década muestran que el ciclo del P es más complejo que lo que lo parecía en la década anterior. La tasa a la cual el P inorgánico entra a la trama trófica (algas y bacterias) no puede ser cuantificado. Las técnicas con trazadores radioactivos no miden el flujo neto, sino sólo el flujo total (Lehman 1984). A ello se le agrega que el tamaño del compartimiento de P inorgánico no puede medirse con seguridad por las razones experimentales mencionadas arriba. El hecho aparentemente paradójico de que el fitoplancton en ambientes naturales (comunidad compuesta de diversas especies) parece crecer a tasas máximas en presencia de cantidades mínimas de nutriente limitante (Currie 1984), hace necesario resolver el cómo cuantificar el compartimiento de P inorgánico. Se han sugerido dos explicaciones alternativas no excluyentes para explicar ese hecho. Las algas podrían obtener P a partir de otras fuentes distintas al compartimiento del P inorgánico. Ello podría ocurrir a partir del compartimiento de DOP mediante la fosfatasa alcalina de la pared celular, o a partir de las zonas de alta concentración de P inorgánico generadas por los productos de desecho de la actividad alimentaria del zooplancton (Lehman y Scavia 1982). La segunda explicación se basa en que las poblaciones algales naturales podrían tener sistemas mucho más eficientes de captación de P inorgánico, que lo que sugieren las experiencias de laboratorio con monocultivos. Otros dos hechos complican aún más el dilucidar los mecanismos de captación de P inorgánico por las algas. El régimen de luz variable que experimentan las algas en el epilimnio de un lago, puede afectar la tasa de captación (Nalewajko et al. 1986). Por otra parte, la tasa de captación puede depender no sólo de las concentraciones de P inorgánico extracelular e intracelular, sino que ciertas reacciones químicas compiten por la captación del P inorgánico con las algas (Francko y Wetzel 1982). La intensidad de este último mecanismo no sería homogéneo para todos los ambientes acuáticos y dependería de las concentraciones relativas de ciertas sustancias tales como los ácidos húmicos y el hierro (III).

Los mecanismos de regeneración del P inorgánico a partir del P incluido en la biota y pasando por los compuestos de P orgánico disueltos, parecen estar también influenciados por numerosas variables fisicoquímicas (Francko 1986). Se han sugerido tres mecanismos de regeneración de P inorgánico: a) desplazamiento y liberación de P inorgánico a partir de una fracción coloidal de alto peso molecular, que previamente se formó por policondensación de un éster de bajo peso molecular (Lean 1973, Cembella et al. 1984); b) regeneración de P inorgánico por hidrólisis enzimática (de fosfatasas alcalina y ácida de la pared celular y disueltas) de ésteres de P, de alto y bajo peso molecular (Berman 1970, Wetzel 1981), y c) liberación de P

inorgánico a partir de compuestos coloidales de hierro y compuestos húmicos, sensibles a la radiación ultravioleta (Koenings y Hooper 1976, Stewart y Wetzel 1982).

Sobre la base de los tres mecanismos mencionados, se ha propuesto un modelo continuo de lagos, en el cual los extremos están representados por lagos en los cuales uno de los tres mecanismos sugeridos es predominante. Las concentraciones relativas de ciertos constituyentes químicos del agua de un lago serían las causales de que predomine uno u otro mecanismo. En cierto sentido no existiría entonces un único ciclo del P en el epilimnio de lagos sino varios ciclos alternativos y complementarios (ver Francko 1986 para una revisión).

Modelos con un mayor número de compartimientos han sido propuestos para la zona pelágica de lagos (Scavia 1980). Estos compartimientos abarcan varios niveles de la trama trófica: fitoplancton, bacterioplancton, protozoos, zooplancton (herbívoro, omnívoro y carnívoro), peces zooplantófagos y peces piscívoros. Los niveles abióticos incluyen varias formas de P disuelto (inorgánico como fosfato, orgánico disuelto, coloidal, inorgánico y orgánico condensado), y además, todas esas formas adsorbidas al material particulado inorgánico y orgánico. Por último incluye varias formas de fósforo particulado (inorgánico y orgánico). En principio todos estos compartimientos (más de veinte) pueden estar involucrados en los mecanismos explicativos propuestos para el ciclo del P en sistemas acuáticos.

Como muestra del estado actual del tema, basta listar sólo algunas de las cuestiones abiertas a investigación u objeto de controversia. Por ejemplo, cuáles son las principales rutas para la incorporación de P inorgánico a la biomasa? Cuánto del P inorgánico, en relación con las entradas externas, se pierde por salida hacia los sedimentos o hacia la zona litoral? Cuáles son los principales mecanismos de regeneración de P inorgánico en el epilimnio? En qué proporción, el bacterioplancton compite con las algas por el P inorgánico? Son las algas capaces de utilizar el DOP directamente, o previamente debe ser degradado por acción enzimática? Cómo es reciclado el DOP? Puede el DOP ser hidrolizado en el paso a través del ácido intestino del zooplancton? (Tarapchak y Nalewajko 1986b). Se ha sugerido que la excreción de P por el zooplancton y la liberación directa por el fitoplancton son aproximadamente de igual importancia (Rigler 1973, Scavia 1979). A ello debe agregarse la excreción de P por los peces zooplantófagos y los piscívoros, contribuyendo así la fertilización del sistema acuático (Drenner et al. 1984, Northcote 1988). Como síntesis del estado actual del tema, es de importancia la siguiente conclusión de un simposio relativamente reciente sobre el tema de la dinámica entre los nutrientes y el plancton: "... La traba principal en el desarrollo de una mejor comprensión de cómo controla el P la producción primaria y

secundaria (en ecosistemas acuáticos) es la falta de una perspectiva cuantitativa sobre el reciclado del P en el lago como un todo". A esto se le podría agregar que no es una tarea simple modelar un sistema con más de veinte compartimientos y más de un millón de interacciones, en principio significativas, entre los mismos. Como comparación, el modelo de Rigler (1973) tiene solamente seis compartimientos (Fig. 15), y un total de 64 interacciones posibles.

Para un sistema tan simple como una experiencia de laboratorio en un recipiente con temperatura controlada; que en su interior contiene compuestos de fósforo orgánico disueltos en un medio acuoso, adecuadamente balanceado, y trozos de pared celular algal, es relativamente directo concluir que el mecanismo de regeneración del P inorgánico es por acción enzimática de las fosfatasas adsorbidas a la pared celular. Como se vio arriba, lograr una conclusión tan directa se complica enormemente a medida que se amplía la escala del sistema y aumenta el número de factores en juego. Los mecanismos explicativos desde abajo hacia arriba (procesos que ocurren a un nivel inferior como causas de procesos que ocurren a un nivel superior), por ejemplo los obtenidos a partir del sistema simple de laboratorio, comienzan a superponerse con los mecanismos explicativos desde arriba hacia abajo (procesos que ocurren a un nivel superior como causas de procesos que ocurren a un nivel inferior), por ejemplo la posible hidrólisis ácida de los compuestos de fósforo orgánico disueltos en el intestino del zooplankton. En parte por esta razón, es que, otras líneas principales de investigación de los procesos de enriquecimiento por nutrientes (eutroficación) se están intentando actualmente.

El estudio de la dinámica de interacción entre los nutrientes y el fitoplancton intenta determinar cuán importante es el efecto de la variabilidad de las entradas de P inorgánico al sistema, sobre la composición en especies. La imposición de entradas pulsantes de P inorgánico al sistema puede representar más fielmente las condiciones en ambientes naturales. Desde los modelos de Droop (1974) obtenidos a partir del crecimiento algal en condiciones de limitación por fósforo, se han desarrollado modelos más refinados e integrativos que permiten predecir la composición en especies del fitoplancton en función de la competencia de las distintas especies por los nutrientes limitantes (Rhee y Gotham 1980, Tilman 1982, Sommer 1984, Sakshaug y Olsen 1986).

Otros factores internos, además de la competencia, tal como la predación por el zooplankton, y factores externos tales como las fluctuaciones ambientales pueden contribuir a estructurar las comunidades fitoplanctónicas. Se ha propuesto que las relaciones entre los nutrientes limitantes (recursos para el fitoplancton) pueden ser un factor de importancia en la estructuración de las



comunidades (Tilman 1977, Kilham y Kilham 1984). Ello fue comprobado con cultivos en quemostatos (Tilman 1977, Kilham 1986). Los resultados coincidentes de predominancia de dos especies de diatomeas en un gradiente Si:F, verificados en un lago y en las experiencias con gradientes similares en el laboratorio (Tilman 1977), han sido objeto de disputa (Sell et al. 1984, Tilman et al. 1984). Las experiencias con manipulación de los niveles de nutrientes en sistemas más cercanos a la escala de los sistemas naturales, han mostrado que grandes alteraciones en las cargas de N y de P pueden seleccionar de manera favorable o desfavorable respectivamente, a las algas capaces de fijar el N<sub>2</sub> atmosférico (Schindler 1977, Barica et al. 1980). De manera similar este efecto parece ocurrir en sistemas poco perturbados en los cuales cargas bajas de N con respecto al P resultan en predominancia de las cianofitas fijadoras de N<sub>2</sub> (Smith 1983).

En teoría, cuando la tasa de crecimiento del fitoplancton está controlada sólo por la oferta efectiva de nutrientes (N y P inorgánicos), la composición en especies sólo puede ser controlada por la relación entre las ofertas efectivas (relación N:P en forma inorgánica) solamente si ambos son recursos limitantes. O sea que el crecimiento de algunas especies estará limitado por P y el de otras por N. Esto sólo puede ocurrir si la relación entre ofertas efectivas está dentro del rango crítico (óptimo) de relación entre ofertas efectivas que se encuentran para las especies del fitoplancton (relaciones efectivas de N:P entre 7:1 y 45:1 en moles) (Suttle y Harrison 1988). En cultivos algales obtenidos a partir del fitoplancton de ambientes naturales, se ha mostrado que la relación entre las velocidades de incorporación de N y P inorgánicos está en relación exponencial con la relación entre las ofertas efectivas (N:P inorgánicos) en el rango 5:1 a 45:1. Diferentes especies de algas que crecen bajo las mismas condiciones difieren en su cinética de captación de nutrientes. Bajo condiciones de limitación por P (N:P altas) predominan las que compiten eficientemente por P, y los buenos competidores por N predominaron bajo condiciones de limitación por N (N:P bajas). A relaciones N:P intermedias ambos tipos de especies fueron igualmente importantes (Suttle y Harrison 1988). Algunos resultados recientes sugieren que en ciertos ambientes acuáticos oligotróficos tanto N como P (como concentraciones efectivas de sus formas inorgánicas) pueden limitar el crecimiento algal (Suttle y Harrison 1988). En ambientes altamente fluctuantes, como los ríos y estuarios, se ha sugerido que tanto N como P pueden actuar alternativamente como nutrientes limitantes (D'Elia et al. 1986, Sakshaug y Olsen 1986). En reiteradas ocasiones se ha sugerido en la literatura que en un ciclo anual el rol de nutriente limitante podría ser ocupado por el N o el P según su relación de ofertas efectiva (N:P inorgánicos).

Entre los intentos de modelar la dinámica poblacional del fitoplancton se incluye el desarrollo de modelos de balance de

masa. La variación neta en la biomasa se calcula como la tasa de crecimiento específica menos las tasas de pérdida por respiración, sedimentación, lavado y predación. La tasa de crecimiento específica se calcula como la fracción de la tasa de crecimiento específica máxima pesada por funciones adimensionales que describen la respuesta de la población algal a las variaciones en temperatura, niveles de energía lumínica y concentraciones de nutrientes (Auer et al. 1986).

$$\mu = \mu_{\max} F(I) F(T) F(N)$$

donde  $\mu$  es la tasa de crecimiento específica y  $\mu_{\max}$  es la tasa de crecimiento específica máxima.  $F(I)$ ,  $F(T)$  y  $F(N)$  son funciones que relacionan el crecimiento de la población algal con la intensidad de luz, la temperatura y las concentraciones de nutrientes, respectivamente. Dos tipos de modelos cinéticos han sido utilizados para modelar  $F(N)$ . Uno de ellos (tipo Monod) relaciona la tasa de crecimiento con la concentración externa del nutriente limitante. El segundo (tipo Droop) reconoce la importancia de la captación en condiciones de gran abundancia de nutrientes y relaciona la tasa de crecimiento con la cantidad de nutriente por célula. Ambos tipos de modelos fueron verificados como aplicables al modelado del fitoplancton de ambientes naturales (Auer et al. 1986).

Los estudios de dinámica de interacción entre los nutrientes y las algas se han desarrollado en su mayoría con monocultivos. Prácticamente todos se han realizado en microcosmos (en laboratorio) y mesocosmos (cerramientos, limnotanques). Es opinión de algunos de sus practicantes que no se puede esperar que tales estudios reproduzcan todos los aspectos del ambiente natural, aunque los consideran como herramientas indispensables para la comprensión de los procesos ecológicos de relevancia para el manejo de ambientes acuáticos (Pritchard y Bourquin 1984, D'Elia et al. 1986). En qué medida sus resultados explican las relaciones entre ofertas de nutrientes y el crecimiento del fitoplancton, en ambientes naturales, es materia de preocupación (Tarapchak y Nalewajko 1986a).

Como ejemplo de la complejidad de los procesos que median entre la carga de nutrientes a un determinado lago y su expresión en la biomasa del fitoplancton, es ejemplificadora la descripción histórica (tendencias de calidad de agua a largo plazo) realizada por Scavia et al. (1986). En el período 1975-84 la disminución de la carga de fósforo al lago Michigan se reflejó en una disminución paulatina del fósforo total (TP) y de la biomasa fitoplanctónica, expresada como clorofila *a* (CHL). Dos desviaciones negativas de la tendencia decreciente, una en 1977 la segunda en 1983-84, aparentemente fueron causadas por variaciones en factores abióticos y bióticos respectivamente. En

1977, una prolongación del período de congelamiento del lago disminuyó la resuspensión del sedimento, lo que causó una disminución de los niveles de TP y una disminución de los de CHL, aumentando así la transparencia del agua. En 1983-84 un apartamiento negativo de la tendencia fue observado para CHL aunque no para TP. Esta disminución de la biomasa fitoplanctónica fue explicada a partir de un aumento de la abundancia de los grandes cladóceros en el zooplancton (*Daphnia* spp.), que poseen un tipo de alimentación menos selectiva y una mayor capacidad de filtración. Este aumento de *Daphnia* spp. fue explicado por una disminución de la abundancia de un pez zooplanctófago, su principal predador. A su vez, la disminución de este último se debería a un aumento en la predación por salmónidos, cuyas poblaciones fueron aumentadas por siembras repetidas e intensivas realizadas en los años anteriores. No es difícil de imaginar el caso inverso, ya reportado en la literatura (Northcote 1988), de una disminución de las respectivas presiones de predación y una desviación positiva de la CHL.

Es mi intención con el ejemplo anterior recalcar la importancia de las escalas espacial y temporal del sistema sobre la expresión de una de sus variables. En uno de los casos, los sucesos ocurridos en 1977, el fitoplancton experimentó una concentración efectiva de fósforo bioasimilable menor que la esperada, si todo hubiera sido igual que en años anteriores; es decir, si los sucesos climáticos excepcionales, para una escala temporal restringida, no hubieran ocurrido. El aumento de la transparencia, con el consiguiente aumento en la radiación disponible para la producción primaria no alcanzó a balancear su disminución por menor disponibilidad de nutrientes. En el segundo caso, el fitoplancton experimentó una concentración efectiva de nutrientes que no se tradujo en una biomasa del fitoplancton equivalente. Para que ello ocurriera así, un efecto de mayor importancia tiene que haber sido, que parte de la producción primaria no se tradujo en acumulación de biomasa en el sistema. La causa de esto, con cierta seguridad, sería el aumento de predación por el zooplancton. En un sistema controlado (micro o mesocosmos) en el cual ciertas fuerzas impulsoras externas, entrada de energía térmica y siembra de peces predadores por encima de los niveles de la capacidad de carga de su presa, no actúan, una determinada carga de P se traduce directamente en una cierta biomasa fitoplanctónica.

La utilización de modelos matemáticos para predecir la respuesta de ecosistemas acuáticos al enriquecimiento por nutrientes tiene sus comienzos en los trabajos de Vollenweider (1968, 1975). El modelo considera al lago como un reactor perfectamente mezclado y en estado estacionario con respecto al balance de nutrientes; predice la concentración de fósforo total en el lago como el promedio pesado de las concentraciones en los afluentes y en las precipitaciones, con una corrección para la sedimentación. La concentración de fósforo total en el lago (TP)

resultaría así:

$$TP = \frac{J \cdot R}{Q} = \frac{L \cdot R \cdot Z_w}{Z_m}$$

siendo J la carga anual de fósforo al lago, Q el caudal de salida por el emisario y por evaporación, y R la proporción de fósforo total que se pierde hacia el sedimento. La formulación original fue posteriormente modificada para incluir diferentes estimadores de los términos del modelo. Diversas modificaciones se realizaron para lograr mejores representaciones de ciertas clases de lagos (Peters 1986). Por ejemplo los lagos poco profundos o con sedimentos anóxicos presentan valores más bajos de R (Nürnberg 1984). Estos modelos alcanzaron relevancia dado el rol que el fósforo juega en los procesos de eutroficación. Esto fue mostrado a partir de estudios comparativos entre lagos.

Otra clase de modelos son los comúnmente denominados "modelos de eutroficación". Son diseñados para simular y predecir la dinámica de la biomasa del fitoplancton (Tarapchak y Nalewajko 1986a, 1986b). Generalmente predicen la biomasa como una función de procesos de primer orden tales como la producción, respiración y sedimentación del fitoplancton, y el estado de nutrientes. Esta clase de modelos ya fue discutida arriba con respecto a la dinámica poblacional del fitoplancton. Una tercera clase de modelos la constituyen los altamente complejos modelos mecanicistas denominados de ecosistema. Están diseñados para sintetizar información sobre los procesos físicos, químicos y biológicos, y para analizar los controles de la estructura y función del ecosistema (Straškraba y Gnauck 1985).

Estos modelos, de acuerdo a la estructura física del sistema, son de complejidad variable. Abarcan desde aquellos en los cuales sus variables de estado no están distribuidas en el espacio ("modelos puntuales"), que en general ignoran los efectos de la dinámica interna del sistema, hasta los que toman en cuenta la heterogeneidad interna del sistema acuático singular, con un número mayor de compartimientos. También se los puede clasificar según la representación funcional del sistema que adoptan. Aquellos en los cuales las variables de estado son concentraciones de diversas formas químicas y bioquímicas de un elemento, constituyen modelos biogeoquímicos. Con mayor propiedad, los modelos ecológicos propiamente dichos, distinguen varios niveles tróficos, y aún varios compartimientos distintos para cada nivel trófico (Chahuneau et al. 1980).

Según Scavia (1979) estos modelos han aportado a la profundización del conocimiento de los procesos físicos y

químicos que controlan la dinámica del plancton y los procesos de regeneración de nutrientes en los grandes lagos de Norteamérica. Sin embargo, se han reportado serios errores por el uso de estos modelos en la predicción en el cambio de estado del lago Ontario (Schindler 1987).

Los modelos fenomenológicos ya fueron discutidos en el Capítulo 2. Sobre su desarrollo y aplicación versa el resto del presente trabajo de tesis.

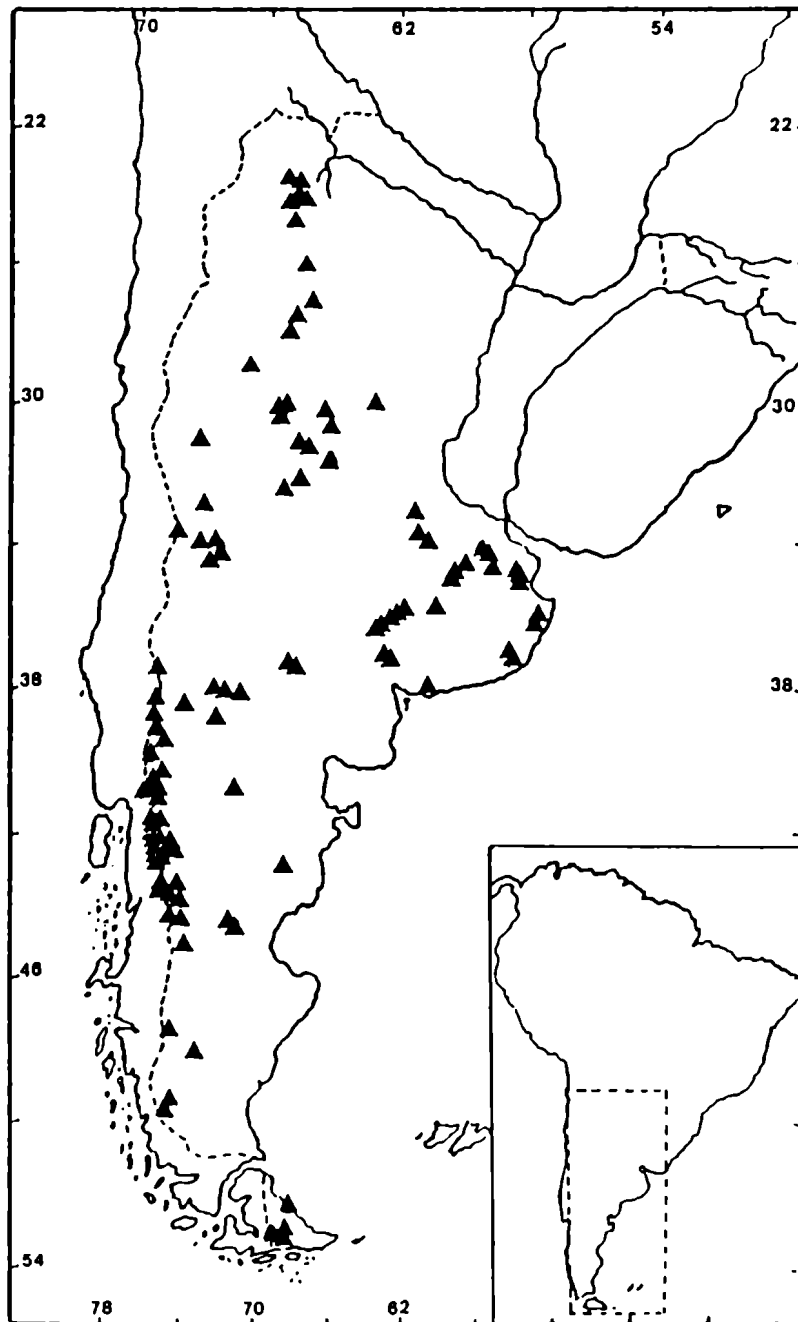
### 3.2. Materiales y Métodos

#### 3.2.1. Lagos y embalses muestreados

Durante los veranos de 1984 a 1987 fueron muestreados, por una única vez, un total de 111 lagos y embalses de Argentina ubicados entre las latitudes 24 y 55 °S y las longitudes 57 y 72 °W (Tabla 1, Fig. 16), cubriendo un amplio rango de características climáticas, morfométricas y edáficas (geología y tipo de suelo de las respectivas cuencas de drenaje). Seis de los mismos, ubicados en la Provincia del Chubut, fueron muestreados estacionalmente durante dos años consecutivos. Ambos muestreos fueron realizados durante el desarrollo de dos proyectos de investigación elaborados y dirigidos por el autor (Quirós 1981, Quirós 1985), y parte de la información obtenida fue publicada con anterioridad (Quirós 1984; Quirós y Drago 1985; Quirós y Cuch 1985; Menu Marque y Marinone 1986; Quirós y Baigún 1986; Quirós et al. 1986; Quirós 1987; Quirós 1988a; Quirós 1988b; Quirós et al. 1988; Quirós 1989). Los muestreos fueron realizados por el Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero y contó con la participación de la Provincia del Chubut.

El conjunto de lagos y embalses es altamente heterogéneo en sus características climáticas, morfométricas, hidrológicas y edáficas. Incluye lagos de origen glacial en los Andes Patagónicos, lagos y embalses de la Planicie Patagónica y la Tierra del Fuego, lagos muy poco profundos (lagunas) de la pampasia, y lagos y embalses de la región árida del centro-oeste y noroeste de Argentina. Este conjunto también incluye un lago de alta montaña, un lago ácido por influencia volcánica y algunos lagos salinos (Tabla 1).

Figura 16. Ubicacion de los 111 lagos y embalses muestreados en el territorio de Argentina.



### 3.2.2. Toma de información

Para los lagos, las estaciones de muestreo limnológico fueron ubicadas en la parte más profunda del mismo, y para los embalses en una estación ubicada entre 500m y 2km aguas arriba de la presa (estación "de integración") dependiendo del tamaño del mismo. En los lagos con morfología tal que más de un "cuenco" pudo identificarse "a priori", fueron muestreadas, en general, dos estaciones. Se pretende así que los muestreos realizados representen la zona pelágica de los lagos y embalses durante el verano.

El área superficial, latitud y elevación fue obtenida a partir de la literatura y de mapas en escalas 1:50000, 1:100000 y 1:250000 (Quirós et al. 1983). La información sobre la morfometría de lagos fue obtenida de la literatura y a partir de sondeos batimétricos en 47 lagos. Los mismos fueron realizados con una ecosonda SIMRAD Skipper 411 y sonda escandallo (Quirós 1988c). Para la mayoría de los embalses la profundidad media fue estimada a partir de las curvas de nivel previo al embalsado (Quirós et al. 1983). Para 8 lagos, la profundidad media fue estimada a partir de regresiones de profundidad media versus área superficial para lagos situados en la misma región, y a partir de relaciones entre la profundidad media y la profundidad máxima obtenida en los muestreos (Quirós 1988b; Quirós información no publicada). La temperatura media anual del aire, el período libre de heladas y las precipitaciones medias anuales fueron obtenidas a partir de información proporcionada por el Servicio Meteorológico Nacional y recopilada en Quirós et al. (1983). El tiempo de permanencia del agua en 51 ambientes fue obtenido de la literatura o calculado a partir de información proporcionada por la empresa Agua y Energía Eléctrica (Quirós et al. 1983).

En cada uno de los ambientes muestreados se realizaron perfiles de temperatura, oxígeno disuelto, conductividad eléctrica, pH y alcalinidad total. Hasta los 25 m de profundidad se usó una sonda Hydrolab Surveyor. Las muestras de agua, entre superficie y fondo, fueron tomadas con una botella plástica tipo Friedinger (Golterman et al. 1978).

La transparencia del agua fue obtenida con un disco de Secchi de 25 cm de diámetro, blanco y negro por cuartos. El color real fue determinado por comparación colorimétrica en el campo, en la escala del platino-cobalto (APHA 1975), y sobre agua filtrada a través de filtros Millipore de 0.45  $\mu$ m de poro, equipo Merck Aquaquant 14421. Sobre las muestras tomadas distintas profundidades se realizaron, en el campo, las siguientes determinaciones: conductividad eléctrica a 20 oC, con conductímetro portátil Antares II, calibrado "in situ" con soluciones de KCl en el rango de medición.

Tabla 1. Características morfométricas, climáticas, lumínicas, niveles de nutrientes y de pigmentos fotosintéticos en 111 lagos y embalses de Argentina. Ver definición de variables y de unidades utilizadas en Tabla 2.

	A	ZMEAN	LAT	ALT	SDL	TEMP	TA	K20
1 El Nihuil	96.00	4.00	35.70	1325.00	5.80	11.00	0.69	1030.00
2 Valle Grande	5.10	33.00	34.80	814.00	4.90	13.00	0.78	1330.00
3 Los Reyunos	7.50	33.30	34.65	991.00	4.00	13.00	1.26	1080.00
4 Agua del Toro	10.50	36.20	34.62	1339.00	4.90	12.00	1.28	900.00
5 El Diamante	13.40	38.60	34.17	3250.00	4.90	3.00	1.06	370.00
6 El Carrizal	32.00	12.20	33.33	790.00	1.90	15.00	1.32	1100.00
7 Ullum	32.00	14.00	31.53	768.00	1.27	17.30	1.67	440.00
8 La Florida	7.00	15.00	33.18	1032.00	3.20	16.00	1.20	137.00
9 San Felipe	15.40	7.10	32.78	843.00	0.90	16.50	2.21	320.00
10 La Vina	10.50	23.00	31.85	846.00	2.20	16.90	1.05	142.00
11 Rio Tercero	54.30	13.50	32.22	661.00	2.50	16.70	1.40	153.00
12 Los Molinos	24.50	16.30	31.83	770.00	2.30	16.00	0.84	80.00
13 San Roque	24.80	14.10	31.42	640.00	2.40	17.00	1.14	148.00
14 Cruz del Eje	13.50	9.50	30.77	500.00	1.10	19.30	2.20	270.00
15 Anzulon	5.50	4.90	30.88	575.00	0.28	19.00	8.80	2650.00
16 El Saladillo	4.80	3.00	31.00	600.00	0.30	19.00	3.11	8500.00
17 Portezuelo	2.50	3.30	30.67	750.00	0.80	18.00	6.13	3200.00
18 Los Sauces	1.50	8.10	29.42	847.00	0.70	20.40	3.28	580.00
19 Las Pirquitas	2.80	26.80	28.33	759.00	0.78	20.00	1.86	200.00
20 Guampa	2.20	10.00	27.95	516.00	0.90	20.00	2.31	230.00
21 El Cadillal	13.50	22.20	26.62	611.00	0.45	18.00	2.21	470.00
22 La Cienaga	2.80	9.30	24.47	1212.00	1.00	17.50	1.43	160.00
23 Las Maderas	9.60	31.30	24.45	1185.00	1.40	18.00	1.39	158.00
24 El Rodeo	0.09	3.60	24.12	1446.00	0.85	16.00	0.79	90.00
25 Comedero	0.12	4.00	24.12	1446.00	1.20	16.00	0.92	100.00
26 Cabra Corral	115.00	27.00	25.30	1037.00	2.10	17.00	2.06	360.00
27 Campo Alegre	3.20	14.40	24.63	1200.00	1.20	19.00	0.77	95.00
28 Rio Hondo	330.00	5.30	27.50	275.00	0.40	20.00	2.44	495.00
29 Mar Chiquita	1984.00	7.30	30.70	69.00	1.10	18.50	4.25	41000.00
30 Salada Grande	48.10	2.00	36.92	2.00	4.60	14.50	4.07	3100.00
31 Los Horcones	2.00	1.30	37.00	5.00	0.65	14.50	10.26	7000.00
32 Chascomus	28.70	1.50	35.60	7.00	0.15	16.50	5.05	710.00
33 Lobos	7.50	1.20	35.27	20.00	0.25	16.00	7.21	1850.00
34 Navarro	2.10	0.70	35.05	30.00	0.17	16.30	8.56	1250.00
35 Monte	6.40	1.40	35.45	20.00	0.70	16.00	5.25	720.00
36 Las Mulitas	1.40	1.50	35.43	40.00	0.65	15.50	10.37	1250.00
37 Las Chilcas	10.00	1.50	35.78	55.00	1.05	15.50	10.15	2050.00
38 Indio Muerto	6.30	1.60	35.45	35.00	1.00	16.00	10.48	2700.00
39 La Tablilla	12.90	1.10	35.80	9.00	2.10	16.00	6.07	1250.00
40 Carpincho	4.40	1.20	34.58	70.00	0.60	15.80	18.20	4200.00
41 Gomez	36.60	1.10	34.63	75.00	0.18	15.80	23.97	6900.00
42 Melincue	48.20	3.20	33.72	97.00	0.15	16.50	47.50	6700.00
43 Dulce	49.00	3.80	38.05	230.00	1.10	15.00	1.77	6100.00
44 Urrelauquen	62.90	1.60	38.08	230.00	0.83	15.00	1.65	4500.00
45 Del Monte	80.10	5.20	37.00	100.00	0.50	15.00	15.90	9200.00



Tabla 1. (cont.)

	A	ZMEAN	LAT	ALT	SDL	TEMP	TA	K20
46 Cochico	36.60	1.90	36.92	103.00	0.45	15.00	9.43	1550.00
47 Alsina	25.70	1.10	36.88	105.00	0.30	15.00	7.14	1150.00
48 Epecuen	45.00	4.0000	37.	95.00	0.20	15.00	36.70	2140000.
49 La Dulce	2.50	2.70	37.08	98.00	0.25	15.00	23.72	16000.00
50 Del Venado	25.30	3.80	37.08	97.00	0.28	15.00	25.15	19200.00
51 Pigue	6.40	2.50	38.05	250.00	0.33	14.00	16.30	1850.00
52 Saavedra	4.50	2.70	38.03	253.00	0.52	14.00	5.23	560.00
53 Sauce Grande	18.20	2.10	38.95	11.00	0.35	14.50	4.81	660.00
54 Blanca Grande	4.10	1.50	36.47	100.00	0.20	15.00	6.08	950.00
55 La Brava	4.30	3.40	37.88	70.00	1.40	14.00	5.19	520.00
56 Los Padres	2.90	2.70	37.87	50.00	2.90	13.80	4.65	560.00
57 La Limpia	5.60	1.90	35.62	10.00	0.15	16.50	9.14	1320.00
58 Agrio	9.70	50.80	37.88	1650.00	9.00	6.00	0.00	1950.00
59 Pellegrini	100.70	9.40	38.41	270.00	2.00	14.50	1.84	3200.00
60 Mari Menuco	174.00	79.40	38.58	421.00	8.50	13.00	1.08	190.00
61 Los Barreales	411.00	68.30	38.53	422.00	2.10	13.00	1.04	190.00
62 Blanca	17.00	8.40	39.05	1230.00	5.50	10.00	8.62	780.00
63 Alumine	57.00	69.40	38.92	1125.00	13.30	4.00	0.25	30.00
64 Ramos Mexia	816.00	24.70	39.42	381.00	4.00	12.00	0.58	80.00
65 Norquinco	5.40	41.90	39.15	1025.00	7.80	3.00	0.35	34.00
66 Quillen	23.00	59.00	39.42	975.00	16.50	4.00	0.26	27.00
67 Huechulafquen	78.20	142.40	39.77	875.00	7.50	5.00	0.32	39.00
68 Lacar	49.00	166.00	40.17	625.00	14.50	5.00	0.49	48.00
69 Nahuel Huapi	557.00	157.00	40.88	764.00	12.50	5.00	0.22	30.00
70 Ne Luan	0.60	6.40	41.48	1000.00	0.60	9.60	3.31	370.00
71 Gutierrez	16.40	79.70	41.20	750.00	10.50	5.00	0.49	52.00
72 Mascardi	39.20	111.00	41.30	750.00	9.50	5.00	0.26	37.00
73 Guillermo	5.40	61.30	41.38	826.00	11.00	5.00	0.35	46.00
74 Steffen	6.30	46.70	41.52	525.00	13.00	6.00	0.33	40.00
75 Las Chultas	0.60	11.40	42.17	585.00	9.00	7.00	0.71	74.00
76 Epuen	17.40	92.40	42.17	250.00	19.00	5.00	0.47	50.00
77 Puelo	44.00	111.40	42.17	150.00	7.00	5.00	0.30	36.00
78 Lezana	7.50	36.00	42.45	750.00	16.00	6.00	0.79	72.00
79 Rivadavia	21.70	103.70	42.57	527.00	11.50	5.00	0.35	45.00
80 Esquel	2.80	2.10	42.88	650.00	2.80	8.00	1.67	164.00
81 Verde	1.40	18.30	42.72	520.00	11.00	5.00	0.37	43.00
82 Fl. Ameghino	65.00	24.60	44.10	169.00	2.20	11.00	1.75	216.00
83 Futalaufquen	44.60	101.10	42.83	518.00	14.00	5.00	0.28	38.00
84 Largo	2.80	19.50	42.90	800.00	13.50	5.00	0.61	51.00
85 Amutui Quimei	86.70	64.70	42.88	502.00	10.50	5.00	0.26	38.00
86 Cronometro	5.80	4.40	43.25	850.00	1.20	8.00	3.07	244.00
87 Rosario	14.50	24.90	43.25	650.00	5.90	8.00	1.16	116.00
88 Musters	414.00	20.00	45.37	275.00	1.20	10.90	3.71	446.00
89 Colhue Huapi	810.00	2.00	45.50	265.00	0.07	10.90	10.35	1306.00
90 Brecham	0.30	3.30	42.90	480.00	1.50	8.00	1.08	105.00

Tabla 1. (cont.)

	A	ZMEAN	LAT	ALT	SDL	TEMP	TA	K20
91 Zeta	0.80	5.90	42.88	850.00	3.60	8.00	2.40	229.00
92 Blanco	31.70	0.70	45.90	550.00	0.03	5.00	34.90	3997.00
93 Fontana	81.50	79.00	44.93	930.00	14.50	5.00	0.25	25.00
94 La Plata	76.00	97.00	44.87	940.00	12.60	5.00	0.18	20.00
95 Pico 1	12.00	41.00	44.25	550.00	12.90	5.00	0.41	47.00
96 Pico 3	4.50	3.80	44.20	550.00	3.15	5.00	0.41	43.00
97 Pico 4	5.30	6.80	44.27	550.00	12.00	5.00	0.29	29.00
98 Los Ninos	0.70	4.30	44.02	900.00	12.00	7.00	0.39	39.00
99 Quichaura	2.50	3.40	43.55	900.00	5.00	7.50	7.05	1281.00
100 Willimanco	0.60	6.40	42.88	700.00	4.00	8.00	2.21	572.00
101 Los Mosquitos	4.60	6.10	42.50	500.00	0.90	7.00	0.94	92.00
102 Cholila	17.50	48.50	42.47	540.00	11.50	5.00	0.31	41.00
103 Terraplen	2.70	3.50	42.98	750.00	1.10	6.00	0.82	79.00
104 Posadas	45.30	31.20	47.50	112.00	1.90	7.00	2.08	208.00
105 Cardiel	460.00	49.10	48.95	275.00	1.90	7.50	20.10	3580.00
106 Roca	6.40	22.40	50.53	200.00	4.20	5.50	0.46	52.00
107 San Luis	6.00	1.10	53.92	15.00	0.28	5.40	3.07	490.00
108 Yehuín	43.50	42.70	54.37	241.00	13.80	5.50	1.09	165.00
109 Fagnano	580.00	80.70	54.57	140.00	11.50	5.50	0.48	74.00
110 Escondido	7.00	38.00	54.65	142.00	8.30	5.50	0.62	91.00
111 Argentino	1466.00	150.00	50.25	187.00	1.10	6.00	0.26	33.00

Tabla 1. Características morfológicas, climáticas, lumínicas, niveles de nutrientes y de pigmentos fotosintéticos en 111 lagos y embalses de Argentina. Ver definición de variables y unidades utilizadas en Tabla 2. (cont)

	TP	TON	CHL	TN/TP	A/A	C/C
1 El Nihuil	17.50	29.00	1.30	66.00	0.07	2.68
2 Valle Grande	8.50	14.00	1.16	82.00	0.06	1.83
3 Los Reyunos	8.50	21.00	1.45	106.00	0.14	2.05
4 Agua del Toro	5.10	13.00	1.11	128.00	0.16	1.97
5 El Diamante	10.50	22.00	0.67	89.00	0.31	4.65
6 El Carrizal	12.50	22.00	4.79	74.00	0.13	3.65
7 Ullum	17.00	20.00	0.93	60.00	0.49	2.57
8 La Florida	14.50	23.00	3.79	66.00	3.69	3.06
9 San Felipe	40.50	76.00	50.75	64.00	1.21	1.62
10 La Vina	25.00	37.00	6.65	56.00	2.51	1.41
11 Rio Tercero	24.00	36.00	18.54	57.00	5.00	2.52
12 Los Molinos	26.00	29.00	14.10	44.00	6.77	3.12
13 San Roque	28.00	45.00	9.04	59.00	3.08	2.27
14 Cruz del Eje	22.00	27.00	5.60	48.00	4.02	1.86
15 Anzulon	477.00	75.00	4.00	6.00	0.60	0.19
16 El Saladillo	320.00	352.00	218.10	35.00	0.04	0.19
17 Portezuelo	79.00	125.00	25.10	59.00	0.33	0.18
18 Los Sauces	86.00	59.00	37.40	24.00	1.27	0.72
19 Las Pirquitas	44.00	49.00	15.40	40.00	4.87	1.99
20 Sumampa	54.00	61.00	24.60	40.00	9.83	2.31
21 El Cadillal	59.00	35.00	3.75	28.00	1.15	1.63
22 La Cienaga	25.00	45.00	7.35	66.00	3.84	8.05
23 Las Maderas	23.00	35.00	13.30	58.00	4.87	5.96
24 El Rodeo	15.00	63.00	15.40	147.00	7.69	5.76
25 Comedero	18.00	36.00	22.50	76.00	4.90	8.67
26 Cabra Corral	16.00	37.00	7.10	87.00	1.89	1.75
27 Campo Alegre	58.00	62.00	23.70	37.00	2.69	7.07
28 Rio Hondo	322.00	61.00	10.35	7.00	1.04	1.40
29 Mar Chiquita	85.50	204.00	38.50	78.00	0.01	0.08
30 Salada Grande	53.00	161.00	1.58	113.00	0.16	0.25
31 Los Horcones	264.00	233.00	15.66	33.00	0.08	0.30
32 Chascomus	230.00	168.00	57.30	27.00	1.67	0.31
33 Lobos	285.00	359.00	166.20	47.00	0.48	0.29
34 Navarro	350.00	434.00	112.70	46.00	1.45	0.27
35 Monte	245.00	165.00	40.60	25.00	1.82	0.33
36 Las Mulitas	102.00	283.00	24.06	103.00	2.12	0.20
37 Las Chilcas	81.00	220.00	13.50	101.00	0.81	0.22
38 Indio Muerto	119.00	192.00	12.60	60.00	0.62	0.22
39 La Tablilla	23.00	92.00	2.03	145.00	0.67	0.21
40 Carpincho	1288.00	299.00	82.40	9.00	0.63	0.10
41 Gomez	1250.00	762.00	405.30	23.00	0.43	0.05
42 Melincue	7912.00	240.00	5.71	1.00	1.42	0.01
43 Dulce	25.00	78.00	12.80	116.00	0.03	1.01
44 Urrelauquen	38.00	58.00	7.60	70.00	0.03	0.92
45 Del Monte	157.00	300.00	89.00	71.00	0.21	0.05

Tabla 1. (cont.)

	TP	TON	CHL	TN/TP	A/A	C/C
46 Cochico	181.00	281.00	98.20	58.00	0.98	0.15
47 Alsina	207.00	292.00	120.80	52.00	1.35	0.21
48 Epecuen	1608.00	316.00	55.40	7.00	0.03	0.00
49 La Dulce	398.00	363.00	115.10	34.00	0.13	0.03
50 Del Venado	456.00	339.00	153.40	28.00	0.12	0.03
51 Pigue	127.00	278.00	46.70	81.00	1.98	0.12
52 Saavedra	72.00	117.00	23.80	60.00	3.14	0.26
53 Sauce Grande	246.00	136.00	37.90	21.00	1.48	0.48
54 Blanca Grande	250.00	185.00	67.40	27.00	1.06	0.21
55 La Brava	188.00	79.00	7.87	16.00	3.96	0.26
56 Los Padres	124.00	73.00	3.34	22.00	2.85	0.25
57 La Limpia	1137.00	173.00	8.57	6.00	1.46	0.06
58 Agrio	238.00	21.00	0.61	3.30	0.00	3.02
59 Pellegrini	23.50	45.00	14.07	71.30	0.06	0.30
60 Mari Menuco	3.50	6.00	0.66	63.70	1.18	2.22
61 Los Barreales	8.50	12.00	1.73	52.60	1.38	3.32
62 Blanca	102.00	115.00	1.43	42.00	6.27	0.67
63 Alumine	2.50	14.00	0.31	208.30	7.94	4.39
64 Ramos Mexia	9.00	15.00	2.16	62.00	2.87	3.25
65 Norquinco	4.50	17.00	0.43	140.50	9.68	4.14
66 Quillen	3.00	6.00	0.29	74.40	7.92	3.26
67 Huechulafquen	13.50	14.00	0.74	38.50	3.13	2.11
68 Lacar	3.50	21.00	0.37	223.20	10.43	2.87
69 Nahuel Huapi	3.80	15.00	0.41	146.90	5.57	3.67
70 Ne Luan	68.00	48.00	23.75	26.30	2.77	1.78
71 Gutierrez	2.00	14.00	0.39	260.40	7.88	6.81
72 Mascardi	3.30	9.00	0.22	101.40	10.18	5.58
73 Guillelmo	4.00	14.00	0.55	130.20	8.15	4.28
74 Steffen	3.00	13.00	0.21	161.20	4.26	3.39
75 Las Chultas	9.00	29.00	0.69	119.90	15.43	15.97
76 Epuyen	1.00	9.00	0.16	334.80	5.85	4.65
77 Puelo	2.50	9.00	0.23	133.90	5.99	6.91
78 Lezana	4.00	20.00	0.74	186.00	16.33	1.96
79 Rivadavia	2.50	17.00	0.35	253.00	4.33	3.91
80 Esquel	74.00	72.00	4.13	35.00	10.53	3.70
81 Verde	4.00	23.00	0.68	214.00	4.76	5.51
82 Fl. Ameghino	43.40	41.00	2.17	63.40	3.98	1.33
83 Futalaufquen	2.00	13.00	0.50	241.80	3.18	3.39
84 Largo	6.70	21.00	0.49	116.60	5.98	1.32
85 Aautui Guimei	3.00	22.00	0.68	272.80	3.74	5.51
86 Cronometro	294.00	120.00	9.56	15.20	11.81	2.76
87 Rosario	20.20	33.00	1.69	76.60	24.13	5.40
88 Musters	29.80	52.00	7.09	65.90	4.20	0.71
89 Colhue Huapi	608.00	127.00	17.00	7.50	1.68	0.26
90 Brecham	42.80	45.00	12.00	39.10	25.71	2.22

Tabla 1. (cont.)

	TP	TON	CHL	TN/TP	A/A	C/C
91 Zeta	91.80	63.00	6.60	25.50	26.56	2.23
92 Bianco	1550.00	411.00	77.80	8.00	3.67	0.15
93 Fontana	5.50	20.00	0.28	126.00	7.81	1.36
94 La Plata	5.50	20.00	0.26	126.00	4.86	1.13
95 Pico 1	8.50	28.00	0.92	133.00	8.04	3.02
96 Pico 3	33.00	41.00	2.83	47.00	6.31	1.07
97 Pico 4	8.50	24.00	1.81	119.00	13.81	1.41
98 Los Ninos	5.50	22.00	0.47	133.00	19.50	0.98
99 Quichaura	38.00	83.00	1.10	75.00	1.62	0.38
100 Willimanco	25.00	38.00	7.16	58.00	1.13	3.79
101 Los Mosquitos	29.50	61.00	54.10	76.00	12.37	3.98
102 Cholila	8.50	17.00	0.33	93.00	6.74	10.94
103 Terraplen	29.50	69.00	20.10	81.00	15.47	1.86
104 Posadas	6.00	5.00	0.87	31.00	4.90	2.42
105 Cardiel	276.00	31.00	0.43	4.00	0.73	0.05
106 Roca	6.00	5.00	1.72	31.00	4.08	7.25
107 San Luis	158.00	213.00	41.80	50.00	0.96	0.84
108 Yehuin	3.00	14.00	0.35	174.00	1.91	2.30
109 Fagnano	2.00	11.00	0.49	205.00	1.81	2.70
110 Escondido	4.00	11.00	1.23	102.00	1.60	5.24
111 Argentino	3.00	10.00	0.30	124.00	1.40	6.20

- pH y alcalinidad, con analizador de iones ORION 407 y electrodo de vidrio, titulación potenciométrica según Golterman et al. (1978).
- turbidez, con sonda HORIBA, modelo U7, calibrada "in situ", en NTU (APHA 1975).
- oxígeno disuelto con analizador de iones ORION 407 y electrodo específico ORION 97-08, controlado por el método de Winkler, modificación de la ácida sódica según APHA (1975).
- dureza total con test Merck, modelo Aquamerck 8039.

Muestras superficiales, obtenidas a 0.5 m de profundidad, fueron trasladadas al laboratorio de campaña para su acondicionamiento y filtración.

- Una alícuota de un litro fue conservada a 1-4 oC para la determinación de los iones mayores.
- Una alícuota de un litro, con el agregado de 0.8 ml de H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> conc., fue conservada a 1-4 oC para la posterior determinación de nutrientes totales.
- Una alícuota de uno o dos litros fue filtrada a través de filtro de membrana Millipore de 0.45 µm de diámetro y conservada a 1-4 oC para la determinación del total de sólidos disueltos.

Las muestras fueron conservadas en un "freezer" portátil por un lapso no mayor de 20 días, transcurrido el cual fueron enviadas al laboratorio para su análisis.

- Para la determinación de pigmentos fotosintéticos, se filtraron entre 0.5 y 5 litros a través de filtros de fibra de vidrio Whatman GF/C con MgCO<sub>3</sub> para evitar la acidificación. Fueron conservados en la oscuridad a 1-4 oC, bajo sustancia desecante, por un lapso no mayor 20 días hasta su extracción.

### 3.2.3. Determinación de pigmentos fotosintéticos, nutrientes totales y sólidos disueltos.

La acetona 90% es uno de los solventes más ampliamente utilizados para la extracción de pigmentos fotosintéticos y su posterior determinación espectrofotométrica (Golterman et al. 1978), en particular para las comunidades fitoplanctónicas. Su ventaja principal es que se posee información de mayor calidad relativa sobre las propiedades espectrales de los pigmentos clorofíticos (Vernon 1960). Sin embargo, en los últimos años ha acumulado evidencia sobre deficiencias en su capacidad de extracción, especialmente para poblaciones algales naturales (Shoaf y Lium 1976; Stauffer et al. 1979).

Tanto la clorofila a como su principal producto de degradación, la feofitina a, tienen sus máximos de absorción cerca de los 665 nm (664 y 666 nm respectivamente en acetona 90%). El corrimiento en la absorbancia a 665 nm, producido por acidificación, se usa para calcular la cantidad de clorofila a presente en la muestra original, esto último parece no ser válido para solventes tales como metanol o etanol con superior capacidad de extracción (Marker y Jinks, 1982). Por lo anterior se optó por utilizar una mezcla 1:1 de acetona 90% y dimetilsulfóxido reportada como de superior capacidad de extracción que la acetona 90% y con propiedades espectrales (coeficiente de absorción) similares a la misma (Shoaf y Lium 1976; Stauffer et al. 1979), especialmente con las algas verdes (Clorophyceae).

Los filtros fueron colocados en 40 cm<sup>3</sup> de solvente, acetona 90% y dimetilsulfóxido (1:1), previamente neutralizado con dietilamina (1 ml/litro solvente) y enfriado, y permanecieron en la oscuridad a 5 °C por unas 24 hs. Se agitaron y se los dejó por otras 24 horas en las mismas condiciones hasta su lectura a temperatura ambiente. Las lecturas se realizaron a 665 y 750 nm en celdas de 50 mm de paso óptico. Posteriormente, se acidificó con HCl 4 M (0.1 ml/10 ml) y se volvieron a leer a 665 y 750 nm.

Las concentraciones de clorofila equivalente (pigmentos totales), clorofila a y feopigmentos fueron calculadas según Golterman et al. (1978).

El fósforo total (TP) se determinó, previa digestión de la materia orgánica con persulfato de potasio, por el método del ácido ascórbico corregido por turbidez (APHA 1975).

El nitrógeno orgánico total (TON) fue determinado por el método de Kjeldahl (micro) según Golterman et al. (1978). El amonio resultante de la digestión se determinó con electrodo

específico ORION 95-10 en las regiones patagónica y pampásica, y con el método del fenol-hipoclorito en las regiones centro-oeste y noroeste.

La concentración de nitratos fue determinada con un electrodo ORION D7 93-07 y la de nitritos por el método de diazotación (APHA 1975) sólo para las regiones centro-oeste, noroeste y patagónica, con excepción de Santa Cruz y Tierra del Fuego. Para estas últimas, y la región pampásica, la concentración de nitritos y nitratos fue estimada como el 20% del nitrógeno orgánico total (Quiros 1988a).

El carbono orgánico total (TOC) se determinó como demanda química de oxígeno a la oxidación por dicromato (Maciolek 1962) y espectrofotometría, según Golterman et al. (1978).

El total de sólidos disueltos se determinó por evaporación a 105 °C hasta peso constante, de la muestra filtrada a través de filtro de 0.45 µ de poro. Posteriormente se determinaron a 180 °C y a 550 °C previa calcinación.

Las concentraciones de carbonato y bicarbonato se determinaron según Golterman et al. (1978) por titulación con ácido. Las concentraciones de sulfato y cloruro se determinaron según APHA (1975), las de calcio y magnesio por titulación con sustancias complejantes (EDTA, Golterman et al. 1978). Las concentraciones de sodio y potasio se determinaron por espectrofotometría de llama (APHA 1975). Las determinaciones de los iones mayores fue realizada por el laboratorio de la Provincia del Chubut con excepción de los ambientes de la Provincia de Santa Cruz y el Territorio de Tierra del Fuego.

#### 3.2.4. Conformación de la base de datos para N=111.

Las variables, simples y compuestas, utilizadas en el total de los análisis realizados se presentan en la Tabla 2.

Las concentraciones de nitratos y nitritos sólo fueron utilizadas para el cálculo del nitrógeno total (TN) a ser utilizado en la relación TN/TP.

Las variables que en los análisis preliminares no mostraron relaciones significativas con CHL o con los residuos de las regresiones entre CHL y los niveles de nutrientes, tales como la composición genérica del fitoplancton o la composición específica



Tabla 2. Total de variables analizadas.

variable	descripción	unidades
CHL	clorofila total	mg.m <sup>-3</sup>
CHLa	clorofila a	mg.m <sup>-3</sup>
TP	fósforo total	mg.m <sup>-3</sup>
TON	nitrógeno orgánico total	µM
TOC	carbono orgánico total	mg.m <sup>-3</sup>
TN/TP	relación entre TN y TP	(relación molar)
SDL	lectura del disco de Secchi	m
TURB	turbidez	NTU
CHL <sup>^</sup> /CHL	indicador del apartamiento de la regresión CHL versus SDL, para lagos sin interferencias de turbidez no algal o color.	-
A	área superficial	km <sup>2</sup>
ZMEAN	profundidad media	m
VOL	volumen	hm <sup>3</sup>
Tw	tiempo medio de permanencia del agua	año
PPN	precipitación media anual	mm
TEMP	temperatura media anual del aire	C
Ts	temperatura superficial durante el muestreo	C
Tb	temperatura de fondo durante el muestreo	C
FFP	período libre de heladas	día
LAT	latitud	oS
ALT	altitud	m
DOs	concentración de oxígeno disuelto en superficie durante el muestreo	mg.l <sup>-1</sup>

Tabla 2. cont.

variable	descripción	unidades
DOb	concentración de oxígeno disuelto en la interfase agua-sedimento	mg.L-1
COLOR	color real del agua	Hazen
K20	conductividad eléctrica a 20oC	$\mu$ S.cm-1
TDS	total de sólidos disueltos (105oC)	mg.L-1
TA	alcalinidad total	meq.L-1
HARD	dureza total	meq.L-1
pH	$-\log [H^+]$	-
(CO3=)	concentración de carbonato	meq.L-1
(HCO3-)	concentración de bicarbonato	meq.L-1
(Cl-)	concentración de cloruro	meq.L-1
(SO4=)	concentración de sulfato	meq.L-1
(Ca+2)	concentración de calcio	meq.L-1
(Mg+2)	concentración de magnesio	meq.L-1
(Na+)	concentración de sodio	meq.L-1
(K+)	concentración de potasio	meq.L-1
A/A	$(CO3=) + (HCO3-) / (Cl-) + (SO4=)$	
C/C	$(Ca+2) + (Mg+2) / (Na+) + (K+)$	
CPUE	captura total de peces	kg/batería.noche
CPUEA	captura de aterínidos	kg/batería.noche
%ATE	CPUEA/CPUE	
MAZOOA	abundancia del macrozooplancton	ind.L-1
MIZOOA	abundancia del microzooplancton	ind.L-1

Tabla 2. cont.

variable	descripción	unidades
MAZOOB	biomasa del macrozooplancton (peso seco)	$\mu\text{g.L}^{-1}$
MIZOOB	biomasa del microzooplancton (peso seco)	$\mu\text{g.L}^{-1}$
MASI	MAZOOB/MAZOOA	$\mu\text{g/ind.}$
MISI	MIZOOB/MIZOOA	$\mu\text{g/ind.}$
FITO	abundancia del fitoplancton	$\text{ind.L}^{-1}$
CYANO	abundancia de Cyanophyceae	$\text{ind.L}^{-1}$
CHLORO	abundancia de Chlorophyceae	$\text{ind.L}^{-1}$
BACI	abundancia de Bacillariophyceae	$\text{ind.L}^{-1}$
CHRYSO	abundancia de Chrysophyceae	$\text{ind.L}^{-1}$
EUGL	abundancia de Euglenophyceae	$\text{ind.L}^{-1}$
XANTHO	abundancia de Xanthophyceae	$\text{ind.L}^{-1}$
DINO	abundancia de Dinophyceae	$\text{ind.L}^{-1}$

de la captura de peces (Quirós et al. 1988) no fueron incluidas en el presente trabajo. Aquellas variables que presentan evidentes relaciones significativas con CHL tal como la abundancia total del fitoplancton o las de las clases algales más abundantes sólo fueron incluidas con el fin de analizar su grado de relación, y las posibles causas de ella, sin entrar en un estudio de las determinantes ambientales de la composición del fitoplancton (Egüés en preparación).

Como estimador de la turbidez de carácter inorgánico y del color real del agua, limitantes de la producción primaria por efecto de disminuir la transparencia del agua, se utilizó el cociente entre la concentración de clorofila estimada a partir de la regresión de CHL en SDL ( $CHL^{\wedge}$ ) para un conjunto de lagos sin niveles apreciables de turbidez inorgánica, con TN/TP  $\leq 35$ , profundidad media mayor que la lectura del disco de Secchi ( $ZMEAN > SDL$ ) y con color real del agua menor a 100 Hazen, y la concentración efectivamente medida en el lago (CHL).

Como indicador de la estructura de la comunidad de peces (composición en especies) fue utilizada la variable definida como la relación entre la biomasa de peces de la familia Atherinidae y la biomasa total de peces,  $\%ATE = CPUEA / CPUE$  (Quirós, 1989). Como indicadores de la estructura de tamaños de la comunidad zooplanctónica, se definieron dos nuevas variables, MASI y MISI, como relación entre la biomasa y la respectiva abundancia (Quirós 1988c). Se pretende que estas variables son correlatos del tamaño medio del macro y microzooplancton respectivamente, en los lagos y embalses muestreados. En rigor, representan el peso individual medio del macro y microzooplancton expresado como  $\mu g$  de peso seco por individuo (Quirós 1988c).

La información limnológica correspondiente a los seis lagos de la Provincia del Chubut corresponde a Scapini et al. (información no publicada), la información sobre abundancia y biomasa del micro (rotíferos y nauplii) y macrozooplancton (copepoditos, copépodos adultos y cladóceros) a Menu Marque y Marinone (información no publicada), y la abundancia y composición genérica del fitoplancton a Egüés (información no publicada), a quienes se reitera el agradecimiento por la autorización para el uso de la misma en los análisis realizados.

### 3.2.5. Análisis de la información.

La base total de datos es sumamente heterogénea en lo que respecta a sus características morfométricas, climáticas, edáficas e hidrológicas. La homogeneización paulatina de la misma se realizó acotando los rangos de variación de las distintas

variables según diferentes procesos de "tamizado de datos". Sólo una de las distintas rutas de tamizado probadas, es la que se presenta en la Tabla 3. En ningún caso se utilizaron métodos estadísticos para tamizado de datos o métodos que pesen distintamente los ambientes acuáticos considerados.

El análisis exploratorio de la base de datos fue realizado con el paquete estadístico Number Cruncher Statistical System (NCSS) para IBM PC-XT (Hintze 1985).

Con el objeto de disminuir la dispersión de los datos de la variable independiente (CHL), y estabilizar y normalizar su varianza, esta fue transformada logarítmicamente. Las variables independientes también fueron log-transformadas en orden de linealizar las relaciones y de reducir el efecto desproporcionado de los, en general, pocos ambientes con valores muy altos de las mismas (Weisberg 1980; Peters 1986). Salvo que se indique lo contrario fueron utilizados logaritmos en escala natural (loge). En todos los casos se estudió la distribución de cada una de las variables previo y posterior a la transformación. En el caso de las variables TEMP, FFF, DOs, DOb, Ts, Tb, LAT y CHL<sup>2</sup>/CHL no fue necesaria su transformación, y así fueron utilizadas en los análisis realizados, salvo que explícitamente se indique lo contrario.

Debido a la alta interrelación de las variables en la base de datos, se optó por el uso de diversas estrategias de análisis de datos, a saber:

- a) análisis de correlación y regresión simple, con paulatina homogeneización de la base de datos.
- b) ordenación por métodos multivariados.
- c) regresión múltiple por métodos "stepwise", de considerar todos los modelos posibles, y por forzamiento de entrada de variables. Se utilizaron también procesos de homogeneización paulatina de la base de datos.
- d) considerando subconjuntos según una o más variables y según distintos niveles de homogeneidad.

Los análisis de correlación y de correlación parcial realizaron según Steel y Torrie (1980). Los análisis de regresión, simple y múltiple, incluyendo los análisis de residuos, siguen a Weisberg (1980) y Draper y Smith (1981). La aplicación del test generalizado de F para el análisis de la covarianza (ANCOVA) sigue a Weisberg (1980), y Dixon y Masar (1965).

Tabla 3. Homogeinización paulatina de la base de datos. Nombre de la base de datos; N, número de ambientes acuáticos; base de datos original, y condiciones de tamizado de datos.

Base	N	obtenida a partir de	condiciones
CLOR0111	111	-	total
CLOR0108	108	CLOR0111	con ZOO, sin Agrio
MAS08	102	CLOR0111	TN/TP>8
MAS08SDL	93	MAS08	ZMEAN>SDL, sin Blanca
CLOZ00TRI	98	CLOR0108	CHL^/CHL<7
MAS22	97	CLOR0111	TN/TP>22
MEN22	14	CLOR0111	TN/TP<22
MAS22SDL	89	MAS22	ZMEAN>SDL, sin Blanca
MAS22TRI	86	MAS22SDL	sin Ullum, Cadillal y Argentino
MAS35	82	CLOR0111	TN/TP>35
MAS35SDL	75	MAS35	ZMEAN>SDL, sin Blanca
MAS35TRI	70	MAS35SDL	sin Los Barreales, Ameghino, Musters, Ullum y Argentino
MEN37	30	CLOR0111	TN/TP<37
MAS37TRI	66	MAS35SDL	TN/TP>37, COLOR<100, sin Ameghino, Musters, Ullum y Argentino.
MAS37ION	48	MAS37TRI	A/A>1, C/C>1
MAS47ION	42	MAS37TRI	TN/TP>47, A/A>1, C/C>1
CLOTRI22	84	CLOZ00TRI	TN/TP>22, ZMEAN>SDL, sin Blanca
CLOZ0022	83	CLOR0108	TN/TP>22, ZMEAN>SDL, CHL^/CHL<8, sin Blanca y Ameghino
CLOZ0035	67	CLOZ0022	TN/TP>35, COLOR<100

El análisis de componentes principales (PCA) fue realizado según Davis (1986). De manera muy general, un problema multivariado es aquel que está relacionado con el análisis de  $p$  puntos en un espacio  $n$ -dimensional. Un aspecto esencial de un enfoque multivariado es el de ser base de datos dependiente; siempre existirá un límite superior para el número  $p$  de objetos considerados. Por otra parte, no existe un límite naturalmente obvio para  $n$ , la dimensionalidad del grupo de variables consideradas. Como se vio en el Capítulo 2, es en principio posible confeccionar una lista prácticamente infinita de variables. El conocimiento previo sobre el tipo de sistemas del que se trata permite realizar una selección previa (herramientas ideales). Un diseño experimental apropiado, cuando este es relevante, permite disminuir aun más el número de variables (herramientas reales).

Una de las razones por la cual se utilizan métodos multivariados de análisis de datos es la de reducir la dimensionalidad o redundancia de una base de datos. También son comúnmente utilizados con el objetivo de desarrollar y estudiar dependencias multivariadas entre grupos de variables y obtener clasificaciones multidimensionales. Por otra parte, son de utilidad en el desarrollo de pautas estructurales y como generadores de hipótesis.

Con el solo fin de representar gráficamente los niveles de CHL en el espacio de ordenación obtenido en el espacio de PCA, la variable CHL transformada logarítmicamente fue también ordenada en 10 conjuntos complementarios, con valores desde 0 a 9.

### 3.3. Resultados y Discusión.

#### 3.3.1. Análisis de la matriz de correlación para $N=111$ .

La base total de datos está altamente relacionada y los ambientes con altos niveles de biomasa fitoplanctónica (CHL) presentan además altos niveles de nutrientes, bajas profundidades medias y, en general, altas temperaturas (Tabla 4). CHL está positivamente relacionada con los niveles de nutrientes. Los coeficientes de correlación con TON y TP son de 0.85 y 0.77 respectivamente ( $N=111$ ,  $P<0.001$ ). Las variables relacionadas con el total de sólidos disueltos y la salinidad están, al igual que los nutrientes, altamente relacionadas con CHL. Los coeficientes de correlación de esta última con TDS, K20, TA y HARD son de 0.66, 0.65, 0.69 y 0.57 respectivamente; todos significativos  $P<0.001$ . La relación directa de la biomasa fitoplanctónica con los niveles de nutrientes limitantes, fósforo y nitrógeno, ya ha sido mencionada anteriormente y se volverá a ella más adelante. Desde los trabajos de Sakamoto (1966) y Dillon y Rigler (1974),

Tabla 4. Matriz de correlación para CLORO108 (N=108), ver definición de variables en Tabla 2.

	CHL	A	ZMEAN	SDL	TEMP	LAT	COLOR	ALT	TA	K20
CHL	1									
A	-0.25	1								
ZMEAN	-0.79	0.38	1							
SDL	-0.85	0.08	0.75	1						
TEMP	0.68	-0.09	-0.51	-0.65	1					
LAT	-0.44	0.22	0.24	0.36	-0.80	1				
COLOR	0.66	-0.16	-0.68	-0.67	0.52	-0.22	1			
ALT	-0.36	-0.09	0.53	0.43	-0.27	-0.11	-0.65	1		
TA	0.71	-0.09	-0.76	-0.80	0.58	-0.25	0.70	-0.52	1	
K20	0.65	0.05	-0.68	-0.70	0.62	-0.31	0.54	-0.48	0.87	1
TP	0.78	-0.13	-0.81	-0.87	0.58	-0.30	0.74	-0.47	0.89	0.75
TON	0.84	-0.21	-0.87	-0.79	0.55	-0.30	0.78	-0.53	0.84	0.75
TN/TP	-0.48	0.01	0.49	0.69	-0.43	0.20	-0.48	0.25	-0.67	-0.51
A/A	-0.33	-0.26	0.31	0.35	-0.47	0.26	-0.17	0.33	-0.41	-0.78
C/C	-0.56	-0.08	0.65	0.64	-0.44	0.12	-0.69	0.59	-0.85	-0.80
PPN	0.02	-0.20	0.01	0.11	-0.03	-0.16	0.26	-0.28	-0.11	-0.19
VOL	-0.58	0.87	0.78	0.45	-0.33	0.27	-0.47	0.22	-0.46	-0.33
VOL/PPN	-0.56	0.87	0.75	0.41	-0.31	0.29	-0.50	0.26	-0.42	-0.27
CHL^/CHL	0.00	0.28	-0.10	-0.44	0.04	0.09	0.16	-0.12	0.30	0.19
DOB	-0.38	0.25	0.15	0.21	-0.63	0.71	-0.14	-0.15	-0.15	-0.19
CPUEA	0.62	-0.15	-0.45	-0.51	0.52	-0.34	0.38	-0.26	0.47	0.48
XATE	0.49	-0.14	-0.27	-0.38	0.52	-0.43	0.16	-0.01	0.34	0.45
MAZ00B	0.66	-0.34	-0.74	-0.61	0.33	-0.08	0.54	-0.46	0.67	0.56
MIZ00B	0.82	-0.24	-0.80	-0.71	0.64	-0.39	0.65	-0.51	0.71	0.67
MASI	-0.10	-0.03	-0.12	0.04	-0.29	0.35	0.02	-0.02	0.13	0.02
MISI	-0.03	-0.06	-0.13	-0.03	-0.06	0.01	-0.07	-0.02	0.18	0.21



Tabla 4. Matriz de correlación para CLORO108 (N=108). (cont.)

	TP	TON	TN/TP	A/A	C/C	PPN	VOL	VOL/PPN	CHL^/CHL	'DOB
TP	1									
TON	0.88	1								
TN/TP	-0.83	-0.48	1							
A/A	-0.31	-0.35	0.14	1						
C/C	-0.79	-0.78	0.56	0.47	1					
PPN	-0.04	0.11	0.19	0.20	0.02	1				
VOL	-0.52	-0.59	0.27	-0.01	0.29	-0.13	1			
VOL/PPN	-0.48	-0.59	0.22	-0.05	0.27	-0.32	0.98	1		
CHL^/CHL	0.36	0.13	-0.53	-0.06	-0.30	-0.20	0.14	0.17	1	
'DOB	-0.17	-0.20	0.07	0.12	0.00	-0.07	0.25	0.25	0.21	1
CPUEA	0.44	0.50	-0.23	-0.32	-0.44	0.01	-0.33	-0.32	-0.09	-0.17
ZATE	0.32	0.33	-0.20	-0.37	-0.32	-0.08	-0.23	-0.21	-0.03	-0.29
MAZOOB	0.66	0.71	-0.40	-0.22	-0.53	0.00	-0.61	-0.59	0.01	-0.10
MIZOOB	0.70	0.82	-0.36	-0.38	-0.63	0.14	-0.59	-0.59	-0.06	-0.32
MASI	0.11	0.12	-0.07	0.12	-0.05	-0.21	-0.09	-0.04	0.08	0.14
MISI	0.16	0.06	-0.21	-0.18	-0.14	-0.14	-0.10	-0.07	0.10	0.04

Tabla 4. Matriz de correlación para CLORO108 (N=108). (cont.)

	CPUEA	ZATE	MAZOOB	MIZOOB	MASI	MISI
CPUEA	1					
ZATE	0.81	1				
MAZOOB	0.41	0.23	1			
MIZOOB	0.54	0.38	0.74	1		
MASI	-0.22	-0.26	0.29	-0.07	1	
MISI	-0.01	0.01	0.31	0.06	0.27	1

que mostraron su validez en estudios comparativos entre lagos, más de sesenta ecuaciones predictivas relacionando CHL y nutrientes han sido publicadas (Dillon et al. 1988).

La relación de CHL con las variables climáticas TEMP y FFP es también altamente significativa. Los coeficientes de correlación simple de CHL con TEMP y FFP son de 0.69 y 0.63 respectivamente ( $P < 0.001$ ). Los niveles de precipitaciones medias anuales (FPN) no están directamente relacionados con CHL ( $r = -0.01$ ). Las variables geográficas tales como LAT, que está relacionada inversamente a la temperatura media del aire y a la intensidad de la radiación solar, y ALT, que está inversamente relacionada con la temperatura media del aire, están ambas relacionadas negativamente con CHL, con  $r = -0.43$  ( $P < 0.001$ ) y  $r = -0.46$  ( $P < 0.001$ ) respectivamente.

Entre las variables más importantes en determinar la producción primaria de los ecosistemas terrestres se encuentran la temperatura y las precipitaciones (Lieth 1973). El efecto de la temperatura en la producción primaria de ecosistemas acuáticos no ha sido claramente mostrado y actualmente es objeto de controversia (Brylinsky y Mann 1973, Schindler 1978, Brylinsky 1980). Por otra parte, el efecto de su variación con la latitud, en concomitancia con la radiación solar no es fácilmente separable del de esta última (Straškraba 1980, Straškraba y Gnauck 1985).

La morfometría de los lagos y embalses está también relacionada con los niveles de CHL detectados. La relación de CHL con ZMEAN y VOL es inversa y altamente significativa, con  $r = -0.79$  ( $P < 0.001$ ) y  $r = -0.57$  ( $P < 0.001$ ) respectivamente. El área superficial (A) no presenta una alta correlación con CHL ( $r = -0.22$ ,  $P < 0.02$ ). Esto último surge posiblemente como resultado de que en la base de datos están incluidos ambientes con una gran superficie pero que abarcan todo el rango de profundidades medias (Tabla 1). La forma del vaso de un lago comúnmente se refleja en su productividad. En aquellos en los cuales el borde del vaso tiene una alta pendiente son generalmente profundos, comúnmente estratificados y poco productivos. En contraste con ello, los lagos menos profundos son holomícticos y tienen una mayor proporción de su volumen de agua en contacto con el sedimento, presentando mayores productividades (Wetzel 1975). Mucho se ha discutido en limnología sobre el efecto de la morfometría de un lago, especialmente la profundidad media, sobre su productividad. Un problema que generalmente se presenta en su análisis es, que los lagos más profundos se encuentran en regiones cuyos suelos son poco productivos, y lo contrario ocurre para los lagos menos profundos. Rawson (1955) y Sakamoto (1966) mostraron que la biomasa algal está inversamente relacionada con la profundidad media para dos conjuntos de lagos diferentes. Una relación entre los residuos de la regresión de CHL en TP con ZMEAN fue mostrada

para un conjunto de lagos neozelandeses (Fridmore et al. 1985). La misma relación se encuentra en lagos japoneses estudiados por Sakamoto (1966) y Aizaki et al. (1981) (Quirós 1988a).

Para un subconjunto del conjunto total de lagos y embalses, CHL está inversamente relacionada con Tw con  $r = -0.54$  ( $N=44$ ,  $P<0.001$ ). Para el conjunto total, la relación de CHL con VOL/FPN es de menor significación ( $r = -0.23$ ,  $P<0.02$ ). La influencia neta negativa de un alto recambio del agua en el sistema puede atribuirse al balance de varios factores principales (recopilados en Søballe y Kimmel 1987). Los altos tiempos de permanencia del agua representan una menor tasa de lavado y conducen a una mayor abundancia algal. En ciertos sistemas de flujo rápido, las limitaciones de luz por alta turbidez inorgánica pueden conducir a una menor abundancia algal. Sin embargo, en sistemas con bajo tiempo de permanencia, la alta turbulencia reduce las pérdidas algales por sedimentación, facilita la captación de nutrientes e incrementa la exposición de las algas a la luz. Sin embargo, el efecto neto de Tw en sistemas con valores menores a los 60-120 días sería francamente positivo (Søballe y Kimmel 1987). En el conjunto de lagos argentinos la presencia de los lagos andinos, de gran volumen y bajos niveles de nutrientes, las lagunas pampásicas de menor volumen, relativamente bajos tiempos de permanencia y alta productividad, y los embalses del oeste y noroeste con volúmenes y productividad variables y bajos tiempos de permanencia, explicarían la relación negativa de CHL con Tw.

Los niveles de oxígeno disuelto (DO<sub>b</sub>) en la interfase agua sedimento presentan una relación inversa con CHL ( $r = -0.42$ ,  $P<0.001$ ). Como se analizará posteriormente esto último puede, en principio, estar relacionado con la fuente interna de fósforo que representa el sedimento en condiciones anóxicas, y en particular con la mayor biodisponibilidad del fósforo de esta fuente con respecto al proveniente de las otras fuentes externas (Nürnberg 1988).

Los niveles de clorofila están relacionados con la composición iónica del agua, en lo que a sus iones mayores se refiere. En el conjunto total de ambientes, la biomasa fitoplanctónica es mayor en los ambientes con aguas del tipo sulfatocloruradas sódico potásicas. CHL está relacionada negativamente con A/A y C/C con  $r = -0.29$  ( $P<0.002$ ) y  $r = -0.59$  ( $P<0.001$ ) respectivamente. Ambas variables están relacionadas negativamente con los niveles totales de nutrientes y positivamente con ZMEAN, de manera significativa, especialmente la segunda de ellas (Tabla 4). Sin embargo, no puede descartarse el efecto multi-causal negativo en los lagos con altas concentraciones de carbonatos, de la precipitación de calcita sobre la biomasa fitoplanctónica (Stauffer 1985, Campbell y Prepas 1986, Koschel et al. 1987).

La relación de CHL con las variables climáticas TEMP y FFP es también altamente significativa. Los coeficientes de correlación simple de CHL con TEMP y FFP son de 0.69 y 0.63 respectivamente ( $P < 0.001$ ). Los niveles de precipitaciones medias anuales (PPN) no están directamente relacionados con CHL ( $r = -0.01$ ). Las variables geográficas tales como LAT, que está relacionada inversamente a la temperatura media del aire y a la intensidad de la radiación solar, y ALT, que está inversamente relacionada con la temperatura media del aire, están ambas relacionadas negativamente con CHL, con  $r = -0.43$  ( $P < 0.001$ ) y  $r = -0.46$  ( $P < 0.001$ ) respectivamente.

Entre las variables más importantes en determinar la producción primaria de los ecosistemas terrestres se encuentran la temperatura y las precipitaciones (Lieth 1973). El efecto de la temperatura en la producción primaria de ecosistemas acuáticos no ha sido claramente mostrado y actualmente es objeto de controversia (Brylinsky y Mann 1973, Schindler 1978, Brylinsky 1980). Por otra parte, el efecto de su variación con la latitud, en concomitancia con la radiación solar no es fácilmente separable del de esta última (Straškraba 1980, Straškraba y Gnauck 1985).

La morfometría de los lagos y embalses está también relacionada con los niveles de CHL detectados. La relación de CHL con ZMEAN y VOL es inversa y altamente significativa, con  $r = -0.79$  ( $P < 0.001$ ) y  $r = -0.57$  ( $P < 0.001$ ) respectivamente. El área superficial (A) no presenta una alta correlación con CHL ( $r = -0.22$ ,  $P < 0.02$ ). Esto último surge posiblemente como resultado de que en la base de datos están incluidos ambientes con una gran superficie pero que abarcan todo el rango de profundidades medias (Tabla 1). La forma del vaso de un lago comunmente se refleja en su productividad. En aquellos en los cuales el borde del vaso tiene una alta pendiente son generalmente profundos, comunmente estratificados y poco productivos. En contraste con ello, los lagos menos profundos son holomícticos y tienen una mayor proporción de su volumen de agua en contacto con el sedimento, presentando mayores productividades (Wetzel 1975). Mucho se ha discutido en limnología sobre el efecto de la morfometría de un lago, especialmente la profundidad media, sobre su productividad. Un problema que generalmente se presenta en su análisis es, que los lagos mas profundos se encuentran en regiones cuyos suelos son poco productivos, y lo contrario ocurre para los lagos menos profundos. Rawson (1955) y Sakamoto (1966) mostraron que la biomasa algal está inversamente relacionada con la profundidad media para dos conjuntos de lagos diferentes. Una relación entre los residuos de la regresión de CHL en TP con ZMEAN fue mostrada para un conjunto de lagos neozelandeses (Pridmore et al. 1985). La misma relación se encuentra en lagos japoneses estudiados por Sakamoto (1966) y Aizaki et al. (1981) (Quiros 1988a).

Para un subconjunto del conjunto total de lagos y embalses, CHL esta inversamente relacionada con Tw con  $r = -0.54$  ( $N=44$ ,  $P<0.001$ ). Para el conjunto total, la relacion de CHL con VOL/FFN es de menor significación ( $r = -0.23$ ,  $P<0.02$ ). La influencia neta negativa de un alto recambio del agua en el sistema puede atribuirse al balance de varios factores principales (recopilados en Soballe y Kimmel 1987). Los altos tiempos de permanencia del agua representan una menor tasa de lavado y conducen a una mayor abundancia algal. En ciertos sistemas de flujo rápido, las limitaciones de luz por alta turbidez inorgánica pueden conducir a una menor abundancia algal. Sin embargo, en sistemas con bajo tiempo de permanencia, la alta turbulencia reduce las pérdidas algales por sedimentación, facilita la captación de nutrientes e incrementa la exposición de las algas a la luz. Sin embargo, el efecto neto de Tw en sistemas con valores menores a los 60-120 días seria francamente positivo (Soballe y Kimmel 1987). En el conjunto de lagos argentinos la presencia de los lagos andinos, de gran volumen y bajos niveles de nutrientes, las lagunas pampásicas de menor volumen, relativamente bajos tiempos de permanencia y alta productividad, y los embalses del oeste y noroeste con volúmenes y productividad variables y bajos tiempos de permanencia, explicarían la relación negativa de CHL con Tw.

Los niveles de oxígeno disuelto (DOB) en la interfase agua - sedimento presentan una relación inversa con CHL ( $r = -0.42$ ,  $P<0.001$ ). Como se analizará posteriormente esto último puede, en principio, estar relacionado con la fuente interna de fósforo que representa el sedimento en condiciones anóxicas, y en particular con la mayor biodisponibilidad del fósforo de esta fuente con respecto al proveniente de las otras fuentes externas (Nürnberg 1988).

Los niveles de clorofila están relacionados con la composición iónica del agua, en lo que a sus iones mayores se refiere. En el conjunto total de ambientes, la biomasa fitoplanctónica es mayor en los ambientes con aguas del tipo sulfatocloruradas sódico potásicas. CHL esta relacionada negativamente con A/A y C/C con  $r = -0.29$  ( $P<0.002$ ) y  $r = -0.59$  ( $P<0.001$ ) respectivamente. Ambas variables están relacionadas negativamente con los niveles totales de nutrientes y positivamente con ZMEAN, de manera significativa, especialmente la segunda de ellas (Tabla 4). Sin embargo, no puede descartarse el efecto multi-causal negativo en los lagos con altas concentraciones de carbonatos, de la precipitación de calcita sobre la biomasa fitoplanctónica (Stauffer 1985, Campbell y Prepas 1986, Koschel et al. 1987).

La relacion de CHL con las características ópticas del agua es, en cierto sentido, dual. Correlaciona positivamente con COLOR ( $r = 0.67$ ) y negativamente con la transparencia del agua expresada como SDL ( $r = -0.86$ ). La relación inversa de CHL con la

transparencia se debe a un efecto de disminución de la segunda en paralelo con el aumento en número de partículas algales (Megard et al. 1980) y la relación directa con el color del agua sería producto del aumento de los compuestos orgánicos disueltos en el agua, particularmente de aquellos más refractarios, con el aumento del estado trófico de un lago, una de cuyas manifestaciones es la biomasa del fitoplanctón (Wetzel 1975). Para un dado lago, un aumento del color real aumenta la absorción de la luz, especialmente para ciertas longitudes de onda, y altera la disponibilidad de nutrientes por formación de complejos. Ello sería causa de una disminución en la producción primaria y de que el fitoplancton no alcance la máxima biomasa acorde con el resto de las características ambientales del lago. Sin embargo, en comparaciones entre lagos, un aumento de las sustancias orgánicas disueltas coloreadas sería un fenómeno no relacionado causalmente, sino solo concomitante con el aumento de estado trófico. En el correspondiente espacio de los estados ambos cambios de estado tendrían tendencias diferentes; dentro de un lago CHL disminuiría con el aumento de COLOR, y en comparaciones entre lagos CHL aumentaría concomitantemente con el aumento del mismo. Como se vió anteriormente (ver 2.5.) la descripción según los ejes CHL-COLOR no es completa, por lo cual resultan este tipo de aparentes paradojas.

En principio, las relaciones descriptas no implican causalidad alguna y son sólo relaciones con variables cuyas magnitudes, en la mayoría de los casos, fueron medidas en distintos lagos y embalses en concordancia espacio-temporal con la biomasa del fitoplancton. En las que no lo fueron así, y que representan valores medios anuales, como por ejemplo TEMP, FFP y PFN es de esperar que estén relacionadas con los respectivos valores medios. Por ejemplo, las temperaturas en superficie y en el fondo, medidas en el momento de toma de la muestra, están altamente relacionadas con CHL. Los coeficientes de correlación de CHL con  $T_s$  y  $T_b$  son de  $r = 0.58$  y  $r = 0.74$  ( $N=111$ ,  $P<0.001$ ) respectivamente.

Las variables indicadoras de biomasa de otras comunidades biológicas están altamente relacionadas con CHL. Por ejemplo, para el conjunto con  $N=108$ , CHL está relacionada con TOZOOB y CPUE con  $r = 0.74$  y  $r = 0.41$  respectivamente ( $P<0.001$ ). Las biomásas de las distintas comunidades consideradas están altamente relacionadas entre sí y con los niveles de los principales nutrientes limitantes de la producción biológica en ambientes acuáticos, fósforo y nitrógeno. En comparaciones entre lagos, a todo lo demas siendo igual (clima, morfometría, hidrología, etc.), las diferencias en los niveles de nutrientes se traducen en diferencias en las biomásas correspondientes a todos los niveles tróficos; a su vez las biomásas de los distintos niveles tróficos se encuentran relacionadas positivamente entre sí. Esto que ya fuera anticipado (Brooks et al. 1973), fue empíricamente confirmado en distintas

oportunidades para distintos conjuntos de lagos alrededor de todo el planeta (Sakamoto 1966; Dillon y Rigler 1974; Vollenweider y Kerekes 1980; Watson y Kalff 1981; Bird y Kalff 1984; Hanson y Peters 1984; Hanson y Leggett 1982; Pace 1986; Yan 1986; Quirós 1988a; Quirós 1989, entre otros).

La correlación de CHL con %ATE, es positiva con  $r = 0.49$  ( $N=108$ ,  $P<0.001$ ). Los tamaños medios del macro y del microzooplancton no presentan una relación significativa con CHL; sus coeficientes de correlación con CHL son de  $r = 0.10$  ( $P=0.31$ ) y  $r = 0.15$  ( $P = 0.11$ ) respectivamente, para  $N=109$ .

Uno de los recursos del fitoplancton necesarios para su producción es la luz, por lo tanto es de esperar que a niveles de turbidez inorgánica elevados y en aguas altamente coloreadas, la biomasa algal sea menor. Su efecto negativo sobre la biomasa algal, para un dado nivel de nutrientes, fue mostrado para distintos conjuntos de lagos (Canfield y Bachmann 1981; Jones y Novak 1981; Hoyer y Jones 1983). Sin embargo, la relación directa entre CHL y la relación de biomasa indicadora del nivel de absorción de la luz por fuentes no biológicas ( $CHL^*/CHL$ ), no resulta significativa para el conjunto total de lagos y embalses argentinos ( $r = 0.01$ ). Posiblemente la relación negativa quede enmascarada en la alta interrelación de la base de datos total.

Como era de esperar, CHL esta relacionada significativamente con la abundancia del fitoplancton de red (FITO) ( $N=99$ ,  $r = 0.77$ ,  $P<0.001$ ). Dado los diferentes tamaños individuales de las algas y de que FITO solo toma en cuenta la abundancia del fitoplancton por encima de un cierto tamaño, es de esperar que esta relación sea mucho mayor con la biomasa total del fitoplancton.

### 3.3.2. Ordenación ambiental de lagos y embalses.

Las interrelaciones de las variables abióticas en la base de datos son estudiadas a partir de un análisis de ordenación por componentes principales. Ello permite también reducir la dimensionalidad y la redundancia en la misma. Varias ordenaciones ambientales fueron realizadas a partir de distintas combinaciones de variables. Sus resultados son generalmente coincidentes. Aquí se presenta la realizada en el conjunto de 108 lagos y embalses (CLORO 108) a partir de 19 variables que dan cuenta de las características geográficas, climáticas, morfométricas, de niveles de nutrientes y de química del agua, del estado de la interfase agua-sedimento y del ambiente lumínico relacionado con los limitantes no algales a la penetración de la luz (Tabla 5). Los coeficientes de correlación de las nuevas variables con las originales se presentan en la Tabla 6.

Tabla 5. Análisis de componentes principales para CLOR0108, considerando 19 variables. Primeros cinco autovectores.

	PCA1	PCA2	PCA3	PCA4	PCA5
autovalor	8.42	3.14	2.51	1.44	1.28
% variación	44.31	16.52	13.20	7.56	6.74
% acumulado	44.31	60.83	74.03	81.58	88.33
A	0.24	0.86	0.23	0.05	0.27
ZMEAN	0.87	0.17	0.31	-0.07	0.10
TEMP	-0.77	-0.07	0.54	-0.11	0.12
FFP	-0.74	-0.10	0.56	-0.09	0.20
ALT	0.52	-0.21	0.36	-0.39	-0.45
TA	-0.90	0.21	-0.18	-0.06	-0.02
K20	-0.88	0.34	0.06	0.22	-0.14
HARD	-0.76	0.23	0.24	0.32	-0.37
TP	-0.90	0.12	-0.23	-0.26	0.05
TON	-0.89	-0.03	-0.23	0.07	0.10
LAT	0.50	0.33	-0.70	0.20	-0.16
TN/TP	0.63	-0.26	0.19	0.59	0.00
DOB	0.35	0.40	-0.67	0.16	-0.04
A/A	0.53	-0.44	-0.35	-0.47	0.15
C/C	0.78	-0.35	0.26	-0.06	-0.16
PPN	0.02	-0.43	-0.12	0.20	0.80
VOL	0.62	0.67	0.32	-0.01	0.23
CHL~/CHL	-0.18	0.51	-0.23	-0.60	0.09
VOL/PPN	0.59	0.73	0.33	-0.05	0.06



Tabla 6. Coeficientes de correlación entre los primeros cinco factores obtenidos por análisis de componentes principales, Y distintas variables incluídas en la base de datos (N=108).

	PCA1	PCA2	PCA3	PCA4	PCA5
A		0.86			0.27
ZMEAN	0.87		0.31		
SDL	0.84			0.25	
TEMP	-0.77		0.54		
FFP	-0.74		0.56		
LAT	0.50	0.33	-0.70		
ALT	0.52		0.36		-0.45
TA	-0.90				
K20	-0.88	0.34			
HARD	-0.76				-0.36
TP	-0.90				
TON	-0.89				
TN/TP	0.63			0.59	
DOb	0.35	0.40	-0.67		
Ts	-0.69		0.51		0.28
Tb	-0.86				
A/A	0.53	-0.44	-0.35	-0.47	
C/C	0.78	-0.35	0.26		
C1	-0.80	0.46		0.31	
S04	-0.78	0.37	0.28	0.23	

Tabla 6. cont.

	PCA1	PCA2	PCA3	PCA4	PCA5
Ca	-0.56		0.37	0.23	-0.46
Mg	-0.84			0.28	
Na	-0.88	0.35			
K	-0.90	0.26			
PPN		-0.43			0.80
Tw	0.63	0.33	-0.49		0.41
VOL	0.62	0.67	0.32		0.23
CHL <sup>^</sup> /CHL		0.51	-0.23	-0.60	
VOL/PPN	0.59	0.73	0.33		

Los primeros 5 autovectores explican un 88% de la variación total (Tabla 5). En la estructura del primer autovector puede visualizarse la alta interrelación de la base de datos. Explica un 44% de la variación total; pesa positivamente los ambientes con mayor VOL, ZMEAN, TN/TP y C/C, ubicados en general a alta LAT y ALT y con valores altos de A/A. Este autovector pesa negativamente los ambientes con altos niveles de sólidos disueltos y de nutrientes, ubicados en general en zonas con mayor TEMP y FFP. Los ambientes con altos niveles de nutrientes son, en general, poco profundos, tienen aguas del tipo sulfatocloruradas, están ubicados a bajas latitudes y altitudes, y por lo tanto presentan estaciones de crecimiento más prolongadas.

El segundo autovector, que explica un 16.5% de la variación, separa los ambientes según su tamaño superficial. Pesa positivamente ambientes según A, VOL/PPN y VOL, y que presentan además altos valores de  $CHL^*/CHL$  y DO<sub>b</sub>. Pesa negativamente, en general, ambientes con altos valores de A/A y PPN. Contrasta ambientes de gran extensión superficial y volúmenes de medios a altos, y que presentan además valores de oxígeno disuelto y de turbidez inorgánica de medianos a altos, con aquellos ubicados en zonas más húmedas y con aguas bicarbonatadas.

El tercer autovector explica un 13% de la variación total y pesa negativamente ambientes con altos valores de LAT y de DO<sub>b</sub>, y en menor proporción de A/A, y negativamente los que presentan altos valores de TEMP y FFP. Contrasta lagos ubicados a mayores latitudes con niveles altos de oxígeno en la interfase agua-sedimento y aguas bicarbonatadas, con aquellos ubicados en zonas subtropicales.

El cuarto autovector contrasta ambientes con altos contenidos de N con respecto a P (mayores TN/TP) y altas concentraciones de Ca y Mg (HARD), con aquellos ambientes con alta limitación a la penetración de la luz por factores no algales (altos  $CHL^*/CHL$ ) y aguas del tipo sulfatocloruradas, ubicados a bajas altitudes.

El quinto autovector pesa positivamente ambientes con altos valores de PPN, y ubicados, en general, a bajas altitudes.

La ordenación de ambientes es analizada en el espacio de los primeros cinco componentes, cuyos autovalores resultaron superiores a uno. En la proyección según los dos primeros ejes de ordenación (componentes, Fig. 17a), los ambientes se separan según su mayor profundidad media y volumen (PCA1) y su mayor área superficial y volumen (PCA2). Según PCA1, los ambientes más profundos presentan también las mayores transparencias, los menores niveles de nutrientes y están ubicados en la región

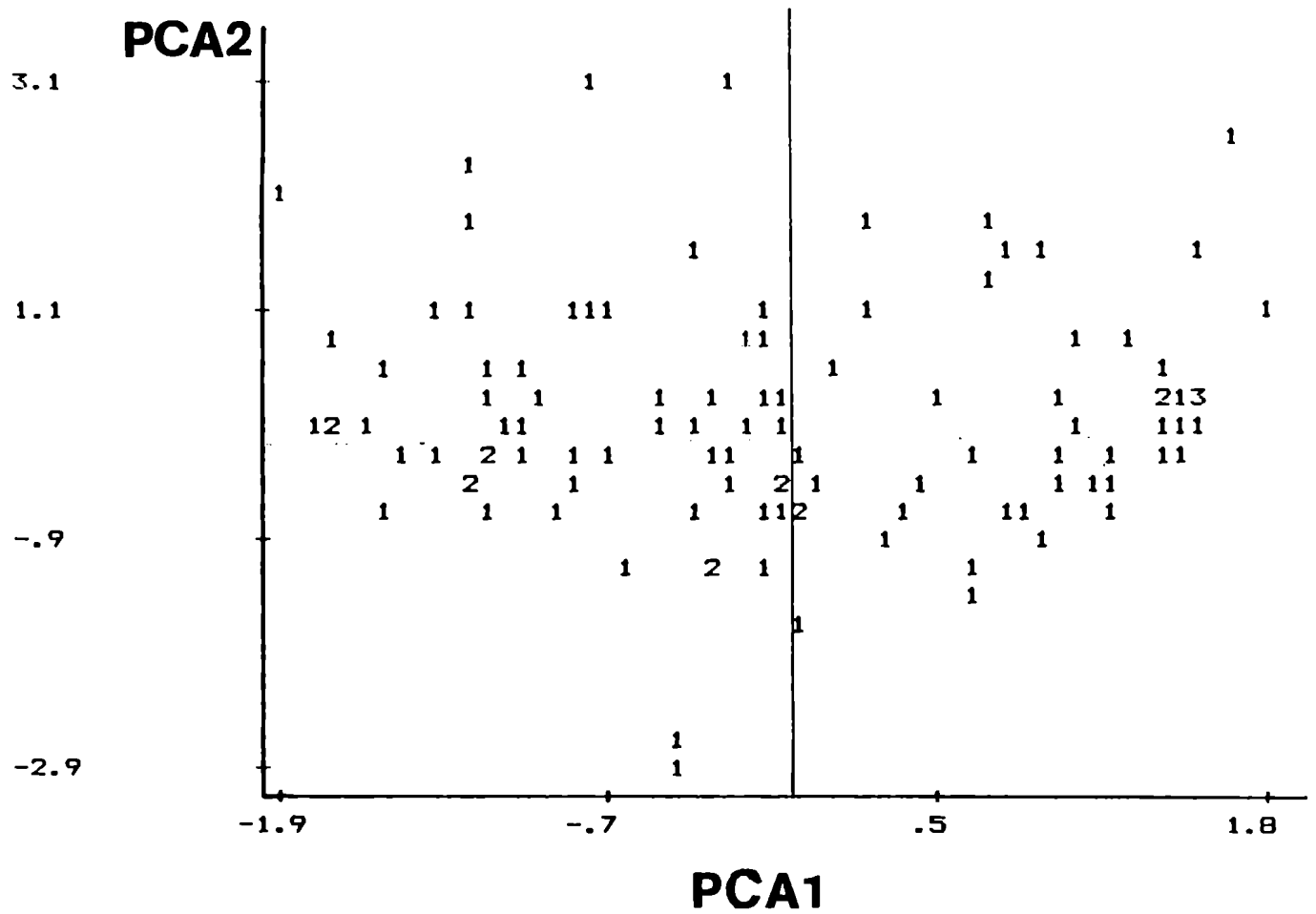


Figura 17a. Ubicación de 108 lagos y embalses en el espacio de los dos primeros ejes de ordenación. Los números indican cantidad de ambientes.

climática de menores temperaturas y de estaciones de crecimiento reducidas (Tablas 5 y 6). Están, por lo tanto, ubicados a altas latitudes y altitudes, y sus aguas son del tipo bicarbonatadas cálcico-magnésicas, y con niveles de sólidos disueltos bajos. Su relación VOL/PPN es, en general, alta. Los representantes extremos son los lagos andino-patagónicos de origen glacial (Figuras 17b y 17c). Los ambientes que dentro de la base de datos, poseen las características contrarias, es decir, poco profundos, bajas transparencias, altos niveles de nutrientes, estaciones de crecimiento más extendidas, aguas del tipo no bicarbonatadas y en general sódico-potásicas y con niveles de sólidos disueltos altos, están representados por las lagunas pampásicas (Figuras 17b y 17c). A partir de los valores más positivos de PCA1, que corresponden a los lagos andino-patagónicos (Fig. 17c), se ordenan los lagos patagónicos de la precordillera, los lagos y embalses de la planicie patagónica y los embalses de la región centro-oeste (Cuyo). A continuación se ordenan los ambientes menos profundos de la planicie patagónica, los pequeños y poco profundos de la precordillera sur y los embalses y lagos del noreste. Los menos profundos de estos últimos se entremezclan con las lagunas pampásicas (Fig. 17c).

Según PCA2, se ordenan positivamente los ambientes de gran extensión superficial pero poco profundos, que en cierto sentido constituyen casos excepcionales para la presente base de datos (Fig. 17a). Sus niveles de sustancias inorgánicas en suspensión son en general altos y sus aguas del tipo sulfato-cloruradas o cloruro-sulfatadas y sódico-potásicas o carbonatadas pero con niveles de sólidos disueltos de regulares a altos. Están ubicados, en general, en zonas áridas y su interfase agua-sedimento esta bien oxigenada (Tabla 6). Sus representantes extremos los constituyen los lagos Cardiel, Colhue Huapi, Argentino y Musters en la región patagónica sur, los ambientes creados por llenado de depresiones de la planicie patagónica (lago Pellegrini y embalses Los Barreales y Mari Menuco) y el embalse Ramos Mexía, y las lagunas de Mar Chiquita y Melincué (Figuras 17b y 17c). El otro extremo lo constituyen dos lagos pequeños pero relativamente profundos en la región precordillerana norte, las lagunas de El Rodeo y Comedero (Fig. 17b).

Los ambientes acuáticos con mayores valores positivos y negativos de PCA1 presentaron las menores y mayores biomásas fitoplanctónicas respectivamente (Fig. 17d).

La proyección del espacio de componentes principales sobre el primer y tercer eje de ordenación (Fig. 18a) permite observar que según PCA3 (Tablas 5 y 6) los ambientes se ordenan positivamente según la temperatura media anual del aire y la duración de la estación de crecimiento, en coincidencia además con la temperatura en superficie durante el muestreo (Tabla 6).

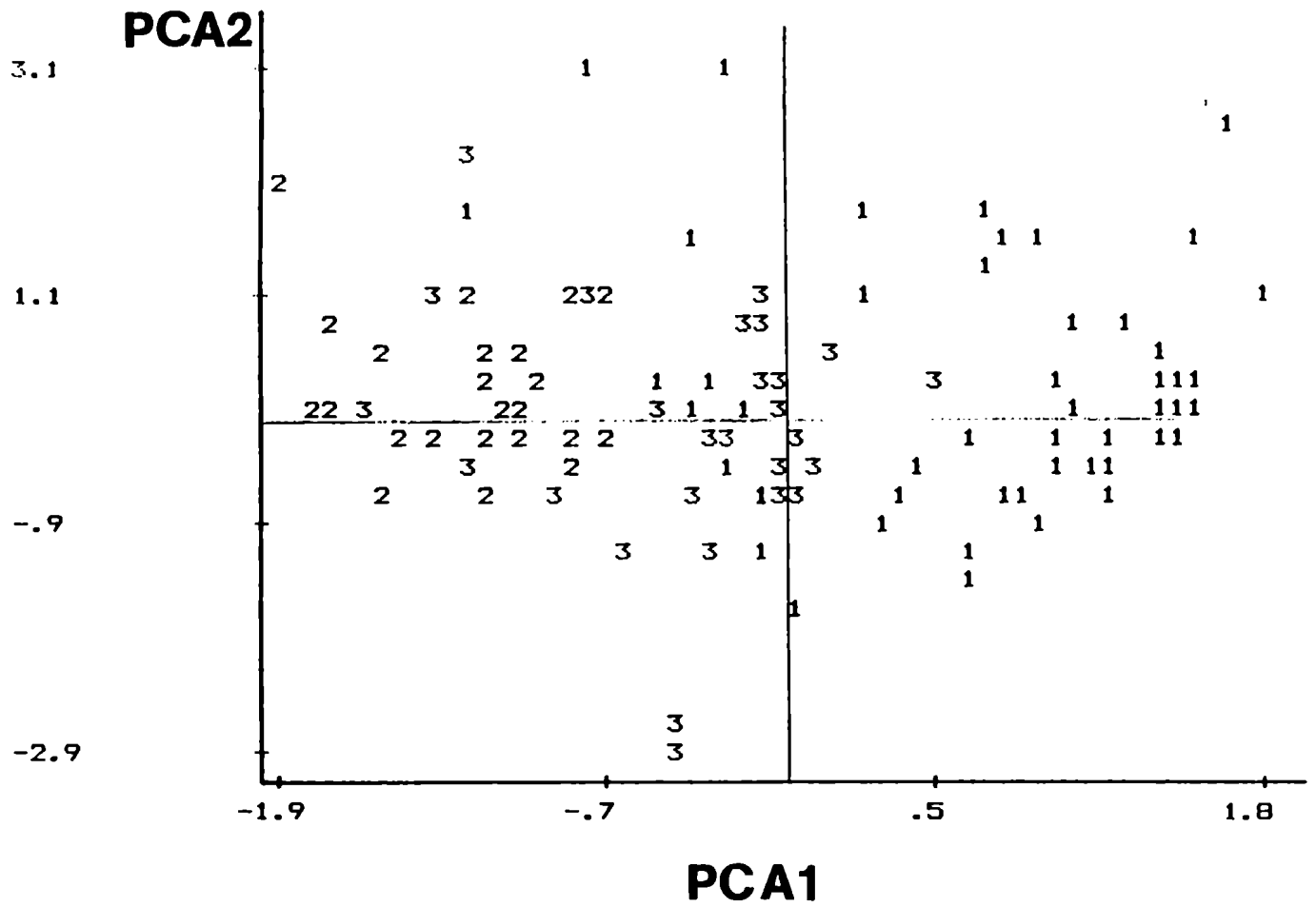


Figura 17b. Idem Fig. 17a. (1), región patagónica; (2), región pampásica; (3), regional centro-oeste y noroeste.

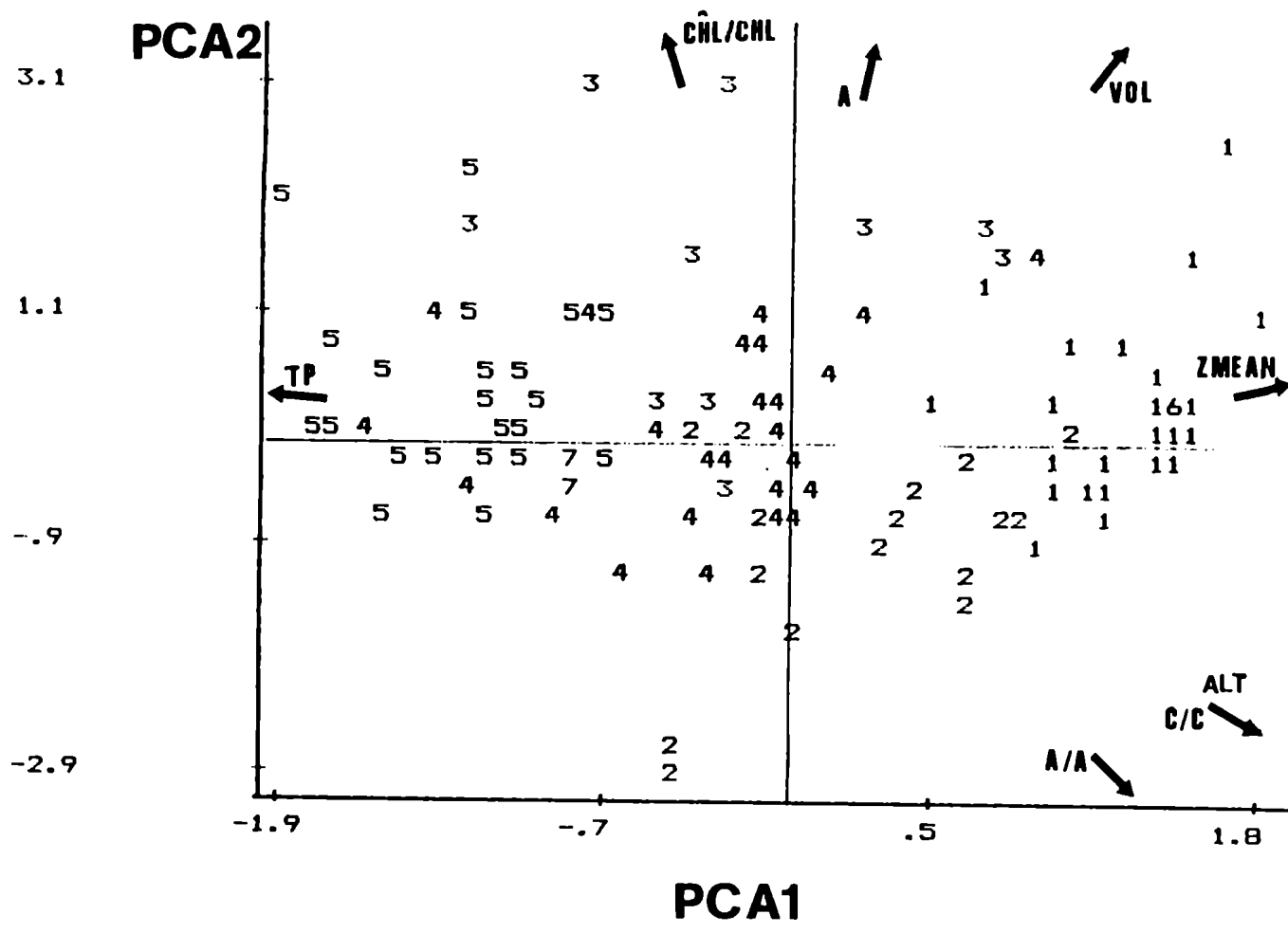


Figura 17c. Idem Fig. 17a. (1), lagos de origen glacial; (2), lagos en precordillera; (3), lagos en planicie patagónica; (4), embalses sobre valle de río; (5), lagunas pampásicas; (6), embalse construído sobre lago; (7), lagunas pampásicas en zona de sierras.

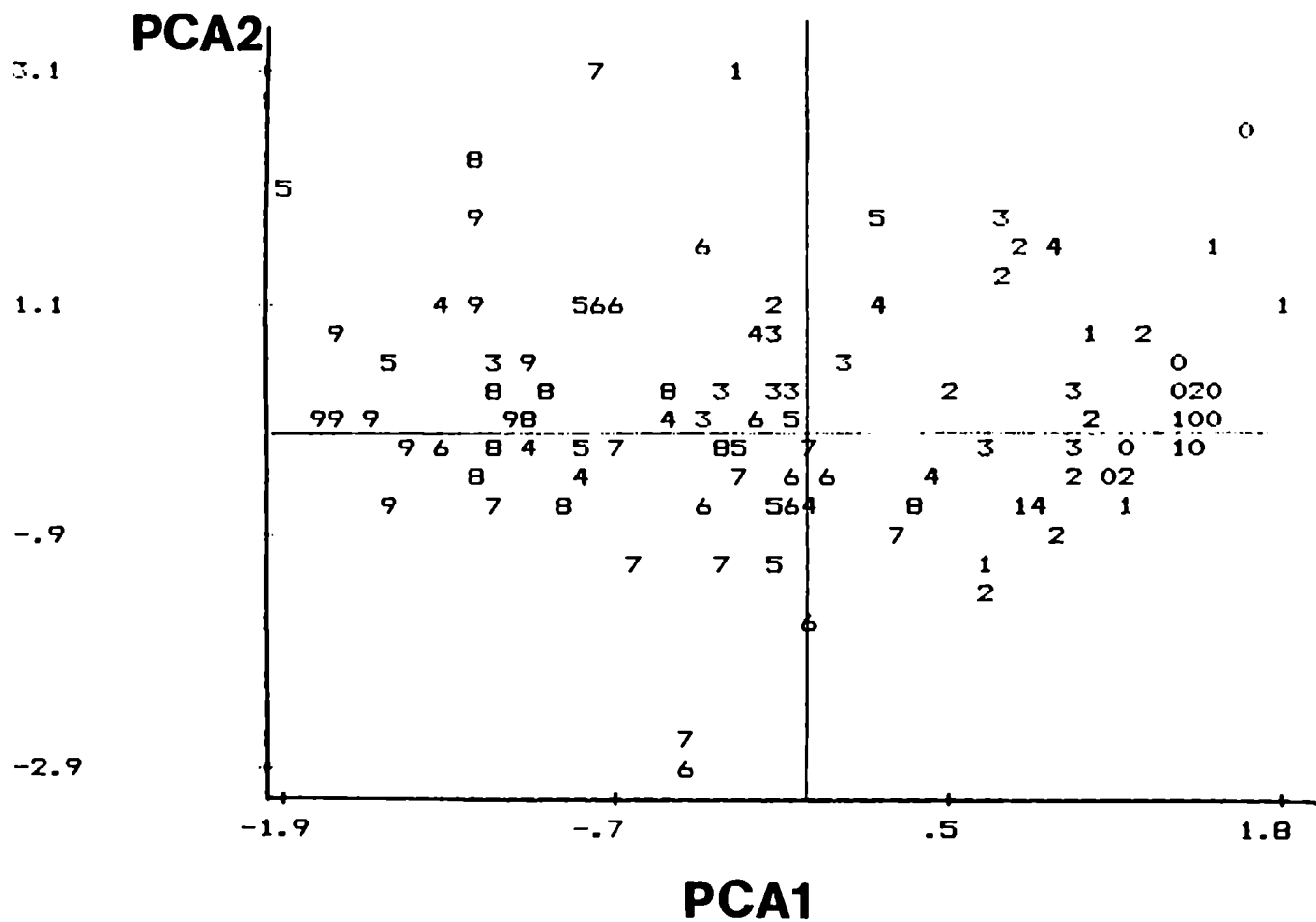


Figura 17d. Idem Fig. 17a. Los números indican valores de CHL transformada logarítmicamente y posteriormente ordenada de 0 a 9.



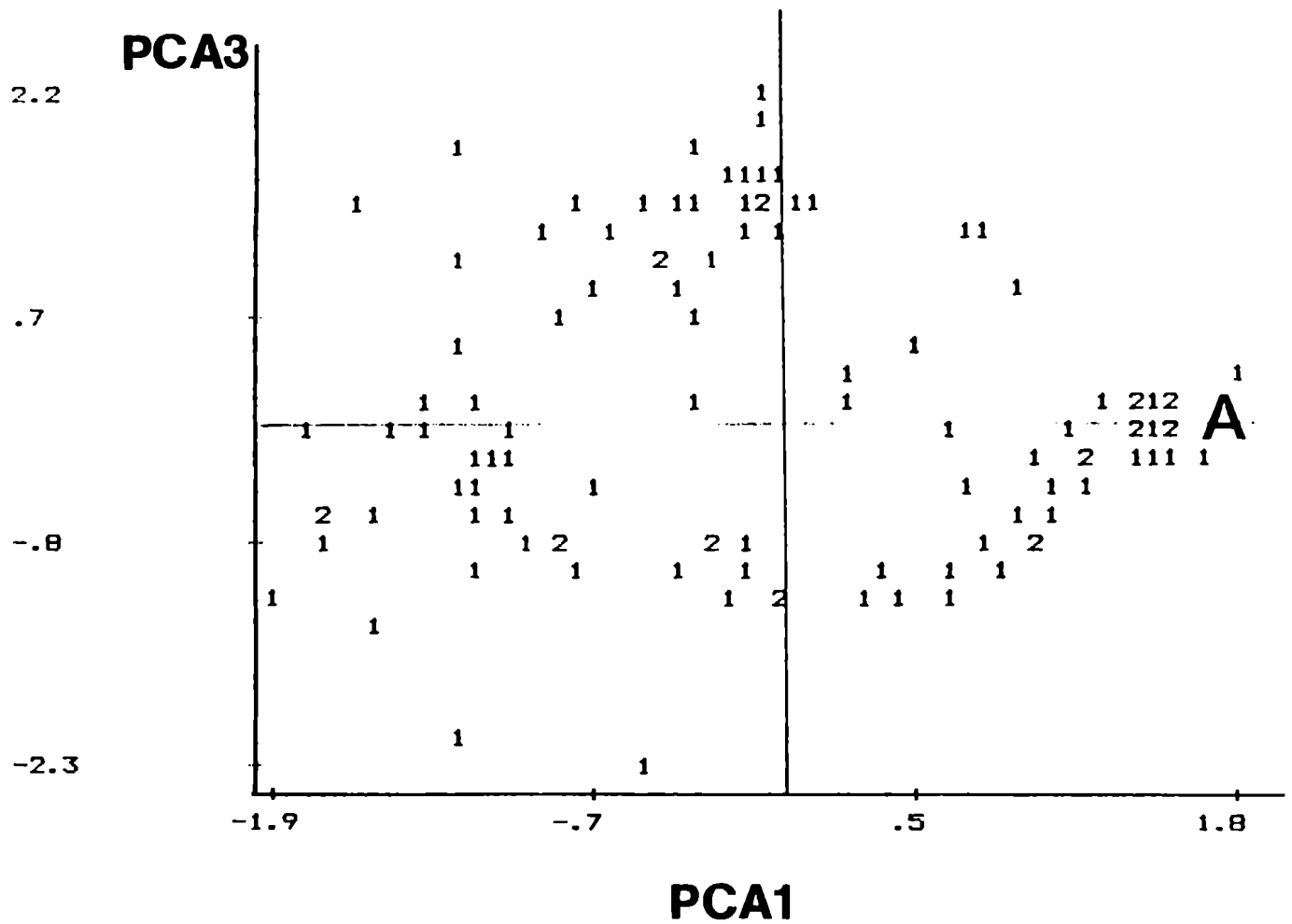


Figura 10a. Ubicación de 108 lagos y embalses en el espacio del primer y tercer eje de ordenación. Los números indican cantidad de ambientes.

Según este mismo componente se ordenan negativamente según su ubicación geográfica (latitud) y los niveles de oxígeno en la interfase agua-sedimento, coincidiendo con el aumento del tiempo de permanencia del agua (Figuras 18b y 18c). En esta proyección del espacio de ordenación se separan con mayor nitidez los agrupamientos regionales. A altos valores positivos de PCA1 se sitúan los lagos andino-patagónicos profundos (A), de gran transparencia y con bajos niveles de nutrientes. En dirección al semieje negativo de PCA3 (cuadrante inferior derecho), se van ubicando los ambientes cada vez menos profundos de la precordillera patagónica hasta llegar, para los mayores valores negativos de PCA3 (en el cuadrante inferior izquierdo), a lagos poco profundos de la meseta patagónica sur en Santa Cruz y Tierra del Fuego, el lago Blanco y la laguna San Luis (Fig. 18c). A partir de los lagos andino-patagónicos (A) y en dirección al semieje positivo de PCA3 (cuadrante superior derecho) se van ubicando lagos y embalses de la planicie patagónica norte, tales como el lago Musters, el embalse Florentino Ameghino, los embalses Ramos Mexía, Los Barreales y Mari Menuco. En este mismo grupo se encuentra el lago de altura situado en la Cordillera de los Andes central, la laguna El Diamante. En la misma dirección ya en el cuadrante superior izquierdo, se ubica el lago Fellegrini junto con los embalses de la región centro-oeste (Cuyo). En este cuadrante se sitúan la mayoría de los embalses del noroeste, ubicados en zona climática subtropical y con hipolimnio anóxico. En este mismo cuadrante pero desplazados hacia el semieje negativo de PCA1 se ubican las dos lagunas muestreadas en el oeste pampeano, y las lagunas de Mar Chiquita y Melincué. Sobre el semieje negativo de PCA1 y hacia el cuadrante inferior izquierdo se ubican las lagunas bonaerenses, muy poco profundas y con altos niveles de nutrientes (Figuras 18b y 18c). En la Figura 18d se puede observar que los ambientes poco profundos, situados en clima subtropical y con altos niveles de nutrientes presentan los mayores niveles de biomasa fitoplanctónica. Lo contrario ocurre para los lagos profundos en clima templado y con bajos niveles de nutrientes.

En la proyección según los ejes PCA1 y PCA4, los lagos y embalses con valores bajos de la relación TN/TP y altos niveles de sustancias inorgánicas en suspensión (alta  $CHL^*/CHL$ ) se separan del resto (Figura 19). Estos ambientes coinciden, en general, en tener bajos valores de la relación A/A, aguas no bicarbonatadas pero cálcico-magnésicas (Tabla 6). Los ambientes acuáticos que más se separan del resto no pertenecen a ninguna región geográfica en particular, ni presentan una característica morfométrica que los diferencie. Se incluyen lagos andinos profundos como el Argentino cuya turbidez inorgánica se debe al "silt" glacial, lagos poco profundos de la planicie patagónica como el Colhue Huapi y el Blanco, lagunas pampásicas como Melincué y La Limpia en las cuales se han desarrollado obras de relleno, defensa de costas o endicado, previo al muestreo, y embalses del noroeste con un manejo de la tierra en la cuenca de drenaje que acrecienta la erosión de los suelos, tales como los

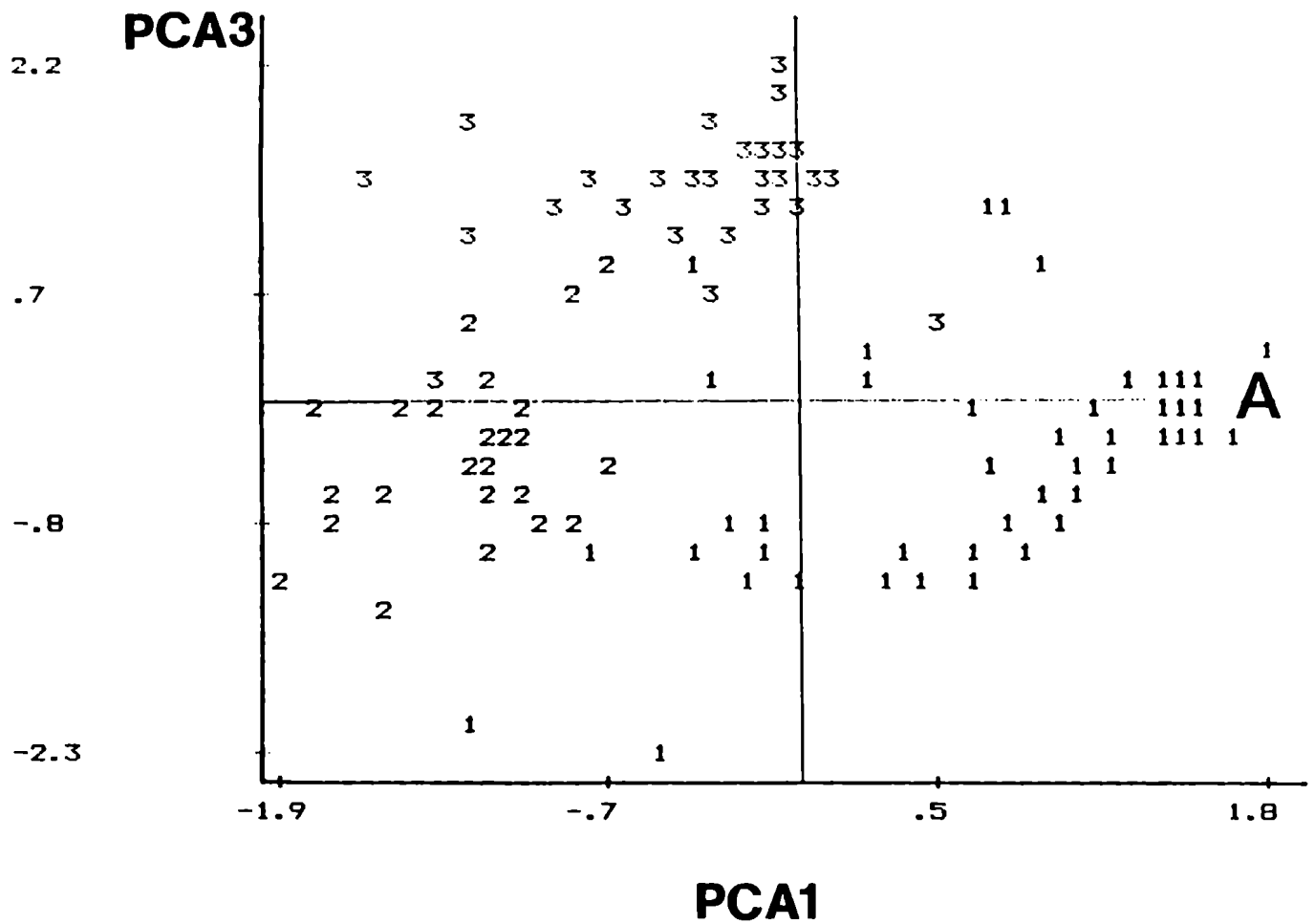


Figura 18b. Idem Fig. 18a. (1), región patagónica; (2), región pampásica; (3), regiones centro-oeste y noroeste.

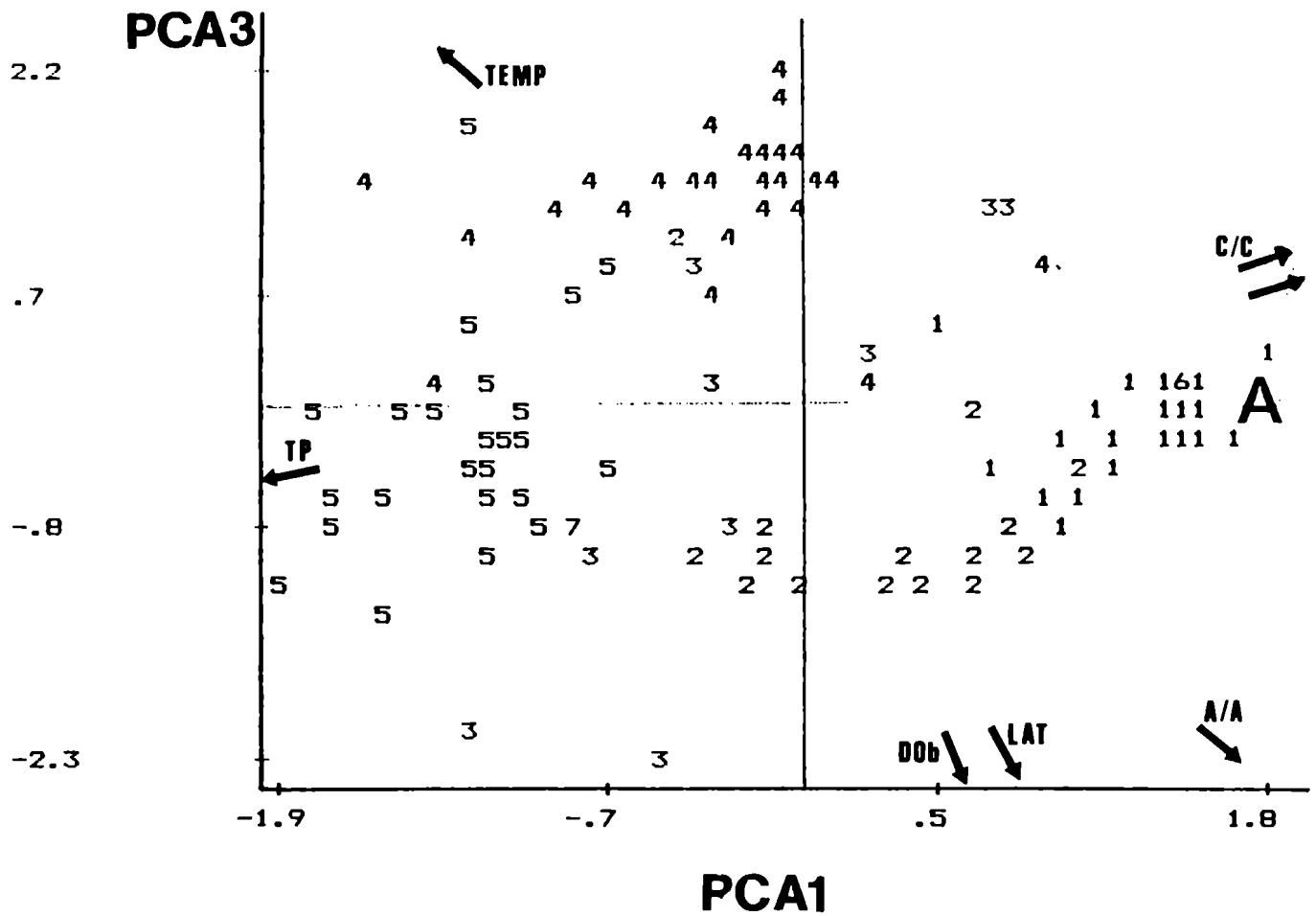


Figura 18c. Idem Fig. 18a. (1), lagos de origen glacial; (2), lagos de precordillera; (3), lagos en planicie patagónica; (4), embalses sobre valle de río; (5), lagunas pampásicas; (6), embalse construido sobre lago; (7), lagunas pampásicas en zona de sierras.

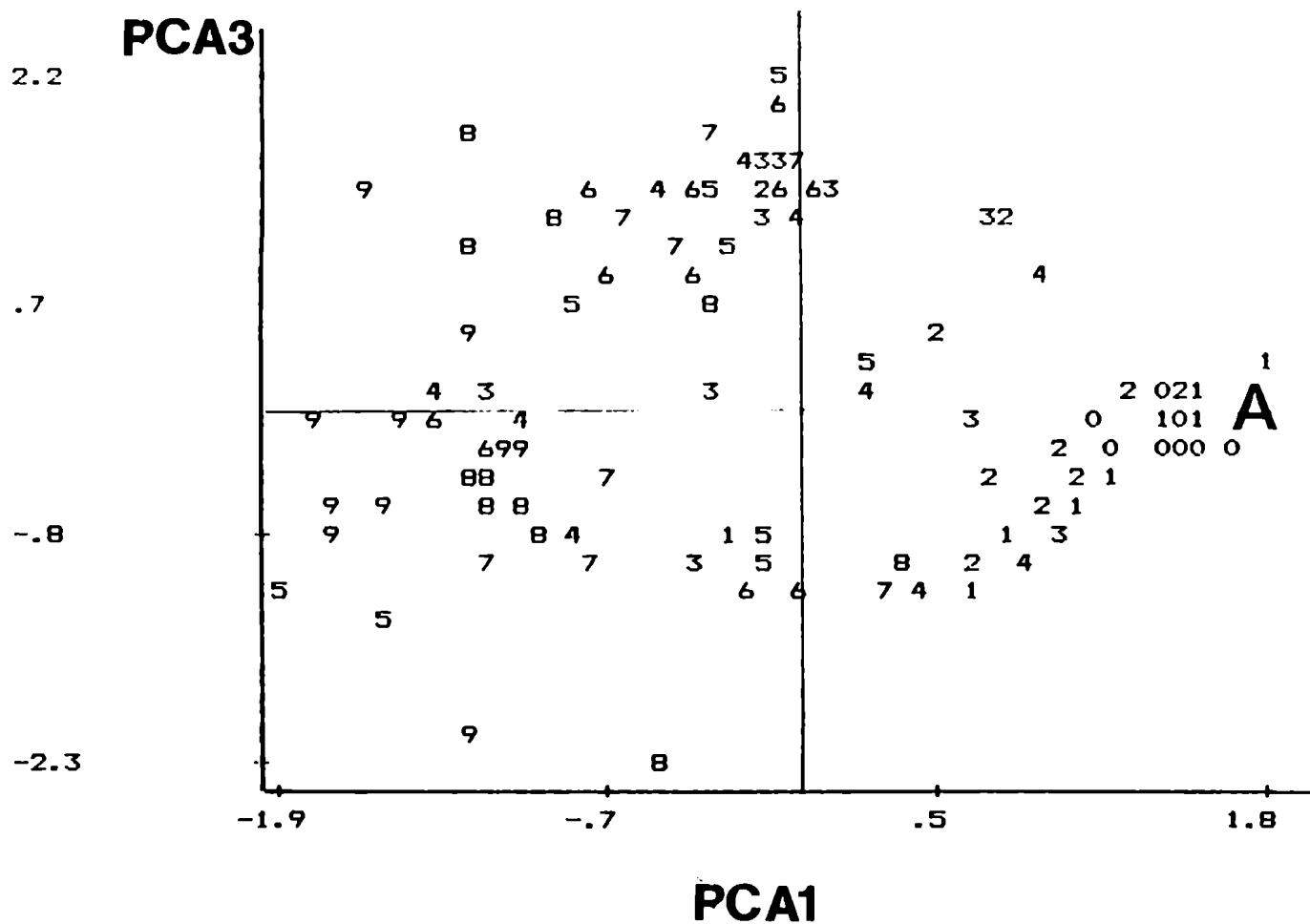


Figura 18d. Idem Fig. 18a. Los números indican valores de CHL transformada logarítmicamente y posteriormente ordenada de 0 a 9.



de Anzulón, Río Hondo y El Cadillal. Con excepción de los lagos andinos, presentan además de relativamente altos niveles de turbidez inorgánica, una relación TN/TP baja. Esto último indicaría, que una gran proporción del TP estaría ligada al sedimento, en suspensión, y no totalmente disponible para la producción algal. Esto estaría apoyado en los relativamente altos niveles de TP detectados en estos ambientes.

Con los cinco factores con autovalores mayores que uno, o sea con aquellos que contienen mayor varianza que las variables originales estandarizadas, se realizó un análisis de factores con rotación de los mismos. El método aplicado (rotación "varimax") tiene como objetivo el rotar los ejes hacia posiciones en las cuales las proyecciones de las variables originales sobre los mismos se ubican cerca del origen o en sus extremos. Ello facilita en general la interpretación de las nuevas variables en términos de las variables originales (Davis 1986). En la Tabla 7 se presentan los factores resultantes luego del proceso de rotación.

Los cinco factores (FCA1r) siguen cargando las mismas variables que FCA1, pero se presentan las siguientes diferencias (Tablas 5,6,7 y 8):

el peso de las variables ZMEAN, TA, TP y TON, que previo a la rotación pesaban en FCA1, se distribuye en más de un factor luego de la rotación, disminuyendo su peso relativo en FCA1r. La variable C/C se distribuye en FCA1r y FCA4r.

- variables que pesaban en más de un factor previo a la rotación, pasan a pesar en un único factor con posterioridad a la misma. Por ejemplo, DOB y LAT luego de la rotación pesan significativamente en FCA3r, al igual que A/A en FCA1r, VOL VOL/PPN EN PCA2r, TN/TP en FCA4r, y PPN en FCA5r.
- variables que previo a la rotación pesaban en dos factores, tales como TEMP y FFP en FCA1 y FCA3, cambian sus pesos relativos con mayor peso en el factor en el cual previamente peso era menor.

las variables ligadas a los niveles de sales disueltas, tales como K2O y HARD, e incluso TA, cambian sus pesos relativos en los factores rotados. K2O afirma su peso relativo en FCA1r y HARD en FCA1r y FCA4r.

Como resultado de ello el factor FCA1r contrasta lagos y embalses con altos niveles de sales disueltas y relativamente altos niveles de nutrientes, ubicados en altura y en clima subtropical, con aquellos con aguas del tipo carbonato - bicarbonato, en general cálcico-magnésicas, más profundos y

Tabla 7. Análisis factorial reteniendo los primeros cinco factores para N=108 y considerando 19 variables. Primeros cinco factores.

	PCA1r	PCA2r	PCA3r	PCA4r	PCA5r	Comu- nalidad
A	-0.18	0.93	-0.12	-0.14	0.05	0.93
ZMEAN	0.57	0.64	-0.11	0.36	-0.14	0.89
TEMP	-0.43	-0.11	0.82	-0.23	0.05	0.92
FFP	-0.40	-0.09	0.84	-0.20	0.13	0.92
ALT	0.56	0.07	0.15	0.21	-0.65	0.80
TA	-0.67	-0.29	0.16	-0.58	0.09	0.90
K20	-0.89	-0.12	0.22	-0.31	-0.02	0.96
HARD	-0.87	-0.14	0.28	-0.05	-0.24	0.92
TP	-0.50	-0.36	0.21	-0.72	0.12	0.95
TON	-0.60	-0.45	0.18	-0.42	0.28	0.86
LAT	0.08	0.13	-0.94	0.03	-0.02	0.90
TN/TP	0.20	0.14	-0.17	0.87	0.08	0.84
DOb	-0.00	0.16	-0.85	-0.09	0.07	0.76
A/A	0.86	-0.22	-0.22	-0.09	0.09	0.85
C/C	0.67	0.11	-0.02	0.54	-0.27	0.82
PPN	0.24	-0.14	0.13	0.17	0.87	0.88
VOL	0.18	0.96	-0.14	0.10	-0.04	0.99
CHL~/CHL	0.03	0.25	-0.10	-0.80	-0.08	0.71
VOL/PPN	0.12	0.95	-0.16	0.06	-0.21	0.98



Tabla B. Coeficientes de correlación entre los primeros cinco factores retenidos y rotados en el análisis de factores, y distintas variables incluídas en la base de datos (N=108).

	FCA1r	FCA2r	FCA3r	FCA4r	PCA5r
A		0.93			
ZMEAN	0.57	0.64		0.36	
SDL	0.48	0.27		0.64	
TEMP	-0.43		0.82		
FFP	-0.40		0.84		
LAT			-0.94		
ALT	0.56				-0.65
TA	-0.66	-0.29		-0.58	
K20	-0.89			-0.31	
HARD	-0.87		0.28	-0.72	
TP	-0.50	-0.36		-0.42	
TON	-0.60	-0.45			0.28
TN/TP				0.87	
DOb			-0.85		
Ts	-0.36		0.80		
Tb	-0.55	-0.26	0.55	-0.28	
A/A	0.86				
C/C	0.67			0.54	-0.27
C1	-0.92			-0.29	
SD4	-0.86		0.34		

Tabla 8. cont.

	PCA1r	PCA2r	PCA3r	PCA4r	PCA5r
Ca	-0.71		0.32		-0.40
Mg	-0.86		0.27		
Na	-0.88			-0.37	
K	-0.79		0.30	-0.39	
PPN					0.87
Tw	0.43	0.55	-0.56		0.35
VOL		0.96			
CHL <sup>^</sup> /CHL		0.25		-0.80	
VOL/PPN		0.96			

transparentes (Tabla 8). PCA2r contrasta lagos y embalses en relación a su tamaño, en superficie y en volumen; los de mayor tamaño presentan, en general, los menores niveles de nutrientes.

PCA3r contrasta lagos en función de su ubicación geográfica, aquellos con las mayores estaciones de crecimiento y en clima subtropical contra los ubicados a altas latitudes y con altos niveles de oxígeno en la interfase agua-sedimento, y que además poseen, en general, altos tiempos de permanencia del agua (Tabla 8).

PCA4r contrasta lagos y embalses con altos valores de la relación TN/TP, y que en general son más transparentes y profundos, y con aguas tipo cálcico-magnésicas, con aquellos con altos niveles de turbidez de tipo inorgánico ( $\text{CHL}^{\wedge}/\text{CHL}$ ), y que en general presentan altas concentraciones de  $(\text{Ca}) + (\text{Mg})$  (HARD), de  $(\text{CO}_3^=) + (\text{CO}_3\text{H}^-)$  (TA) y de TP. El quinto factor, PCA5r, contrasta lagos ubicados en zonas de altas precipitaciones con aquellos ubicados en altitud en zonas áridas y semiáridas (Tabla 8).

En la proyección según PCA1r y PCA2r del espacio de ordenación rotado (Fig. 20a) se observa que no existe una buena separación entre los lagos andino-patagónicos y ciertos embalses del oeste y noroeste. Sin embargo puede observarse que los niveles de biomasa fitoplanctónica (Fig. 20b) aumentan hacia valores negativos de PCA1r y PCA2r (cuadrante inferior izquierdo) y hacia el extremo izquierdo del cuadrante superior izquierdo, en concomitancia con el aumento de los niveles de nutrientes, y la disminución en la profundidad media y la altitud.

La proyección sobre PCA1r y PCA2r separa los lagos andino-patagónicos (cuadrante inferior derecho) y los lagos de la Tierra del Fuego (sobre semieje negativo de PCA3r) de los embalses del oeste y noroeste, pero ciertos ambientes de la precordillera patagónica sur y lagunas ubicadas en zonas serras bonaerenses no se diferencian entre sí en el origen de coordenadas (Figuras 21a y 21b). Sin embargo los niveles de biomasa fitoplanctónica aumentan en el sentido de los semiejes negativo y positivo de PCA1r y PCA2r respectivamente, o sea en el cuadrante superior izquierdo, en concomitancia con el aumento de los niveles de nutrientes, la temperatura media anual del aire, y la temperatura en superficie durante el muestreo (Fig. 21c).

En el subespacio conformado por PCA1r y PCA4r se contrastan los lagos con altos niveles de turbidez inorgánica, dureza y en general alcalinidad total, con aquellos con bajos valores de la relación TN/TP, de mayor transparencia y en general de mayor profundidad y con aguas del tipo cálcico-magnésicas (Fig. 22). Como se vio arriba (Fig. 19) el subconjunto de lagos con clara



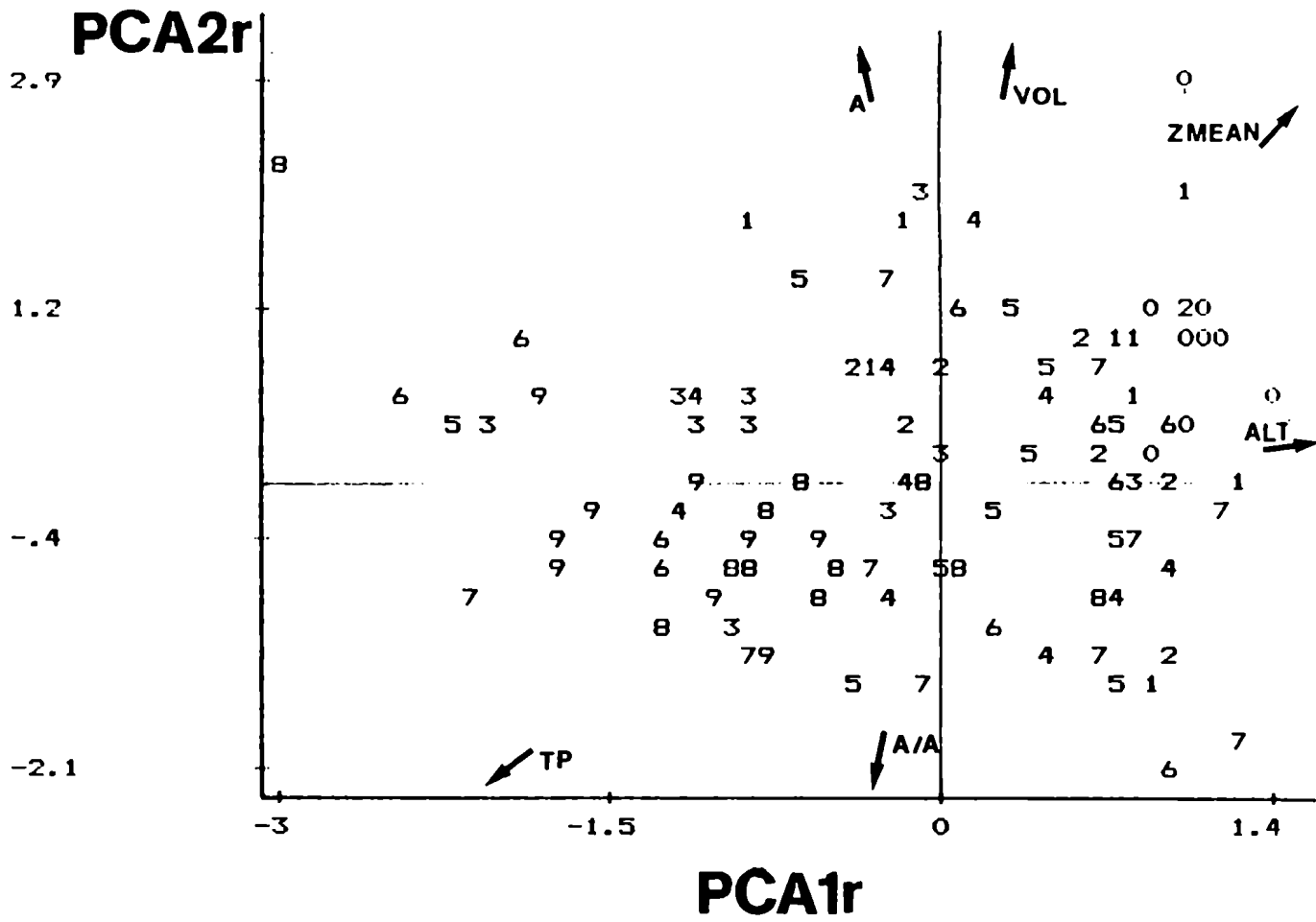


Figura 20b. Idem Fig. 20a. Los números indican valores de CHL transformada logarítmicamente y posteriormente ordenada de 0 a 9.

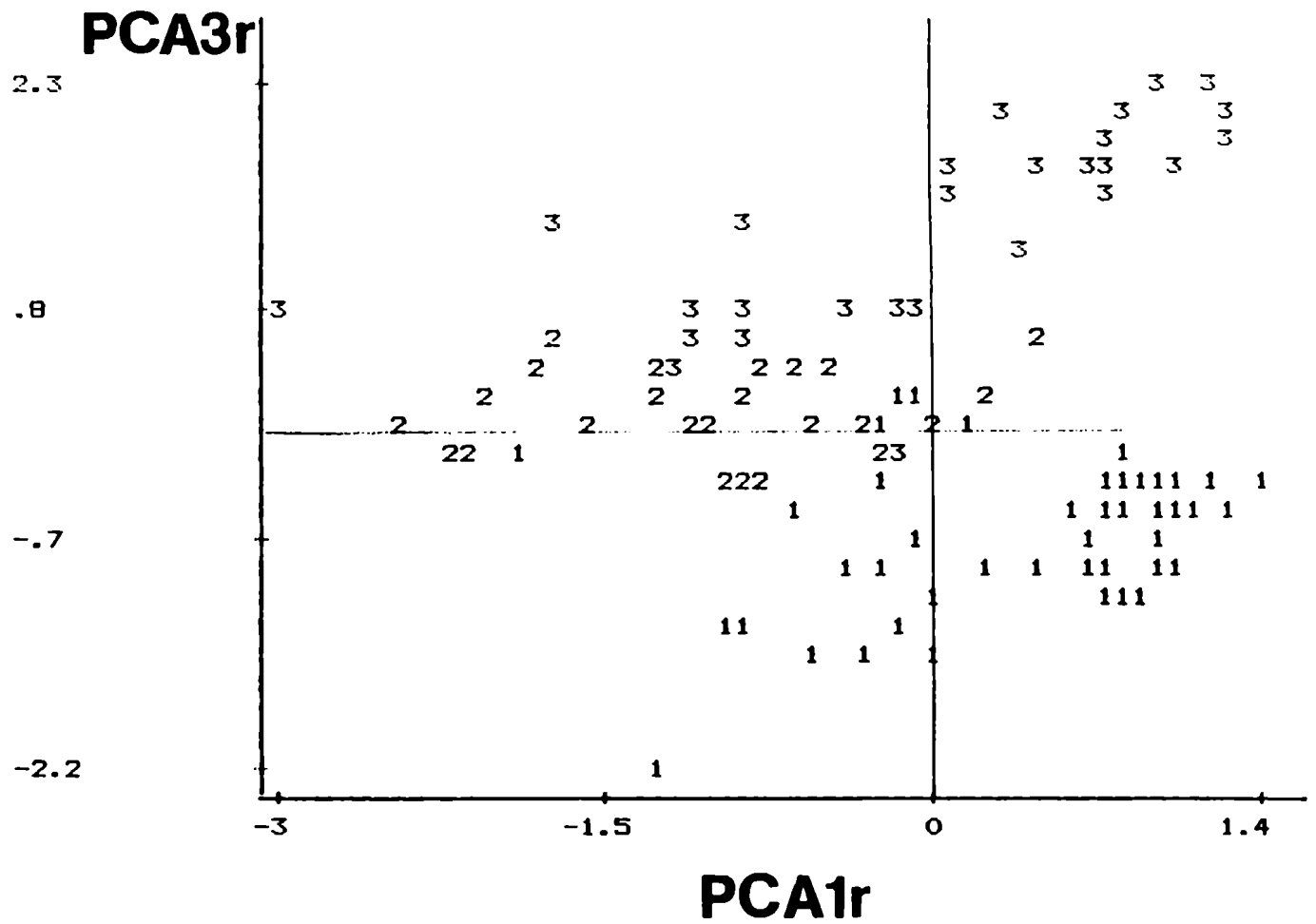


Figura 21a. Ubicación de 108 lagos y embalses en el espacio de ordenación del primer y tercer factor luego de rotación. (1), región patagónica; (2), región pampásica; (3) regiones centro-oeste y noroeste.



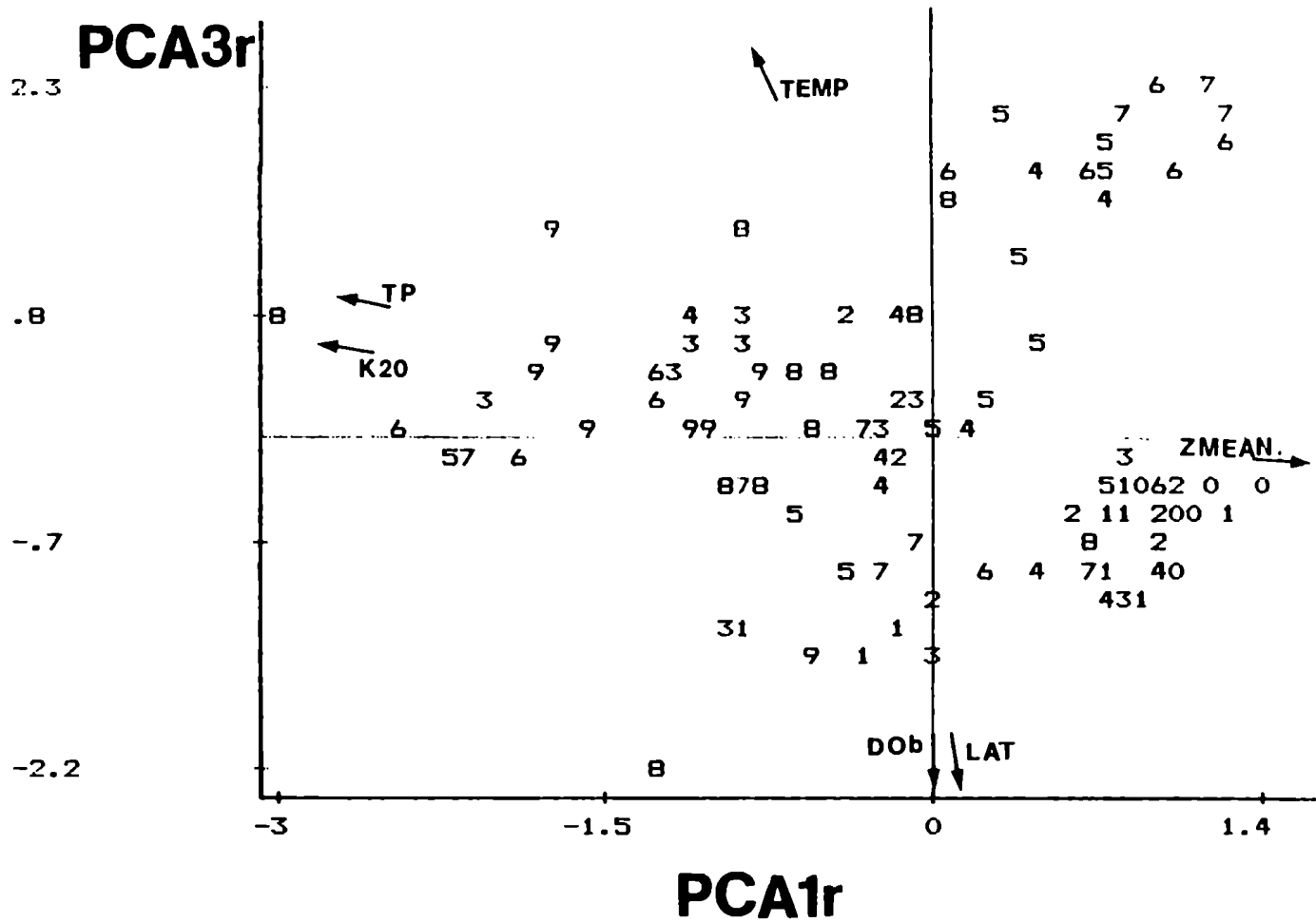


Figura 21c. Idem Fig. 21a. Los números indican valores de CHL transformada logarítmicamente y posteriormente ordenada de 0 a 9.



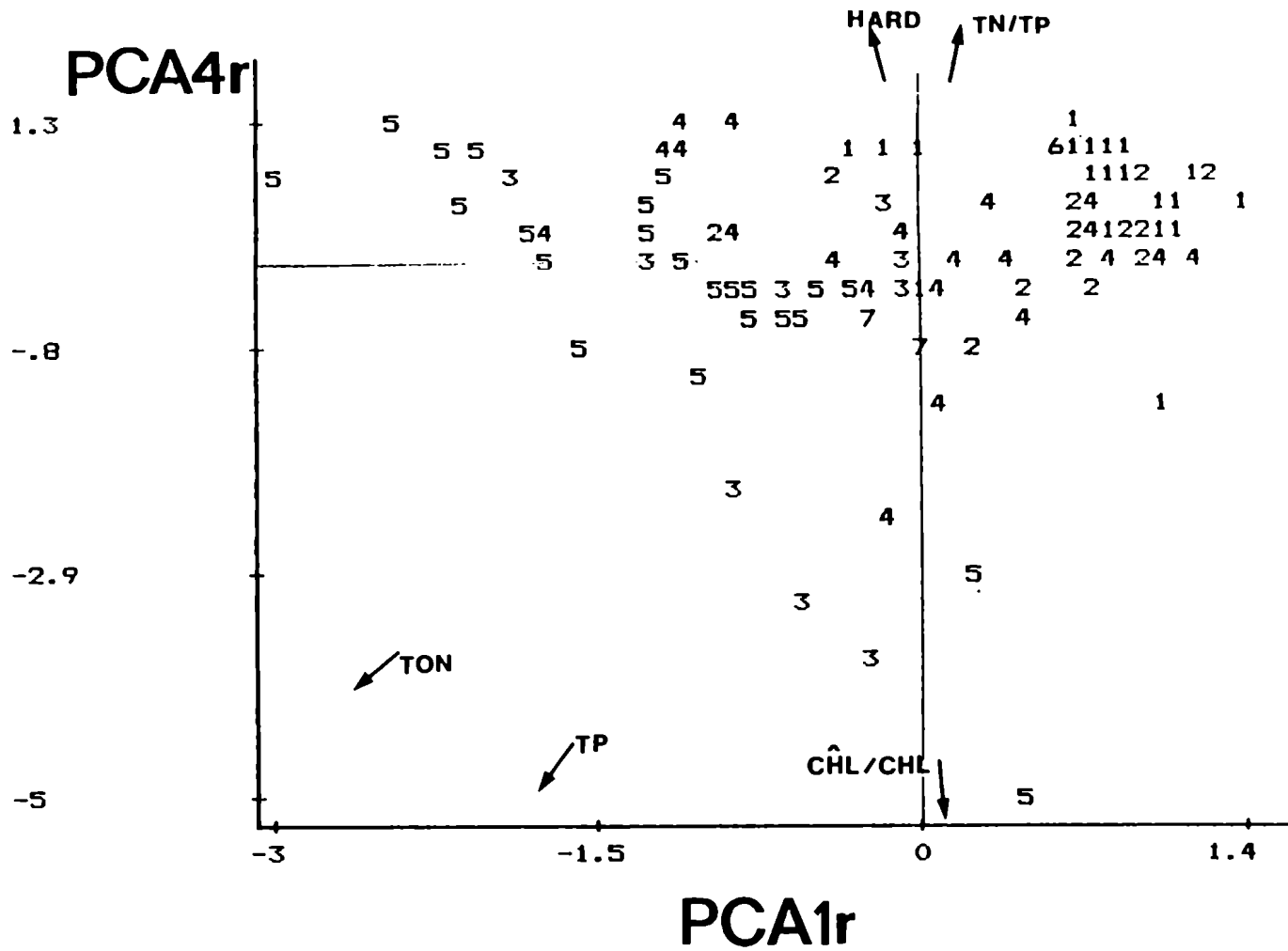


Figura 22. Ubicación de 108 lagos y embalses en el espacio de ordenación del primer y tercer factor luego de rotación. (1), lagos de origen glacial; (2), lagos de precordillera; (3), lagos en planicie patagónica; (4), embalses sobre valle de río; (5), lagunas pampásicas; (6), embalse construido sobre lago; (7), lagunas pampásicas en zona de sierras.

Tabla 9. Correlación de la biomasa fitoplanctónica (CHL,  $\text{mgm}^{-3}$ ) con las variables obtenidas por análisis de factores sin (PCAi) y con rotación (PCAir) de los ejes de ordenación (N=108).

variable (sin rotación)	CHL	variable (con rotación)	CHL
PCA1	-0.83 *	PCA1r	-0.50 *
PCA2	-0.14	PCA2r	-0.44 *
PCA3	0.01	PCA3r	-0.39 *
PCA4	-0.01	PCA4r	-0.32 *
PCA5	-0.00	PCA5r	0.12

\*  $P < 0.001$

limitación de la producción algal por limitaciones en la disponibilidad de luz, también tendría en general limitada su producción por nitrógeno, por lo menos durante el verano.

Las nuevas variables definidas a partir del análisis de componentes principales y de factores, resumen la variabilidad ambiental en la base de datos. Por otra parte, el ser ortogonales entre sí, asegura la no variación simultánea de las mismas, y por lo tanto que no estén correlacionadas entre sí. En la Tabla 9 se presentan los coeficientes de correlación de las nuevas variables con la biomasa fitoplanctónica. PCA1 es la única que llega a explicar un porcentaje de la variación en CHL ( $r^2=0.69$ ) similar al de TON ( $r^2=0.71$ , Tabla 4). PCA1 es, además, la única variable compuesta que se relaciona directa y significativamente con CHL (Tabla 9). Esto último muestra la alta interrelación existente en la base de datos entre las características climáticas, morfométricas y edáficas, pero no es de gran utilidad en el análisis de esas características por separado. La separación que se produce luego de la rotación (Tabla 5) permite avanzar en el análisis de dichas características. Se volverá sobre el particular cuando se realice el análisis de regresión.

### 3.3.3. Relaciones entre la biomasa del fitoplancton y niveles de nutrientes, factores climáticos y morfométricos.

- Homogeneización paulatina de la base de datos.

Para el conjunto de lagos y embalses más amplio (CLORO111, N=111) TON, TP, ZMEAN y TEMP explican un 72, 60, 63 y 47% de la varianza de CHL, respectivamente. Para el conjunto CLORO108 la variación de CHL explicada por las mismas variables es de 71, 62, 63 y 46% respectivamente (Tabla 4). En las figuras 1A a 8A (Apendice A) se representan los valores de CHL versus TP, TON, ZMEAN y TEMP para el conjunto total de lagos.

La regresión de CHL en TP es altamente significativa; tanto la ordenada al origen como la pendiente son significativamente distintas de cero (Tabla 10). El coeficiente de regresión ( $b=0.827$ ) es similar al obtenido para otros conjuntos de lagos en los cuales CHL correlaciona significativamente tanto con TP como con TN (Canfield 1983), o en conjuntos de lagos y embalses sumamente heterogéneos incluyendo además de lagos limitados por P, lagos limitados por N y con distintos niveles de turbidez inorgánica (Hern et al. 1981). En los conjuntos CLORO111 Y CLORO108 están incluidos lagos turbios y con valores de TN/TP menores a 22. Varios de ellos son los que se apartan más negativamente de la curva de regresión CHL-TP (Fig. 23). La regresión de CHL en TON resulta de mayor significación que la de CHL en TP (Tabla 11). Las desviaciones de los lagos turbios de la

Tabla 10. Regresión de pigmentos totales (CHL, mg.m-3) en fósforo total (TP, mg.m-3), para CLORO111 (N=111).

Parámetro	Estimado	Error estandard	t (b=0)	P (b=0)
Intercepción	-1.3579	0.2562	-5.30	0.0000
Pendiente	0.8267	0.0648	12.76	0.0000

Análisis de la varianza

Fuente	gl	Suma de Cuadrados	Cuadrado medio	F	P > F
modelo	1	260.450	260.450	162.91	0.00000
error	109	174.267	1.599		
total	110	434.717			

RMSE = 1.2644

R<sup>2</sup> = 0.599

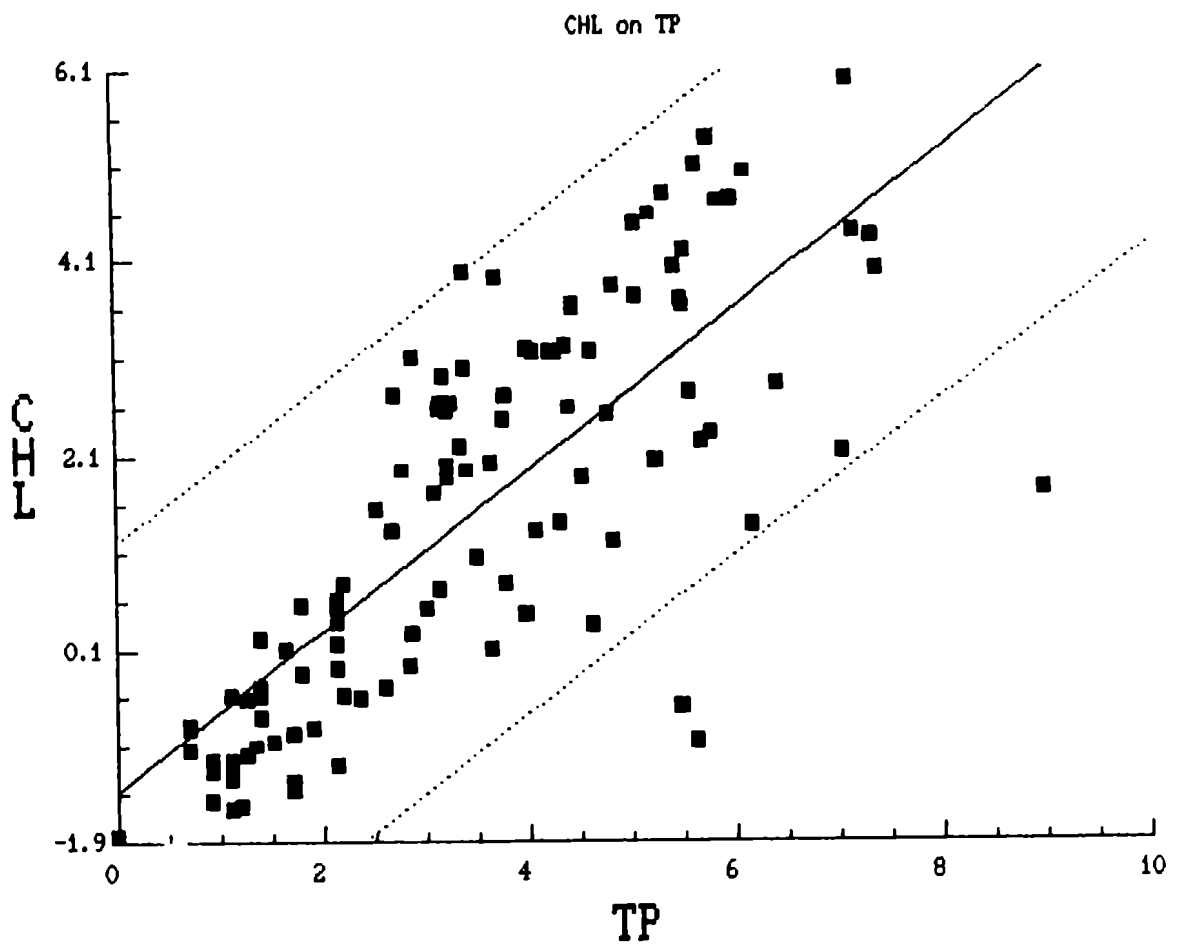


Figura 23. Relación entre las concentraciones de clorofila (CHL,  $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) y de fósforo total (TP,  $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) en verano, para 111 lagos y embalses. Ambas variables transformadas logarítmicamente.

línea de regresión es menos pronunciada (Fig. 24). En ambas regresiones la suma de residuos de los ambientes con bajos niveles de nutrientes es negativa, en cambio para los ambientes con niveles medios y altos, dicha suma es positiva (Figuras 23 y 24). Ello estaría indicando, que otros factores, aparte de los nutrientes, están involucrados en la determinación de los niveles de CHL.

Como era de esperar, la relación entre los niveles de biomasa fitoplanctónica y la transparencia del agua es altamente significativa (Tabla 12). Sin embargo, el efecto de los ambientes con altos niveles de turbidez inorgánica es en esta regresión más evidente (Fig. 25), con varios ambientes que tienen bajas transparencias y niveles de CHL muy inferiores a los predichos por la curva de regresión (Tabla 12).

En la base total de datos (CLORO111) hay 8 lagos y embalses con  $TN/TP < 8$ . Cuando estos son eliminados (MAS08, Tabla 3) TP pasa a ser la variable que explica el mayor porcentaje de la varianza de CHL ( $r^2=0.78$ , Tabla 13). El coeficiente de regresión correspondiente a TP (pendiente) aumenta significativamente y pasa de 0.83 a 1.08. Un resultado similar se obtiene cuando a partir de CLORO108 se eliminan los ambientes con  $CHL^*/CHL < 7$  (Tabla 13). En este subconjunto TON, ZMEAN y TEMP explican un 73, 62 y 53% respectivamente de la variación en CHL. SDL aumenta un 10% en la explicación de la varianza de CHL en concordancia con la eliminación de los lagos con mayores valores de  $CHL^*/CHL$  ( $r^2=0.84$ , Tabla 14). La eliminación de los lagos con ZMEAN > SDL (MAS08SDL, Tabla 3) eleva aun más el coeficiente de determinación ( $r^2=0.83$ ) de la regresión CHL-TP (Tabla 13) al igual que el coeficiente de regresión de TP en la misma ( $b=1.12$ ). Los lagos con ZMEAN < SDL mostraron, en general, un desarrollo importante de la macrofitia arraigada durante los muestreos. La macrofitia acuática ha sido citada como un factor limitante del fitoplancton (Canfield et al. 1984). Por otra parte, la turbidez de origen no algal puede inhibir o limitar el desarrollo del fitoplancton (Hoyer y Jones 1983).

Cuando se eliminan de CLORO111 los ambientes con  $TN/TP > 22$  (MAS22, N=97), TP explica un 81% de la variación en CHL. Cuando posteriormente se eliminan los lagos poco profundos con ZMEAN > SDL (MAS22SDL, NA=89) dicho porcentaje aumenta a un 86% y el coeficiente de regresión a  $b=1.20$  (Tabla 13). Cuando de este último se eliminan tres ambientes con altos niveles de turbidez inorgánica (MAS22TRI, N=86), la ecuación de regresión CHL-TP no varía apreciablemente (Tabla 13). Para esta última, un 23% de los lagos y embalses caen por fuera de las líneas predictivas al 95% de la ecuación de Jones y Bachmann (1976) para lagos naturales. Las regresiones CHL-TP para MAS22SDL y MAS22TRI son similares a las obtenidas por Schindler (1978) para un conjunto de lagos y embalses distribuidos en un rango amplio de latitudes, aunque con la gran mayoría de ellos situados en el hemisferio norte. Son

Tabla 11. Regresión de pigmentos totales (CHL, mg.m<sup>-3</sup>) en nitrógeno orgánico total (TON, uM), para CLORO111 (N=111).

Parámetro	Estimado	Error estandard	t (b=0)	P (b=0)
Intercepción	-4.0109	0.3434	-11.68	0.0000
Pendiente	1.4297	0.0848	16.87	0.0000

Análisis de la varianza

Fuente	gl	Suma de Cuadrados	Cuadrado medio	F	P > F
modelo	1	314.310	314.310	284.53	0.00000
error	109	120.407	1.105		
total	110	434.717			

RMSE = 1.0510

R<sup>2</sup> = 0.723

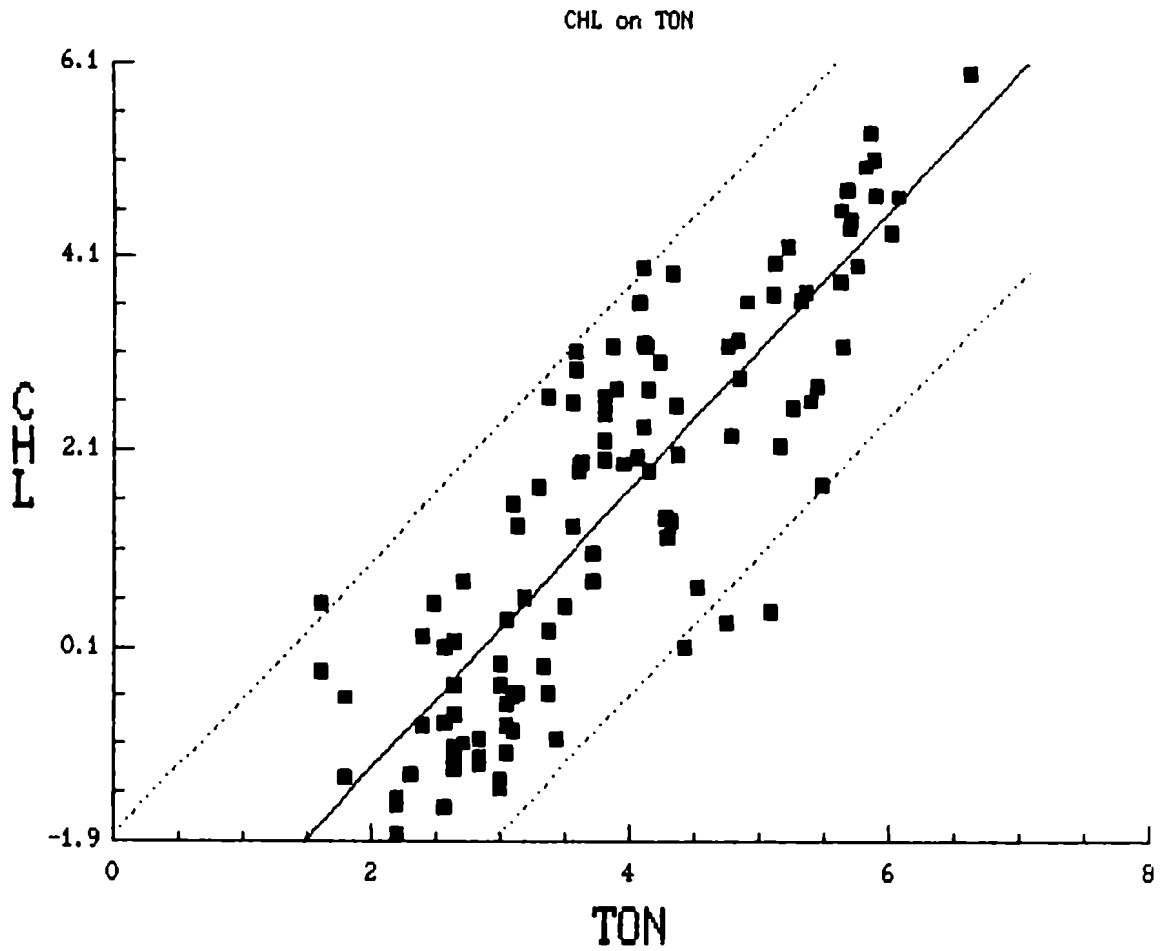


Figura 24. Relación entre las concentraciones de clorofila (CHL,  $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) y de nitrógeno orgánico total (TON,  $\mu\text{M}$ ) en verano, para 111 lagos y embalses. Ambas variables transformadas logarítmicamente.



Tabla 12. Regresión de pigmentos totales (CHL, mg.m<sup>-3</sup>) en la lectura del disco de Secchi (SDL, m), para CLORO111 (N=111).

Parámetro	Estimado	Error estándar	t (b=0)	P (b=0)
Intercepción	2.2855	0.1062	21.52	0.0000
Pendiente	-1.1631	0.0664	-17.50	0.0000

Análisis de la varianza

Fuente	gl	Suma de Cuadrados	Cuadrado medio	F	P > F
modelo	1	320.651	320.651	306.41	0.00000
error	109	114.066	1.046		
total	110	434.717			

RMSE = 1.0230

R<sup>2</sup> = 0.738

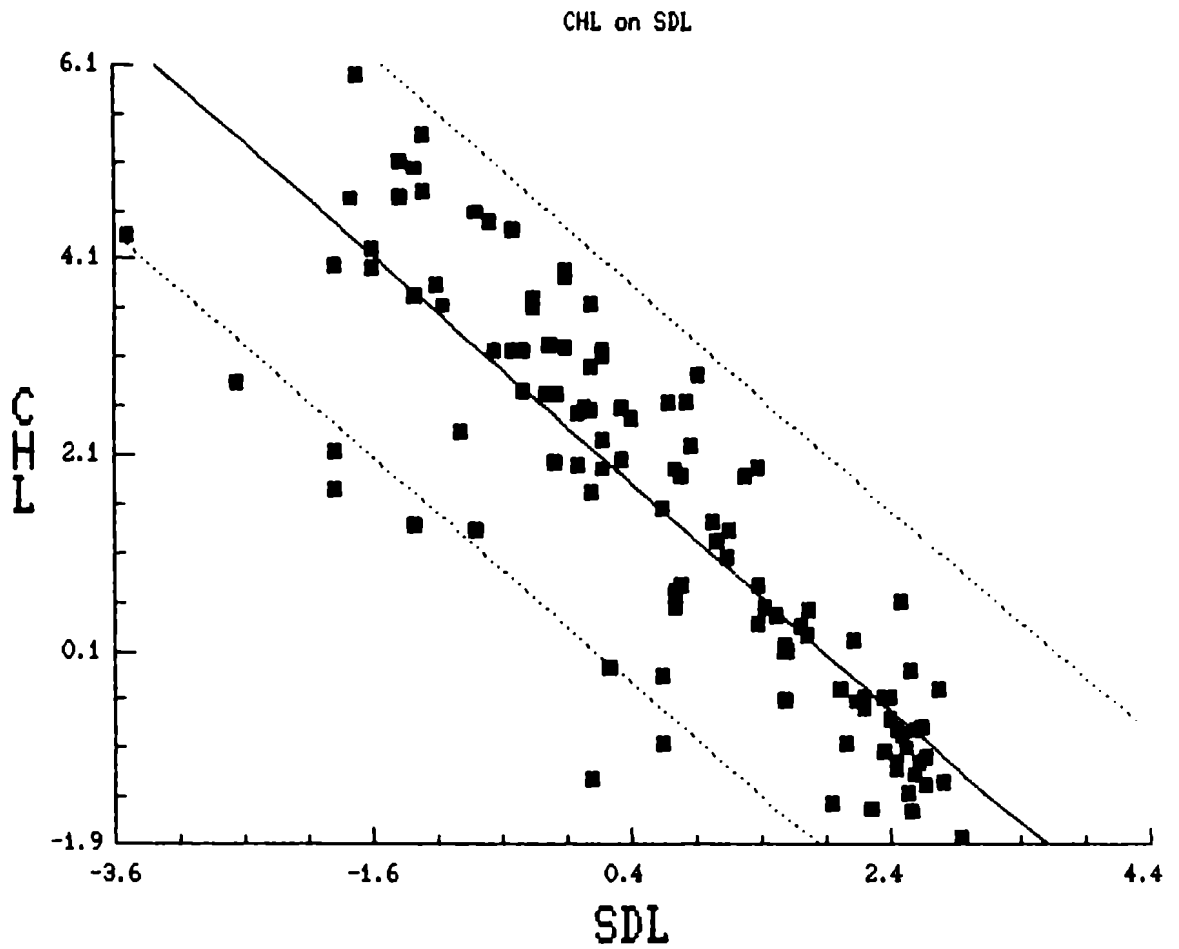


Figura 25. Relación entre la concentración de clorofila (CHL,  $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) y la lectura del disco de Secchi (SDL, m) en verano, para 111 lagos y embalses. Ambas variables transformadas logarítmicamente.

Tabla 13. Relaciones entre clorofila total (CHL, mg.m<sup>-3</sup>) y fósforo total (TP, mg.m<sup>-3</sup>) o nitrógeno orgánico total (TON, uM), para distintos niveles de homogeneidad de la base de datos.

Base	N	Ecuación	r <sup>2</sup>	RMSE	F
CLOR0111	111	log <sub>e</sub> CHL = -1.358 + 0.83 log <sub>e</sub> TP	0.599	1.264	162.91
CLOR0111	111	log <sub>e</sub> CHL = -4.011 + 1.43 log <sub>e</sub> TON	0.723	1.051	284.53
CLOR0108	108	log <sub>e</sub> CHL = -1.395 + 0.85 log <sub>e</sub> TP	0.616	1.222	169.83
CLOR0108	108	log <sub>e</sub> CHL = -3.963 + 1.42 log <sub>e</sub> TON	0.711	1.060	260.61
MAS08	102	log <sub>e</sub> CHL = -1.988 + 1.08 log <sub>e</sub> TP	0.781	0.945	356.80
MAS08SDL	93	log <sub>e</sub> CHL = -1.984 + 1.12 log <sub>e</sub> TP	0.833	0.852	452.42
CLOZ00TRI	98	log <sub>e</sub> CHL = -1.902 + 1.06 log <sub>e</sub> TP	0.765	0.968	313.19
MAS22	97	log <sub>e</sub> CHL = -2.153 + 1.16 log <sub>e</sub> TP	0.810	0.888	403.96
MEN22	14	log <sub>e</sub> CHL = -5.460 + 1.62 log <sub>e</sub> TON	0.770	0.805	40.05
MAS22SDL	89	log <sub>e</sub> CHL = -2.151 + 1.20 log <sub>e</sub> TP	0.860	0.784	534.30
MAS22TRI	86	log <sub>e</sub> CHL = -2.120 + 1.20 log <sub>e</sub> TP	0.867	0.767	546.82
CLOTRI22	84	log <sub>e</sub> CHL = -2.121 + 1.20 log <sub>e</sub> TP	0.862	0.776	509.89
CLOZ0022	83	log <sub>e</sub> CHL = -2.139 + 1.22 log <sub>e</sub> TP	0.873	0.748	557.14
MAS35	82	log <sub>e</sub> CHL = -2.273 + 1.22 log <sub>e</sub> TP	0.779	0.899	281.15
MAS35SDL	75	log <sub>e</sub> CHL = -2.341 + 1.29 log <sub>e</sub> TP	0.850	0.766	412.83
MAS35TRI	70	log <sub>e</sub> CHL = -2.324 + 1.30 log <sub>e</sub> TP	0.864	0.742	432.96
MEN37	30	log <sub>e</sub> CHL = -2.8022 + 1.20 log <sub>e</sub> TON	0.667	1.623	56.13
MAS37TRI	66	log <sub>e</sub> CHL = -2.428 + 1.36 log <sub>e</sub> TP	0.866	0.729	413.03
MAS37ION	48	log <sub>e</sub> CHL = -2.608 + 1.46 log <sub>e</sub> TP	0.795	0.795	178.47
MAS47ION	42	log <sub>e</sub> CHL = -2.713 + 1.55 log <sub>e</sub> TP	0.801	0.770	161.12

test de F, P<0.001

tambien similares a las desarrolladas por White (1983) para un conjunto de lagos neozelandeses, Frepas y Trew (1983) para un conjunto de lagos poco profundos (ZMEAN < 20.0m) del oeste de Canadá, y a la obtenida por el Programa Nacional de Eutroficación en Estados Unidos (NES 1974) luego de Nicholls y Dillon (1978) (ver Tabla 1A, Apéndice).

Al igual que en MAS08, el eliminar de MAS22 los ambientes con ZMEAN < SDL y los ambientes turbios, aumenta el coeficiente de determinación de la regresión CHL-SDL desde  $r^2=0.83$  a  $r^2=0.90$  en MAS22TRI (N=86) y a  $r^2=0.91$  en CLOTRI22 (N=84). El coeficiente de regresión aumenta en valor absoluto pasando de  $b=-1.37$  a  $b=-1.44$  (Tabla 14).

En el conjunto MEN22 (N=14, Tabla 3), complementario de MAS22, TON es la variable que explica un mayor porcentaje de la variación en CHL ( $r^2=0.77$ , Tabla 13). En cambio, TP solo explica un 17% de dicha variación. Esto era de esperar dado que en MEN22 todos los lagos y embalses estarían claramente limitados por N durante el verano.

El eliminar los ambientes con altos niveles de turbidez ( $CHL^*/CHL > 7$ ) y aquellos limitados por nitrógeno ( $TN/TP < 22$ ) o con abundante desarrollo de la macrofitia arraigada (ZMEAN < SDL) conduce, además de a un aumento de la varianza explicada (Tablas 15 y 16), a que los residuos de las regresiones CHL-TP y CHL-SDL se distribuyan mas homogéneamente (Figuras 26 y 27).

Ha sido sugerido por Sakamoto (1966) y por Forsberg et al. (1978) que el P es en general el factor controlante del crecimiento algal en aguas con  $TN/TP > 37.6$ . Por otra parte Smith (1979) sugirió que el P es el principal factor controlante de la fotosíntesis cuando  $TN/TP > 46.5$ . Cuando a partir de MAS22SDL se eliminan los lagos y embalses con  $TN/TP < 35$  (MAS35SDL, N=75), la varianza de CHL explicada por TP prácticamente no varía pero el coeficiente de regresión pasa de  $b=1.20$  a  $b=1.29$  (Tabla 13). Cuando posteriormente se eliminan los ambientes con  $TN/TP < 37$  y  $COLOR > 100$ , y cuatro ambientes con alta turbidez inorgánica (MAS37TRI, N=66), el coeficiente de regresión se eleva a  $b=1.36$  (Tabla 13). En este conjunto, ZMEAN y TEMP explican un 75 y 57% respectivamente de la variación en CHL. En el subconjunto complementario de MEN08 y MAS37 ( $37 > TN/TP > 8$ ) (N=21), TON y TP explican un 76 y 66% de la variación en CHL respectivamente.

En el subconjunto MAS37TRI (N=66) aun estan representados ambientes correspondientes a todas las regiones geográficas de Argentina, abarcando el rango de variación del conjunto total (N=111) en lo que respecta a LAT, ALT, TEMP y ZMEAN. La ecuación de regresión CHL-TP es similar a la obtenida por Fridmore et al.

Tabla 14. Relaciones de clorofila total (CHL, mg.m<sup>-3</sup>) con la lectura del disco de Secchi (SDL, m) para distintos niveles de homogeneidad de la base de datos.

Base	N	Ecuación	r <sup>2</sup>	RMSE	F
CLORO111	111	log <sub>e</sub> CHL = 2.285 - 1.16 log <sub>e</sub> SDL	0.738	1.023	306.41
CLORO108	108	log <sub>e</sub> CHL = 2.270 - 1.15 log <sub>e</sub> SDL	0.727	1.030	282.74
MAS08	102	log <sub>e</sub> CHL = 2.614 - 1.38 log <sub>e</sub> SDL	0.835	0.821	505.56
MAS08SDL	93	log <sub>e</sub> CHL = 2.618 - 1.39 log <sub>e</sub> SDL	0.837	0.841	466.47
CLOZOOTRI	98	log <sub>e</sub> CHL = 2.718 - 1.40 log <sub>e</sub> SDL	0.895	0.647	821.41
MAS22	97	log <sub>e</sub> CHL = 2.606 - 1.37 log <sub>e</sub> SDL	0.832	0.833	471.71
MEN22	14	log <sub>e</sub> CHL = 1.673 - 0.70 log <sub>e</sub> SDL	0.450	1.243	9.82*
MAS22SDL	89	log <sub>e</sub> CHL = 2.611 - 1.39 log <sub>e</sub> SDL	0.835	0.851	439.55
MAS22TRI	86	log <sub>e</sub> CHL = 2.748 - 1.44 log <sub>e</sub> SDL	0.900	0.663	759.22
CLOTRI22	84	log <sub>e</sub> CHL = 2.763 - 1.43 log <sub>e</sub> SDL	0.908	0.633	806.50
MAS35	82	log <sub>e</sub> CHL = 2.640 - 1.39 log <sub>e</sub> SDL	0.828	0.792	385.54
MAS35SDL	75	log <sub>e</sub> CHL = 2.655 - 1.41 log <sub>e</sub> SDL	0.834	0.804	367.36
MAS35TRI	70	log <sub>e</sub> CHL = 2.8369 - 1.47 log <sub>e</sub> SDL	0.912	0.598	703.77
MAS37TRI	66	log <sub>e</sub> CHL = 2.845 - 1.48 log <sub>e</sub> SDL	0.903	0.622	592.49
MAS37ION	48	log <sub>e</sub> CHL = 2.999 - 1.54 log <sub>e</sub> SDL	0.876	0.618	325.81
MAS47ION	42	log <sub>e</sub> CHL = 3.009 - 1.55 log <sub>e</sub> SDL	0.865	0.636	255.13

test de F, P<0.001; \*, P<0.01

Tabla 15. Regresión de pigmentos totales (CHL, mg.m<sup>-3</sup>) en la lectura del disco de Secchi (SDL, m), para CLOTRI22 (N=84).

Parámetro	Estimado	Error estandard	t (b=0)	P (b=0)
Intercepción	2.7633	0.0811	34.08	0.0000
Pendiente	-1.4341	0.0505	-28.40	0.0000

Análisis de la varianza

Fuente	gl	Suma de Cuadrados	Cuadrado medio	F	P > F
modelo	1	323.323	323.323	806.50	0.00000
error	82	32.874	0.409		
total	83	356.197			

RSME = 0.6332

R<sup>2</sup> = 0.908

Tabla 16. Regresión de pigmentos totales (CHL, mg.m<sup>-3</sup>) en fósforo total (TP, mg.m<sup>-3</sup>), para CLOTRI22 (N=84).

Parámetro	Estimado	Error estándar	t (b=0)	P (b=0)
Intercepción	-2.1212	0.1836	-11.55	0.0000
Pendiente	1.2023	0.0532	22.58	0.0000

Análisis de la varianza

Fuente	gl	Suma de Cuadrados	Cuadrado medio	F	P > F
modelo	1	306.849	306.849	509.89	0.00000
error	82	49.35	0.602		
total	83				

RMSE = 0.7758

R<sup>2</sup> = 0.862

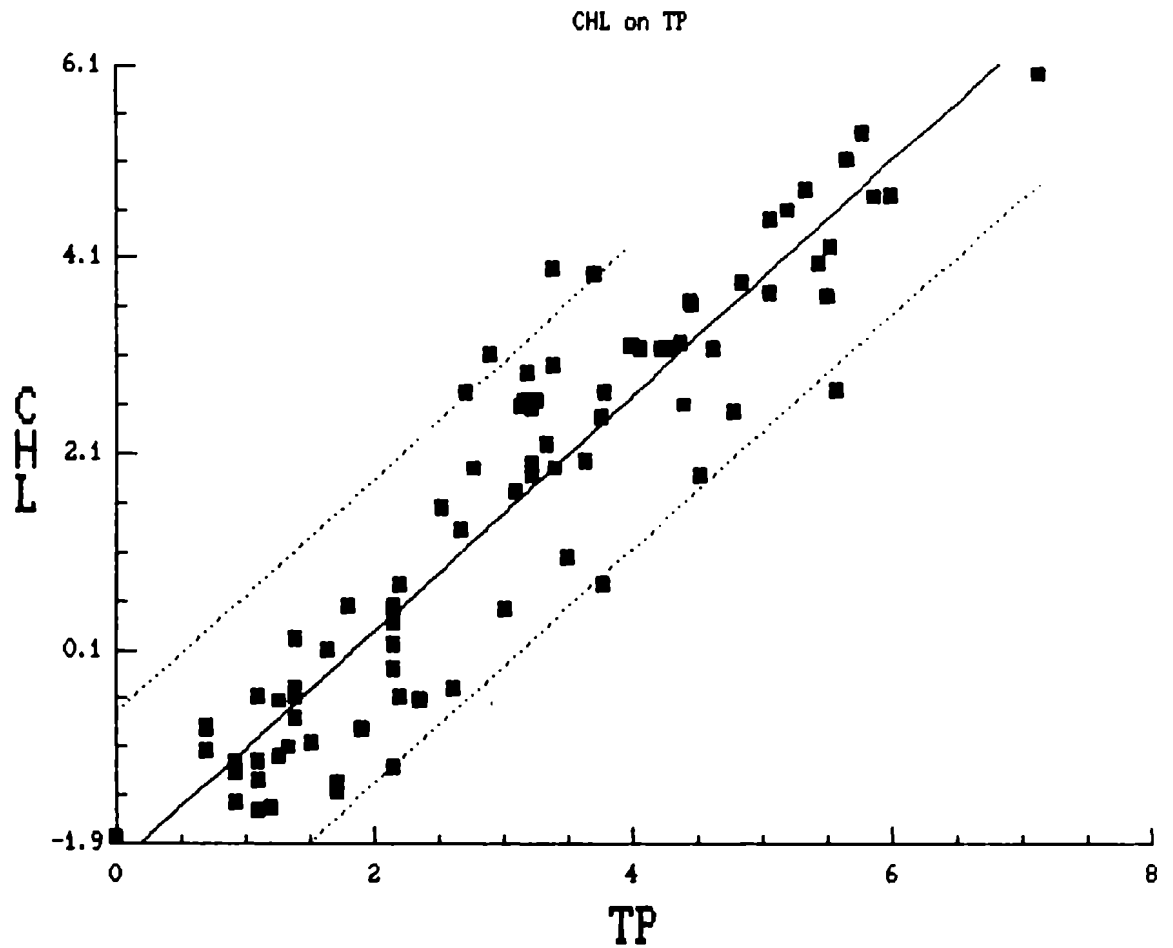


Figura 26. Relación entre las concentraciones de clorofila (CHL,  $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) y de fósforo total (TP,  $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) en verano, para el conjunto CLOZ0022 (N=83). Ambas variables transformadas logarítmicamente.



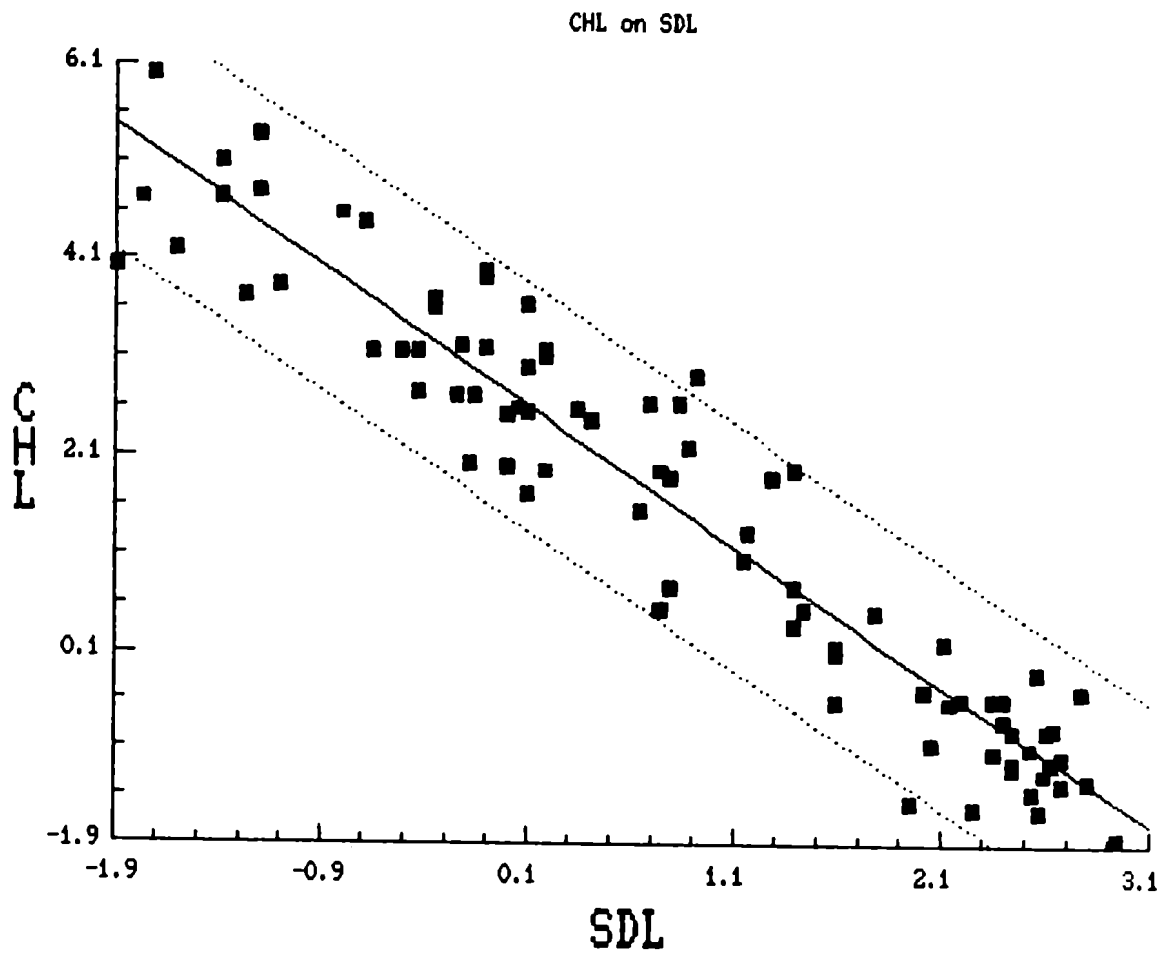


Figura 27. Relación entre la concentración de clorofila (CHL,  $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) y la lectura del disco de Secchi (SDL, m) para el conjunto CLOZ0022 (N=83). Ambas variables transformadas logarítmicamente.

(1985) para un conjunto de lagos de Nueva Zelanda (Tabla 1A, Apéndice).

Cuando a partir de MAS37TRI se eliminan los ambientes con un tipo de agua distinto al carbonato-bicarbonato-cálcico-magnésico, o sea aquellos con A/A y C/C menores que uno (MAS37ION, N=48), la varianza de CHL explicada por TP se reduce al 80%. Sin embargo, el coeficiente de regresión aumenta a  $b=1.46$  (Tabla 13). Esta ecuación es similar a la desarrollada por Dillon y Rigler (1974) para la relación entre TP en primavera y CHL en verano, y a aquellas obtenidas por Carlson (1977) y por Jones y Bachmann (1976) para concentraciones medias durante el verano en lagos naturales (ver Tabla 1A, Apéndice). Cuando finalmente a partir de MAS37ION se eliminan los seis ambientes con  $TN/TP < 47$  (MAS47ION, NA=42) el coeficiente de determinación no varía ( $r^2=0.80$ ) y el coeficiente de correlación aumenta a  $b=1.55$ , cercano al obtenido por Dillon y Rigler (1974) a partir de los datos de Sakamoto (1966) para lagos japoneses.

A partir del subconjunto MAS37ION dejan de estar presentes en el análisis los lagos poco profundos (lagunas) de la pampasia con relaciones A/A y C/C menores a uno. Parte del aumento en el coeficiente de regresión de TP en la regresión CHL-TP al pasar de MAS37TRI a MAS37ION podría deberse a que en ese paso se eliminan la mayoría de los ambientes de MAS37TRI con profundidad media menor a 3.3 m, y en los cuales podría ser aun de importancia la limitación por turbidez no algal o por la presencia de sustancias coloreadas. Esto se apoyaría en la disminución del coeficiente de regresión desde  $b=-1.48$  a  $b=-1.54$  en la regresión CHL-TP. Por otra parte, al pasar de MAS37ION a MAS47ION,  $b$  en la regresión CHL-SDL se mantiene prácticamente constante y aumenta en la regresión CHL-TP. Esto último apoyaría que aun en MAS37ION estaban incluidos ambientes con una posible limitación por N.

Una amplia gama de modelos de regresión CHL-TP han sido obtenidos para distintos conjuntos de lagos a nivel mundial, distribuidos en varios continentes y en distintas zonas climáticas (Tabla 1A). El mismo tipo de modelos se obtiene a partir del conjunto de lagos y embalses de Argentina luego de un adecuado y paulatino proceso de tamizado de datos ("data screening"). Este proceso fue realizado sin utilizar ningún tipo de técnica estadística de tamizado de datos, por ej. búsqueda de casos excepcionales ("outliers") o de separación de casos. Se trató de identificar, en cada caso, los procesos subyacentes a un dado estado, por ejemplo, limitación por turbidez no algal, tipo de nutriente limitante, N o P, y la relación límite entre la profundidad de la zona fótica y la profundidad del lago (ZMEAN SDL). Con respecto a los primeros dos factores, la heterogeneidad debida a absorción de la luz por factores no algales y a la limitación por N ha sido reiteradamente mencionada en la literatura (Sakamoto 1966; Walmsley y Butty 1980; Canfield y

Bachmann 1981; Jones y Novak 1981; Verduin et al. 1978; Rusich 1983; OECD 1982; Dillon et al. 1988).

Segun Dillon et al. (1988), la ecuación de Dillon y Rigler (1974)

$$\log_e \text{CHL} = -2.62 + 1.45 \log_e \text{TP}$$

es válida sólo para lagos oligo- y mesotróficos de aguas blandas y de baja salinidad. Lo mismo es aproximadamente valido para la ecuación correspondiente a MAS37ION (N=48)

$$\log_e \text{CHL} = -2.61 + 1.46 \log_e \text{TP}$$

en la cual todos los lagos son del tipo carbonato-bicarbonato-cálcico-magnésico, aunque un 12.5% de ellos con  $\text{K}_{20} > 160 \text{ uS.cm}^{-1}$  y con un máximo de  $360 \text{ uS.cm}^{-1}$ . Un 35% de los lagos y embalses en MAS37ION presentaron  $\text{CHL} > 5.0 \text{ mg.m}^{-3}$ , límite arbitrario adoptado por Dillon y Rigler (1975) entre lagos mesotróficos y eutróficos, con un máximo de  $54.1 \text{ mg.m}^{-3}$  (lago Los Mosquitos). La reducción del rango de variación de algunas de las variables tales como  $\text{TN/TP}$ ,  $\text{CHL}^{\wedge}/\text{CHL}$ ,  $\text{ZMEAN/SDL}$  y las relacionadas con la composición iónica del agua, conduce a una reducción del espacio de los estados. Es en un subespacio en el cual es válida la ecuación de Dillon y Rigler (1974) o la ecuación para MAS37TRI.

En CLORO111 la variable TON es la que explica un mayor porcentaje de la variación en CHL ( $r^2=0.72$ ) y lo mismo ocurre en CLORO108 ( $r^2=0.71$ ). Sin embargo, cuando a partir de CLORO111 (o CLORO108) se eliminan los ambientes con  $\text{TN/TP} < 8$  (CLORO108, N=102) o los ambientes con  $\text{CHL}^{\wedge}/\text{CHL} > 7$  (CLOZOOTRI, N=98), TP pasa a ser la variable que explica un mayor porcentaje de la variación en CHL (Tabla 13). En CLORO111 la inclusión sucesiva de TEMP y ZMEAN en la ecuación de regresión de CHL en TON; aumenta la varianza explicada en CHL a 79 y 80%. Esta practicamente permanece constante si posteriormente se introduce TN/TP en la ecuación de regresión.

Para CLORO108, la regresión múltiple de CHL en TON o TP, y TEMP, ZMEAN,  $\text{CHL}^{\wedge}/\text{CHL}$  y TN/TP, conduce a que TEMP sea la variable más importante para explicar los residuos de la regresión CHL-TON, siguiéndole en orden de importancia  $\text{CHL}^{\wedge}/\text{CHL}$ , TN/TP y ZMEAN (Tabla 2A, Apéndice). Los residuos de la regresión CHL-TP están más relacionados con TN/TP, como es de esperar de un conjunto de lagos que incluye lagos limitados por N; a TN/TP le siguen en orden de importancia TEMP,  $\text{CHL}^{\wedge}/\text{CHL}$  y ZMEAN (Tabla 2B, Apéndice). En MAS08 (N=102), CLOZOOTRI (N=98), MAS22 (NA=97) y

MAS35 (N=82) la varianza residual de la regresión de CHL en TP y TEMP está más relacionada con TN/TP que con ZMEAN. En MEN22 (N=14) la introducción progresiva de TN/TP y TEMP luego de TON, eleva la varianza explicada desde 70 a 84 y 87% respectivamente.

En todos los casos cuando los ambientes con ZMEAN > SDL son eliminados, ZMEAN explica un porcentaje significativo de la variación de los residuos de la regresión de CHL en TP y TEMP (Tabla 17) y es la tercera variable en entrar a la ecuación en un análisis de regresión múltiple progresivo ("stepwise"). Un efecto de aumento de CHL con ZMEAN a profundidades muy bajas, la presencia de un máximo y la posterior disminución, fue observado por Sakamoto (1966) para lagos japoneses. Esta funcionalidad ha sido incorporada en el moderno modelado matemático de la relación CHL-ZMEAN (Straškraba 1978, 1982; Straškraba y Gnauck 1985).

En MAS0BSDL, TEMP y ZMEAN aumentan sucesivamente la varianza explicada en CHL-TP desde 83 a 86 y 89% respectivamente (Tabla 17). Desde MAS22 hasta MAS47ION la varianza residual de CHL-TP explicada por TEMP oscila entre el 2 y el 4%. En el caso de ZMEAN, desde MAS22SDL hasta MAS37TRI la varianza residual de CHL en TP y TEMP explicada oscila entre el 1 y el 2%. Sin embargo, a partir de MAS37ION esta aumenta al 4% (ver Tablas 4A y 5A, Apendice). La varianza residual de CHL-TP, explicada por TEMP y ZMEAN, oscila entonces entre el 4 y el 8% para los subconjuntos de lagos y embalses con TN/TP > 8 y sin ambientes con ZMEAN < SDL (Tablas 13 y 17). En el Capítulo 4 se analizará que variables internas subyacen a la relación de los residuos de CHL-TP con TEMP y ZMEAN.

- Análisis de subconjuntos complementarios según TP, TN/TP, TEMP y ZMEAN.

Con el fin de analizar el efecto de los niveles de nutrientes, TEMP, ZMEAN y TN/TP en el rango de variación total, fueron analizados varios subconjuntos complementarios para un dado nivel de homogeneidad en la base de datos.

Tres subconjuntos según TP fueron considerados en CLOZ0022 (N=83). El primero con TP mayor que 68 mg.m<sup>-3</sup> (N=22), el segundo con TP entre 58 y 10 mg.m<sup>-3</sup> (N=28), y el tercero con TP menor que 9 mg.m<sup>-3</sup> (N=33). TP explica un 60, 36 y 40% de la variación en CHL (Tabla 18). Las regresiones CHL-TP son altamente significativas (P<0.005) pero la variación en CHL explicada por TP es sustancialmente menor que en el modelo total (Tabla 13). Para el subconjunto con los niveles de TP mas elevados, TON explica una importante proporción de la varianza en CHL (r<sup>2</sup>=0.52). Para el segundo, TON explica una proporción

Tabla 17. Relaciones de clorofila total (CHL,  $\text{mgm}^{-3}$ ) con fósforo total (TP,  $\text{mgm}^{-3}$ ), temperatura media anual del aire (TEMP,  $^{\circ}\text{C}$ ) y profundidad media (ZMEAN, m) para distintos niveles de homogeneidad de la base de datos. Las variables han sido transformadas logarítmicamente con excepción de TEMP.

Base	N	coeficientes de regresión				R <sup>2</sup>	RMSE	F
		a	ZMEAN	TEMP	TP			
COLOR0111	111	0.430	-0.545	0.118	0.293	0.753	1.001	108.83
COLOR0108	108	0.421	-0.533	0.115	0.295	0.751	0.994	104.35
MAS08	102	-2.476	-	0.103	0.874	0.824	0.852	231.41
MAS08SDL	93	-0.407	-0.403	0.095	0.607	0.887	0.708	232.43
CLOZ00TRI	98	-1.452	-0.198	0.112	0.674	0.823	0.850	145.74
MAS22	97	-2.542	-	0.090	0.961	0.842	0.814	249.57
MAS22SDL	89	-0.758	-0.343	0.082	0.732	0.897	0.680	246.77
MAS22TRI	83	-0.968	-0.308	0.095	0.734	0.910	0.639	275.50
CLOTRI22	84	-0.868	-0.325	0.097	0.710	0.907	0.644	259.21
MAS35	82	-2.6045	-	0.090	0.992	0.815	0.827	174.12
MAS35SDL	75	-0.852	-0.337	0.082	0.770	0.890	0.666	190.57
MAS35TRI	70	-1.019	-0.308	0.089	0.785	0.905	0.630	209.69
MAS37TRI	66	-0.795	-0.367	0.090	0.782	0.913	0.596	217.50
MAS37ION	48	-0.162	-0.496	0.100	0.671	0.878	0.628	105.14
MAS47ION	42	-0.093	-0.552	0.080	0.739	0.867	0.646	82.62

test de F,  $P < 0.001$

( $r^2=0.56$ ) bastante mayor que lo que explica TP ( $r^2=0.36$ ). En el tercer subconjunto, la variación de CHL, explicada por TON, es prácticamente nula ( $r^2=0.00$ ). En el subconjunto con  $60 > TP > 10$  se presenta otra singularidad, el coeficiente de regresión (b) es apreciablemente mayor que en las regresiones para los otros dos subconjuntos (Fig. 28, Tabla 18). En el primer subconjunto TEMP y TN/TP incrementan sucesivamente la varianza explicada en CHL a 66 y 68%. La posterior inclusión de ZMEAN la lleva a 71% pero con un coeficiente de regresión positivo. Para el segundo subconjunto, la inclusión sucesiva de TN/TP, TEMP y ZMEAN aumenta la varianza explicada a 51, 62 y 64%. Para el tercero, con TP menor que 9 mg.m<sup>-3</sup>, la inclusión sucesiva de TEMP y ZMEAN aumenta la variabilidad explicada a 56 y 63%. TN/TP no tiene ninguna relación con la varianza residual de la regresión de CHL en TP, TEMP y ZMEAN. Resultados similares se obtienen del análisis de subconjuntos según TP para MAS22TRI (N=86) (Tabla 6A, Apéndice) y MAS35TRI (N=70) (Tabla 7A, Apéndice).

Para estudiar el efecto de la profundidad media sobre la regresión CHL-TP se consideraron tres subconjuntos complementarios a partir de MAS35TRI, eliminando previamente dos ambientes con COLOR>100 (N=68). Fueron consideradas dos subdivisiones distintas de ZMEAN (Tabla 19). En todos los casos la varianza explicada por TP es menor que en la regresión CHL-TP para el conjunto total. Para el subconjunto de los lagos más profundos, TP explica entre 29 y 50% de la variación en CHL, dependiendo del valor del límite inferior. Para lagos con ZMEAN 40 m, TON es irrelevante para explicar la variación en CHL ( $r^2=0.05$ ). Su importancia aumenta cuando se consideran lagos con ZMEAN > 31 m ( $r^2=0.20$ ). En los subconjuntos de profundidades intermedias TP explica un mayor porcentaje de la variación en CHL que TON, pero esta última variable tiene mayor importancia que en los lagos más profundos. Para los lagos y embalses menos profundos (ZMEAN menor que 9 o 10m) TON explica una mayor proporción de la variación que TP (Tabla 19). Un efecto similar al detectado para niveles intermedios de TP (Tabla 18) se observa para los lagos con profundidades intermedias, para un dado aumento en TP o TON se verifica un aumento en CHL mayor que en los otros dos subconjuntos, producto de la mayor magnitud numérica del coeficiente de regresión de TP y TON en las ecuaciones respectivas (Fig. 29).

Para el subconjunto con ZMEAN > 40 la inclusión sucesiva de TEMP y TN/TP aumenta la varianza explicada desde 29 a 49 y 55%. Un efecto similar ocurre para el subconjunto con ZMEAN > 30, aumentando desde 50 (Tabla 19) a 73 y 76%. Para los subconjuntos con profundidades intermedias, ni TN/TP ni ZMEAN tienen significación en explicar la variación residual en CHL. En cambio TEMP eleva la varianza explicada desde 77 a 89% en un caso y desde 79 a 88% en el otro. En los subconjuntos con profundidades medias menores a 9-10 m, TN/TP eleva la varianza explicada por TP en un 6 - 7%, pero no influye sobre la explicada por TON. En

Tabla 18. Análisis de subconjuntos de CLOZ0022 (N=83) según distintos niveles de fósforo total (TP, mg.m<sup>-3</sup>).

N	limites	ecuación	r <sup>2</sup>	RMSE	F
22	1250>TP>68	logeCHL= -1.549 +1.07 logeTP	0.603	0.638	30.39
		logeCHL= -1.731 +1.06 logeTON	0.524	0.699	22.03
28	58>TP>10	logeCHL= -2.571 +1.48 logeTP	0.363	0.862	14.83
		logeCHL= -4.875 +1.90 logeTON	0.557	0.718	32.71
33	9>TP>1	logeCHL= -1.749 +0.80 logeTP	0.403	0.533	20.94

test de F, P<0.001

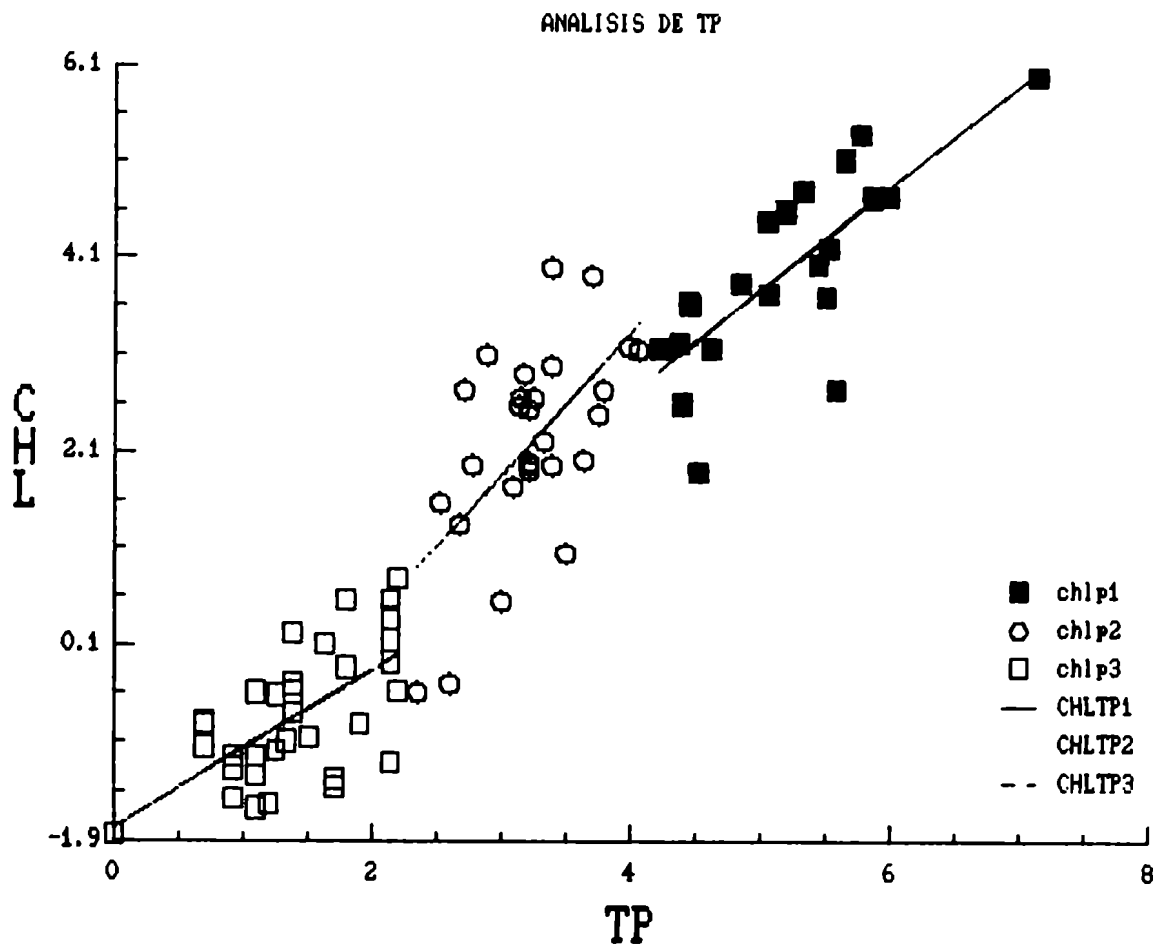


Figura 28. Relación entre concentraciones de clorofila (CHL,  $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) y de fósforo total (TP,  $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) para CLOZ0022 (N=83). Ambas variables transformadas logarítmicamente. chlp1,  $9 > \text{TP} > 1$ ; chlp2,  $58 > \text{TP} > 10$ ; chlp3,  $1250 > \text{TP} > 68$ . Ver Tabla 18.



Tabla 19. Ecuaciones de regresión relacionando clorofila a (CHL, mg.m<sup>-3</sup>) con fósforo total (TP, mg.m<sup>-3</sup>) y nitrógeno orgánico total (TON, µM), para subconjuntos de MAS35TRI con COLOR<100 (N=68).

N	límites	ecuación	r <sup>2</sup>	RMSE	F
23	166>ZMEAN>40	log <sub>e</sub> CHL= -1.547 +0.495 log <sub>e</sub> TP	0.290	0.466	8.58*
22	39>ZMEAN>10	log <sub>e</sub> CHL= -2.536 +1.415 log <sub>e</sub> TP log <sub>e</sub> CHL= -5.265 +1.949 log <sub>e</sub> TON	0.766 0.515	0.630 0.908	65.48 21.21
23	10>ZMEAN	log <sub>e</sub> CHL= -0.251 +0.853 log <sub>e</sub> TP log <sub>e</sub> CHL= -1.137 +0.939 log <sub>e</sub> TON	0.508 0.605	0.695 0.623	21.66 32.16
30	166>ZMEAN>31	log <sub>e</sub> CHL= -1.937 +0.912 log <sub>e</sub> TP	0.496	0.623	27.52
19	30>ZMEAN>9	log <sub>e</sub> CHL= -2.899 +1.541 log <sub>e</sub> TP log <sub>e</sub> CHL= -5.945 +2.162 log <sub>e</sub> TON	0.789 0.496	0.570 0.880	63.50 16.73*
19	9>ZMEAN	log <sub>e</sub> CHL= 0.076 +0.784 log <sub>e</sub> TP log <sub>e</sub> CHL= -1.030 +0.916 log <sub>e</sub> TON	0.450 0.550	0.740 0.669	13.89* 20.78
18	20>TEMP>15	log <sub>e</sub> CHL= 0.022 +0.765 log <sub>e</sub> TP log <sub>e</sub> CHL= -0.120 +0.702 log <sub>e</sub> TON	0.450 0.462	0.537 0.531	13.10* 13.75*
16	15>TEMP>10	log <sub>e</sub> CHL= -2.061 +1.268 log <sub>e</sub> TP log <sub>e</sub> CHL= -2.924 +1.291 log <sub>e</sub> TON	0.961 0.955	0.358 0.381	340.88 298.83
34	9>TEMP>3	log <sub>e</sub> CHL= -2.343 +1.182 log <sub>e</sub> TP log <sub>e</sub> CHL= -5.865 +1.890 log <sub>e</sub> TON	0.744 0.748	0.776 0.769	92.94 95.17

test de F, P<0.001; \*, P<0.01

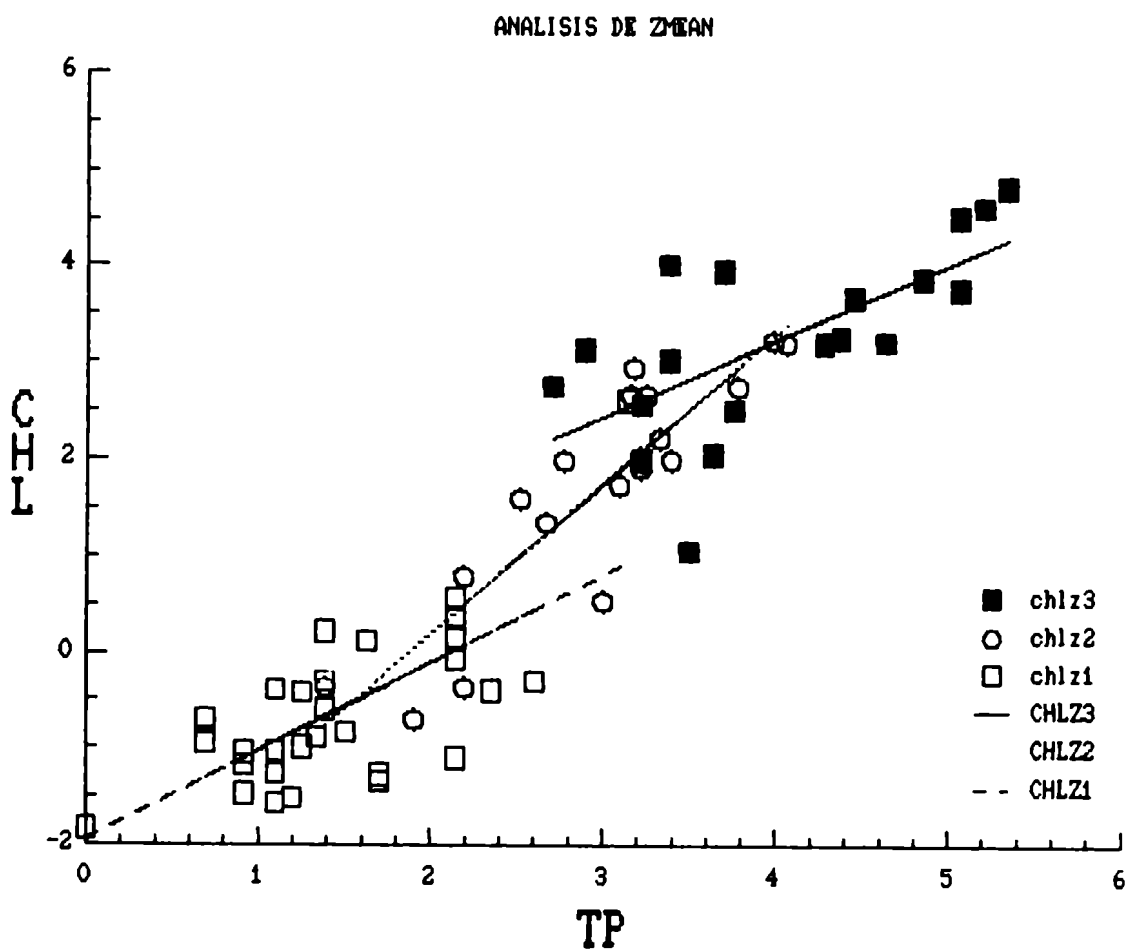


Figura 29. Relación entre concentraciones de clorofila (CHL, mg.m<sup>-3</sup>) y de fósforo total (TP, mg.m<sup>-3</sup>) para N=68. Ambas variables transformadas logarítmicamente. chlz1, 166>ZMEAN>40; chlz2, 39>ZMEAN>10; chlz3, 10>ZMEAN. Ver Tabla 19.

cambio ZMEAN, relacionada positivamente, incrementa en un 3 - 4% la variabilidad de CHL explicada. Es de resaltar que en subconjuntos de distinta profundidad, desde lagos muy poco profundos hasta los muy profundos de origen glacial, TEMP es una variable significativa en explicar la variabilidad residual en las relaciones CHL-TP.

El análisis de TEMP se realizó considerando tres subconjuntos con  $TEMP > 15$ ,  $15 > TEMP > 10$  y  $9 > TEMP$ . TP explica un 45, 96 y 74% de la variación en CHL respectivamente. En los tres subconjuntos TON es tan relevante como TP para explicar la variabilidad en CHL. Para  $TEMP < 15$  las pendientes son significativamente mayores que para  $TEMP > 15$  (Tabla 19). Para  $TEMP > 15$ , la inclusión de ZMEAN aumenta la varianza explicada de 45 a 49%. En el subconjunto con valores intermedios de temperatura media anual del aire (Tabla 19), ni TEMP, ZMEAN o TN/TP explican un porcentaje importante de la variación residual de CHL-TP. TEMP sólo aumenta la variación explicada desde 96 a 97%. En el tercer subconjunto, con  $TEMP < 9$ , ZMEAN y TEMP aumentan sucesivamente la varianza explicada desde 74 a 81 y 82%. En los subconjuntos con  $TEMP > 15$  y  $TEMP < 9$ , ZMEAN explica significativamente parte de la variación residual en CHL-TP, especialmente en el segundo de ellos.

Para los subconjuntos complementarios según TP, ZMEAN y TEMP, las pendientes y las ordenadas al origen de las rectas log-log en general difieren significativamente entre sí (Tablas 18 y 19). Diferentes pautas de sistema podrían subyacer a dichas relaciones en cada uno de los casos.

Tres subconjuntos complementarios según TN/TP fueron considerados en CLOZ0022 (N=83). En los tres casos la varianza explicada por TON es similar o levemente superior que la explicada por TP (Tabla 20). Aunque los valores medios de TP y TON en los subconjuntos aumentan a medida que TN/TP disminuye, los rangos de variación de TP y TON son aproximadamente equivalentes. Las pendientes en las regresiones CHL-TON disminuyen junto con TN/TP. Sin embargo, para las curvas CHL-TP la pendiente es máxima para niveles intermedios de TN/TP. Resultados similares se obtienen del análisis de un conjunto más amplio (Tabla 8A, Apendice).

Para el subconjunto,  $(TN/TP > 100)$ , la inclusión de ZMEAN y TEMP eleva la variación explicada en CHL al 90%. Sin embargo, los coeficientes de determinación ( $r^2$ ) tanto de TEMP como de ZMEAN son mayores que los de TP o TON en este subconjunto ( $r^2 = 0.82$  para ambas variables). En el segundo subconjunto la inclusión sucesiva de TEMP y ZMEAN elevan la variación explicada por TON a 80 y 82%, y la explicada por TP a 77 y 80%. En el tercer subconjunto ZMEAN no tiene efecto apreciable; la inclusión de

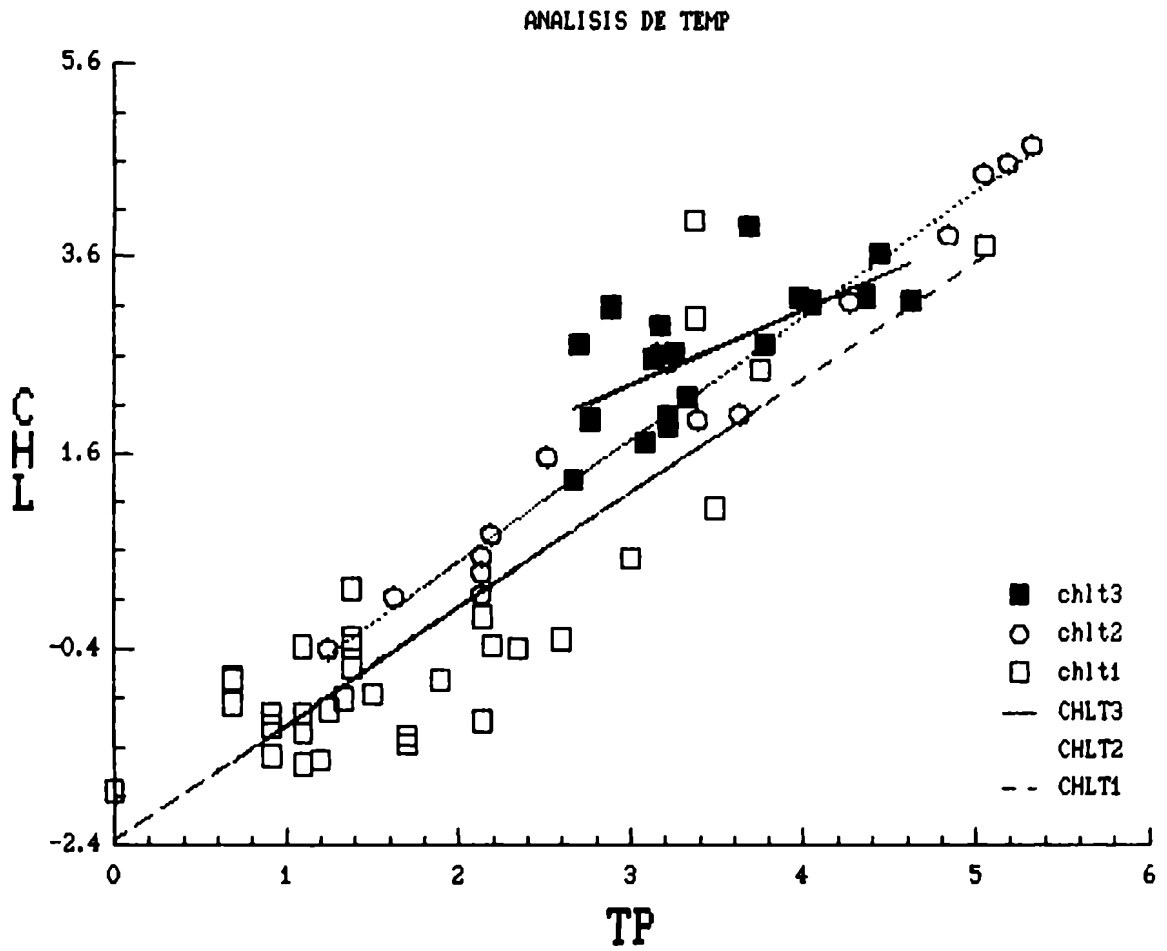


Figura 30. Relación entre concentraciones de clorofila (CHL,  $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) y de fósforo total (TP,  $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) para  $N=68$ . Ambas variables transformadas logarítmicamente. chlt1,  $9 > \text{TEMP} > 3$ ; chlt2,  $15 > \text{TEMP} > 10$ ; chlt3,  $20 > \text{TEMP} > 15$ . Ver Tabla 19.

Tabla 20. Ecuaciones de regresión de CHL versus TP y TON para distintos rangos de TN/TP. Conjunto base: CLOZ0022 (N=83).

N	límites	rango TP	ecuación	r <sup>2</sup>	F
29	TN/TP>100	1-102	log <sub>e</sub> CHL=-2.187+1.16 log <sub>e</sub> TP	0.773	92.17
			log <sub>e</sub> CHL=-4.645+1.43 log <sub>e</sub> TON	0.785	98.46
34	100>TN/TP>50	3-207	log <sub>e</sub> CHL=-2.140+1.27 log <sub>e</sub> TP	0.728	85.79
			log <sub>e</sub> CHL=-3.013+1.32 log <sub>e</sub> TON	0.763	103.27
23	50>TN/TP>22	6-1250	log <sub>e</sub> CHL=-1.902+1.11 log <sub>e</sub> TP	0.840	110.05
			log <sub>e</sub> CHL=-2.007+1.16 log <sub>e</sub> TON	0.847	115.96

test de F, P<0.001

TEMP eleva la varianza explicada por TON y TP en un 6 y 4% respectivamente. Como era de esperar, en los tres casos, TN/TP no contribuye significativamente a explicar la varianza residual en las regresiones entre CHL y los niveles de nutrientes.

Que ZMEAN y TEMP expliquen un porcentaje mayor de la varianza de CHL que TP o TON para el subconjunto con  $TN/TP > 100$ , parece ser una característica de la base de datos. El subconjunto incluye un grupo de ambientes con relativamente bajos niveles de nutrientes, altos valores de TN/TP, relativamente profundos y ubicados en clima templado. En el análisis de subconjuntos complementarios según ZMEAN, para los lagos más profundos, TEMP es la variable que explica un mayor porcentaje de la variación en CHL; lo mismo ocurre para los subconjuntos con  $TP < 9$  (Tabla 9A, Apéndice). En el análisis según TEMP, para los lagos y embalses con  $TEMP < 9$ , es ZMEAN la que explica el mayor porcentaje de la variación en CHL. Si bien estos resultados coinciden con los obtenidos por Sakamoto (1966) para lagos japoneses limitados por P, por Rawson (1955) para grandes lagos templados de Norteamérica, y con el paralelo aumento de nutrientes y temperatura en los lagos templados, profundos y oligo-mesotróficos, la dispersión de los datos para bajos valores de CHL y nutrientes (Figuras 28 y 29), no permite avanzar, en este rango, mas allá de las simples conjeturas.

Las distintas curvas de ajuste (Fig. 28, Tabla 18), y la distinta influencia que parecen tener TEMP y ZMEAN (Figuras 29 y 30, Tabla 19) para distintos rangos de variación de los niveles de nutrientes hacen presuponer que otros efectos podrían estar relacionados con tales variaciones. Se volverá sobre el particular en el análisis de regresión parcial y múltiple de la base total de datos.

#### - Análisis regional y por tipo de ambiente acuático.

De manera arbitraria y "a priori" la base de datos se consideró dividida en tres macroregiones geográficas. La región patagónica, incluyendo Tierra del Fuego, la región pampásica, incluyendo las provincias de Buenos Aires, La Pampa y la zona sur de Santa Fé y Córdoba, y por último la región centro-oeste y noroeste, incluyendo la región cuyana y desde el centro y norte de Córdoba hacia el noreste hasta Jujuy. Un análisis preliminar de la información permitió considerar tres subregiones en la región patagónica, a saber: andina, precordillera y planicie (Quiros et al. 1986). De la misma manera dos subregiones, con base en las cuencas de drenaje que incluyen, pueden considerarse en el centro-oeste y noroeste. Una primera subregión prácticamente abarca la región cuyana y la segunda el resto del noroeste.

La base total de datos incluye 54 ambientes en Patagonia, 38 en la región pampásica y 29 en el oeste y noroeste. Un ambiente de alta montaña en el centro-oeste (laguna El Diamante) fue considerado junto con los ambientes patagónicos en función de características limnológicas generales (Tabla 1). Un análisis preliminar por regiones muestra, que con excepción de la región patagónica (PAT-1), TON explica un mayor porcentaje de la varianza de CHL que TP. Aun en la región patagónica, la varianza explicada por TON o TP no difiere apreciablemente (Tabla 21). Sin embargo, en las regiones pampásica (PAM), centro-oeste y noroeste (NOR-1) es donde se ubica la mayor proporción de ambientes con  $TN/TP < 37$ .

Cuando se eliminan de la base de datos los ambientes con altos niveles de turbidez inorgánica ( $CHL^*/CHL > 6$ ), desarrollo importante de la macrofitia arraigada ( $ZMEAN < SDL$ ) y sospechosos de estar limitados por N durante el verano ( $TN/TP < 22$ ), la variable TP es más importante que TON en explicar la variación de CHL (Tabla 21, CLORO22TRI). Las pendientes de las rectas log-log de las regresiones CHL-TP difieren apreciablemente entre sí, al igual que las ordenadas al origen. En PAM la inclusión de TN/TP eleva la varianza explicada en CHL del 69 al 73%. La posterior inclusión de ZMEAN la eleva un 3% más, pero su efecto es directo, ello podría estar relacionado con un efecto de mayor turbidez inorgánica o color relacionado con el mayor desarrollo de la macrofitia acuática en los ambientes menos profundos. TEMP no tiene un efecto posterior apreciable sobre la varianza residual. En NOR-1 ni TN/TP ni TEMP explican un porcentaje significativo de la variación residual en CHL-TP. Sin embargo, ZMEAN eleva la varianza explicada de CHL desde el 81 al 86%. En PAT+1 la inclusión sucesiva de ZMEAN y TEMP elevan la variación explicada desde el 75 al 81 y 84%, no teniendo TN/TP ningún efecto posterior sobre la misma. En este subconjunto las diferencias de TEMP y ZMEAN entre los lagos andinos y los de planicie son apreciables (Tabla 1).

Cuando los ambientes con  $TN/TP < 37$  y  $COLOR > 100$  son eliminados (Tabla 21, CLORO37TRI), TP sigue explicando un porcentaje mayor que TON de la variación en CHL. Sin embargo, la varianza explicada por TP disminuyó en los tres subconjuntos con respecto al análisis de CLORO22TRI. En este caso, las pendientes de las rectas log-log de las regresiones CHL-TP no difieren apreciablemente entre sí. Sin embargo las ordenadas al origen aumentan en el sentido sur-norte, es decir desde PAT+1 a NOR-1 (Tabla 21), sentido en el cual aumenta por ejemplo la temperatura media anual del aire (TEMP). En PAM, TN/TP no está relacionada con la variación residual de CHL-TP, pero la inclusión sucesiva de TEMP y ZMEAN elevan la varianza explicada en un 7%. Sin embargo, TEMP y ZMEAN están relacionadas con ella de manera inversa que lo esperado, de manera negativa y positiva respectivamente. Las posibles causas con respecto a la influencia positiva de ZMEAN ya fueron discutidas en el análisis de

Tabla 21. Ecuaciones de regresión de CHL versus TP y TON por región geográfica. PAT+1, región patagónica (sin lago Agrio y con laguna El Diamante); PAM, región pampásica; NOR-1, región centro-oeste y noroeste (sin laguna El Diamante).

N	subconjunto	ecuación	r <sup>2</sup>	RMSE	F@
-CLOR0110 (sin Agrio)-					
54	PAT+1	log <sub>e</sub> CHL = -1.645 + 0.78 log <sub>e</sub> TP log <sub>e</sub> CHL = -3.948 + 1.32 log <sub>e</sub> TON	0.617 0.592	1.001 1.034	83.93 75.36
28	PAM	log <sub>e</sub> CHL = 1.076 + 0.43 log <sub>e</sub> TP log <sub>e</sub> CHL = -5.993 + 1.77 log <sub>e</sub> TON	0.152 0.567	1.335 0.954	4.65* 33.97
28	NOR-1	log <sub>e</sub> CHL = -0.190 + 0.68 log <sub>e</sub> TP log <sub>e</sub> CHL = -3.383 + 1.48 log <sub>e</sub> TON	0.328 0.687	1.096 0.748	12.66 57.02
-CLOR022TRI-					
43	PAT+1	log <sub>e</sub> CHL = -2.213 + 1.14 log <sub>e</sub> TP log <sub>e</sub> CHL = -4.786 + 1.62 log <sub>e</sub> TON	0.753 0.609	0.784 0.986	124.79 63.88
19	PAM	log <sub>e</sub> CHL = -1.309 + 1.01 log <sub>e</sub> TP log <sub>e</sub> CHL = -4.128 + 1.48 log <sub>e</sub> TON	0.694 0.651	0.623 0.666	38.59 31.73
23	NOR-1	log <sub>e</sub> CHL = -1.637 + 1.23 log <sub>e</sub> TP log <sub>e</sub> CHL = -2.980 + 1.43 log <sub>e</sub> TON	0.812 0.786	0.557 0.595	90.77 77.06
-CLOR037COL-					
38	PAT+1	log <sub>e</sub> CHL = -2.357 + 1.22 log <sub>e</sub> TP log <sub>e</sub> CHL = -5.472 + 1.81 log <sub>e</sub> TON	0.760 0.699	0.766 0.857	113.55 83.58
8	PAM	log <sub>e</sub> CHL = -2.010 + 1.24 log <sub>e</sub> TP log <sub>e</sub> CHL = -3.159 + 1.30 log <sub>e</sub> TON	0.862 0.766	0.406 0.530	37.54 19.65**
20	NOR-1	log <sub>e</sub> CHL = -1.802 + 1.29 log <sub>e</sub> TP log <sub>e</sub> CHL = -2.850 + 1.38 log <sub>e</sub> TON	0.721 0.709	0.596 0.609	46.62 43.84

@ todas significativas con P<0.001, excepto: \*, P<0.05; \*\*, P<0.005.



COLOR22TRI. EN NOR-1 los resultados son similares que para el subconjunto con  $TN/TP > 22$ , ZMEAN aumenta la varianza explicada desde el 72 al 79%. También son similares los resultados obtenidos para FAT+1; la inclusión de ZMEAN y TEMP eleva la variación explicada en un 8%.

Los resultados obtenidos en el análisis por regiones tiene implicancias de importancia para el manejo de ambientes acuáticos, en relación con los problemas por enriquecimiento por nutrientes (eutroficación). La alta proporción de ambientes con relaciones  $TN/TP < 22$  en las regiones pampásica y centro-oeste y noroeste harían no aplicables los modelos globales descriptos en la literatura para ambientes limitados por P (Tabla 1A, Apéndice, y Tabla 21). Normalmente los modelos CHL-TP son utilizados en conjunción con los modelos por carga de nutrientes (Vollenweider 1968, 1975) para predecir la reducción de la carga de nutrientes (TP) a un dado ambiente acuático, y lograr así una reducción deseada en la biomasa fitoplanctónica (CHL). Del análisis regional de Argentina surge, que aun para ambientes limitados por P (Tabla 21, COLOR37TRI) los modelos obtenidos para cada región predicen, para un dado valor de TP, niveles distintos de CHL, en general crecientes en dirección norte-sur (Tabla 21). Por ejemplo, en un ambiente limitado por P, y para una concentración de  $TP=30 \text{ mg.m}^{-3}$ , las concentraciones de CHL predichas, si el ambiente está ubicado en Patagonia, pampasia u oeste-noroeste serían de 6.0, 9.1 y 13.3 respectivamente. Una reducción de TP en  $5 \text{ mg.m}^{-3}$  produciría una disminución de 1.2, 1.8 y 2.8  $\text{mg.m}^{-3}$  en CHL, para un ambiente en Patagonia, pampasia y oeste-noroeste respectivamente. Este cálculo es realizado sólo con fines comparativos ya que  $TP=30 \text{ mg.m}^{-3}$  es un valor en general alto para lagos andino-patagónicos, y sumamente bajo para una laguna de la pampasia. Las diferentes relaciones de la varianza residual con ZMEAN y TEMP (morfometría y clima), o con las variables subyacentes a estas, harían aun menos aplicables los modelos globales, a menos que sea la única herramienta disponible para realizar las necesarias predicciones. Las distintas respuestas a la reducción de TP de lagos con diferente estado trófico ya fue mencionada anteriormente (Ahlgren 1980).

Cuando se analizaron los conjuntos complementarios de lagos y de embalses por un lado, y los de aquellos ambientes que se presentaron estratificados o no estratificados térmicamente durante los muestreos por el otro, se hallaron significativas diferencias en las regresiones CHL-TP y CHL-TON de ambos grupos. Estas diferencias solo desaparecen cuando se logra un nivel de homogeneidad tal que los ambientes con  $CHL^{\wedge}/CHL > 6$ ,  $ZMEAN \leq SDI$  y  $TN/TP > 35$  o 37 han sido eliminados (Tabla 22). Para los ambientes limitados por P durante el verano, no se hallaron diferencias significativas en las regresiones CHL-TP para lagos o embalses, o para lagos estratificados y no estratificados. Esto último coincide con lo hallado por Schindler (1978) para grupos de lagos y embalses, o para lagos estratificados y no

estratificados. La no diferencia entre lagos y embalses estaría relacionada con el nivel de homogeneidad al cual se realiza el análisis, sin embalses con turbidez inorgánica, limitados por P con tiempos de permanencia del agua no excesivamente bajos (Soballe y Kimmel 1987). Sin embargo, las diferencias surgen cuando se analiza la regresión CHL-TON, así como la dependencia de la varianza residual de CHL-TP con respecto a ZMEAN y TEMP.

De las regresiones CHL-TON para lagos y para embalses por separado (Tabla 22) surge que, para una dada concentración de N orgánico, la biomasa fitoplanctónica es aproximadamente tres veces mayor en embalses que en lagos. Inversamente para una dada biomasa fitoplanctónica la concentración de nitrógeno orgánico en lagos es aproximadamente el doble que en embalses (Tabla 22). Para ambientes estratificados y no estratificados las regresiones CHL-TON se cruzan para  $TON = 52 \mu M$ ; la mayoría de los lagos oligotróficos andinos se encuentran por debajo de este límite. En los ambientes estratificados, para una dada concentración de TON por encima de  $52 \mu M$ , la biomasa fitoplanctónica es mayor que en ambientes no estratificados (Tabla 22).

La varianza residual de la regresión CHL-TP, tanto en lagos como en ambientes estratificados, esta relacionada con TEMP y ZMEAN (Tabla 23). Para ambientes estratificados la inclusión de TEMP aumenta la varianza explicada en un 12% y la posterior inclusión de ZMEAN la eleva en un 2% mas. En este subconjunto TEMP explica un mayor porcentaje que TP de la variación en CHL ( $r^2=0.84$  para TEMP, comparado con  $r^2=0.78$  para TP). En ambientes no estratificados la inclusión de TEMP aumenta la varianza explicada en un 3% (Tabla 23).

Para lagos, la inclusión de ZMEAN y TEMP aumenta la varianza explicada en un 4%. En cambio el efecto de estas variables para explicar la variación residual en embalses parece ser poco significativo. La varianza residual explicada por TEMP para ambientes estratificados indicaría que el efecto de la temperatura, o de otras variables relacionadas con la misma y aun no consideradas, estaría más relacionado con la presencia de estratificación térmica, y además, en que zona climática la misma se desarrolla.

Tabla 22. Ecuaciones de regresión relacionando CHL (mg.m<sup>-3</sup>) con TP (mg.m<sup>-3</sup>), TON (mg.m<sup>-3</sup>) y SDL (m) para lagos y embalses y para subconjuntos de ambientes estratificados y no estratificados durante los muestreos.

N	subconjuntos	ecuación	r <sup>2</sup>	RMSE	F
-MAS35TRI-					
50	lagos	log <sub>e</sub> CHL= -2.424 +1.29 log <sub>e</sub> TP	0.871	0.794	324.87
		log <sub>e</sub> CHL= -5.159 +1.68 log <sub>e</sub> TON	0.859	0.832	292.18
		log <sub>e</sub> CHL= 2.766 -1.45 log <sub>e</sub> SDL	0.928	0.595	616.10
21	embalses	log <sub>e</sub> CHL= -2.086 +1.34 log <sub>e</sub> TP	0.891	0.433	155.28
		log <sub>e</sub> CHL= -3.831 +1.64 log <sub>e</sub> TON	0.771	0.628	64.14
		log <sub>e</sub> CHL= 2.935 -1.47 log <sub>e</sub> SDL	0.777	0.620	66.07
-MAS37COL-					
34	estratificados	log <sub>e</sub> CHL= -2.410 +1.36 log <sub>e</sub> TP	0.777	0.760	111.75
		log <sub>e</sub> CHL= -5.809 +1.99 log <sub>e</sub> TON	0.678	0.915	67.28
		log <sub>e</sub> CHL= 2.9654 -1.57 log <sub>e</sub> SDL	0.885	0.546	247.04
32	no estratificados	log <sub>e</sub> CHL= -2.543 +1.39 log <sub>e</sub> TP	0.804	0.721	123.18
		log <sub>e</sub> CHL= -3.522 +1.41 log <sub>e</sub> TON	0.713	0.874	74.40
		log <sub>e</sub> CHL= 2.834 -1.33 log <sub>e</sub> SDL	0.840	0.652	157.57

test de F, P<0.001

Tabla 23. Ecuaciones de regresión relacionando CHL (mg.m<sup>-3</sup>) con ZMEAN (m), TEMP (oC) y TP (mg.m<sup>-3</sup>) para lagos y embalses y para subconjuntos de ambientes estratificados y no estratificados durante el muestreo.

N	subconjunto	coeficientes de regresión				R <sup>2</sup>	F
		a	ZMEAN	TEMP	TP		
----- -MAS35TRI-							
50	lagos	-0.779	-0.352	0.090	0.736	0.908	151.56
21	embalses	-2.085	-	-	1.341	0.891	155.28
----- -MAS37COL-							
34	estratificados	-0.257	-0.448	0.148	0.370	0.923	119.13
32	no estratificados	-2.895	-	0.057	1.286	0.831	71.10

test de F, P<0.001

## CAPITULO 4

### Relaciones entre Biomasa Fitoplanctónica y Factores Relacionados con la Estructura Biótica y el Funcionamiento del Ecosistema Acuático

#### 4.1. Introducción.

Ciertos factores relacionados con la abundancia y estructura de otras comunidades bióticas han sido mencionados como afectando las regresiones CHL-TP en comparaciones entre lagos, y también en el funcionamiento de un dado ecosistema acuático. En el Capítulo 2 se plantearon algunos ejemplos tomados de la literatura, así como una interpretación de los mismos en el espacio de los estados del suprasistema compuesto por los estados individuales de cada ecosistema acuático. Estos factores pertenecerían a un nivel inferior en la jerarquía biosférica (Ryder 1982) y pueden considerarse en un cierto sentido como variables internas al ecosistema acuático (ver Capítulo 2).

Los trabajos de Hrbacek (Hrbacek 1958, 1962; Hrbacek et al. 1961) sobre efectos de la predación de peces sobre la estructura de tamaño del zooplancton, ya mencionaban las implicancias que la disminución del tamaño medio de este tiene sobre la biomasa fitoplanctónica y la transparencia del agua (Hrbacek et al. 1978, Northcote 1988). Shapiro (1980) defendió la tesis de que, si bien los niveles de nutrientes generalmente limitan las respuestas bióticas de los lagos, el tipo de respuesta y la magnitud de la misma es función de la estructura de sus comunidades bióticas. Yendo un poco más allá, propuso que tanto la biomasa del zooplancton, como su estructura, pueden tener importancia en explicar la varianza residual en relaciones CHL-TP (Shapiro 1980). La evidencia que apoya la hipótesis de las interacciones entre el zooplancton, fitoplancton y la transparencia del agua proviene de estudios de distinto carácter, como por ejemplo, de manipulaciones experimentales involucrando la reducción, eliminación o introducción de peces zooplanctófagos en pequeños ambientes acuáticos, cerramientos en lagos o en limnotanques (recopilado en Northcote 1988). Qué cuando los grandes cladoceros (largo del cuerpo generalmente  $> 1\text{mm}$ ) son abundantes en un lago, la cantidad de CHL para una dada concentración de TP es menor, es sostenido por la evidencia proveniente de la observación continuada de un lago durante varios años, por observaciones posteriores a la eliminación de peces y por experimentaciones que abarcan pequeños lagos como un todo (recopilado en Pace 1984). La importancia estacional de la acción de los zooplanctontes mayores en disminuir la abundancia del fitoplancton en lagos, y su correlato experimental en cerramientos, ha sido repetidamente probado (recopilación en Northcote 1988). El efecto de los grandes cladoceros sobre las algas sería directamente causal. Un aumento de tamaño del zooplancton conduce a una mayor eficiencia

filtradora por unidad de biomasa (Burns 1969) y así a una disminución de la biomasa fitoplanctónica. Los resultados de Pace (1984) apoyan aun más la hipótesis de que no es la biomasa del zooplancton como un todo, sino su estructura de tamaño, la que afecta la relación CHL-TP. Sus resultados indican que aun en lagos donde los grandes daphnidos no son abundantes, la estructura del zooplancton influye en las relaciones CHL-TP (Pace 1984).

En ambientes acuáticos con regulares o altas abundancias de peces zooplanctofagos, la abundancia y la estructura de tamaño del zooplancton puede verse modificada (ver Northcote 1988 para una revisión). Dos mecanismos hipotéticos se han propuesto para explicar el mayor desarrollo del fitoplancton en tal tipo de ambientes acuáticos (Northcote 1988). Según el primero de ellos la predación de los peces sobre el zooplancton puede reducir la presión del pastoreo de este último sobre el fitoplancton y favorecer así el desarrollo de su biomasa. El segundo mecanismo relaciona la actividad de los peces zooplanctófagos con un aumento del reciclado de nutrientes (disminución del tiempo medio de recambio), y a este último con un aumento de la biomasa fitoplanctónica. Con el fin de testear estas dos hipótesis Threlkeld (1987) (citado en Northcote 1988) desarrolló un diseño experimental cuyas conclusiones parecen contradecir en parte el primer mecanismo, hoy el más comúnmente aceptado. Algunos de sus resultados indican que: la simulación de la alimentación de los peces por remoción del zooplancton con una red, no aumenta la abundancia del fitoplancton; los peces que no mueren no contribuyen al aumento del fitoplancton, y que la adición experimental de peces muertos (aun sin remover el zooplancton) aumenta la biomasa fitoplanctónica. Estos resultados llevan a Northcote (1988) a solicitar mayor precaución en la interpretación de los resultados de estudios experimentales, para mostrar el aumento del fitoplancton por aumento de la presión de pastoreo del zooplancton. Sin embargo, ambos mecanismos no son excluyentes y podrían actuar simultáneamente en el ecosistema acuático. Es mi intención aquí mostrar que ambos procesos generan pautas de sistema que explican parte de la variación residual en regresiones CHL-TP en comparaciones entre lagos, y tal como fuera adelantado en Quirós (1988a).

Creo conveniente introducir aquí una aclaración debida a D'Elia et al. (1986) sobre la relación entre variables dinámicas, por ejemplo, tiempos de recambio de nutrientes, y los "standings" de ciertos elementos limitantes o de ciertas comunidades bióticas, por ejemplo la biomasa fitoplanctónica. Aunque el reciclado de nutrientes debido al pastoreo del fitoplancton por el zooplancton - y la predación de este por los peces - es una característica esencial de los ecosistemas acuáticos, tal reciclado "in situ" no puede aumentar los "standings" de materia orgánica, que en última instancia, están controlados por las concentraciones de nutrientes. Ello conduce generalmente a

interpretar incorrectamente, que aunque el reciclado de nutrientes puede aumentar la producción fitoplanctónica, la máxima biomasa alcanzable esta limitada por las características del crecimiento algal y sus requerimientos de nutrientes, y no por la tasa de reciclado de los mismos (D'Elia et al. 1986). Este último factor, los requerimientos de nutrientes, es en mi opinión, de mayor importancia en ambientes naturales, como lo muestra la validez planetaria de las relaciones CHL-TP en ambientes limitados por P. Más aun, todos los efectos, en el aumento de la biomasa fitoplanctónica en ambientes naturales, adjudicados a disminución en los tiempos de recambio de los nutrientes limitantes, sólo podrían estar relacionados con una mayor disponibilidad biológica de los nutrientes, producto de la excreción metabólica de las distintas comunidades bióticas (Quirós información no publicada).

Los sedimentos de un ambiente acuático, pueden ser una fuente importante de TP hacia la columna de agua. A medida que aumenta la productividad de un lago, mayores son las posibilidades, si se dan otras condiciones, de que se desarrolle anoxia en la interfase agua-sedimento. En estas condiciones P es liberado desde los sedimentos hacia la columna de agua (Wetzel 1975, Nürnberg et al. 1986). Aunque los procesos de transformación de la materia orgánica muerta se producen en toda la columna de agua, estos son particularmente intensos en el sedimento superficial de los lagos. Los niveles de oxígeno disuelto disminuyen en el hipolimnio de los lagos estratificados desde el comienzo del período de estratificación anual aumentando su intensidad durante el verano (Hutchinson 1957). Entre los factores citados como relacionados con la tasa de consumo de oxígeno por unidad de área en el hipolimnio, se encuentran los indicadores generales de productividad (CHL, TP), la temperatura del agua y la morfometría del lago (recopilado en Trimbee y Prepas 1988). El análisis de información a escala espacial amplia (nivel planetario) ha mostrado que existe una relación significativa entre la tasa de liberación de TP desde el sedimento y el contenido de TP en el mismo (Nürnberg 1988). También ha sido mostrado que existe una relación entre la tasa de liberación de TP desde el sedimento y la concentración de TP en el lago (Nürnberg et al. 1986). La alta disponibilidad biológica del fósforo liberado a partir del sedimento ha sido mencionada reiteradamente; los resultados de Nürnberg et al. (1986) permiten confirmar este hecho.

Como ya fuera mencionado, los lagos y embalses muestreados en Argentina, presentan una amplia gama de características climáticas, morfométricas, hidrológicas y edáficas, así como una alta variación de las biomásas de sus comunidades bióticas (Quirós 1988a, Quirós et al. 1988, Quirós 1989, Menu Marque y Marinone información no publicada). Como ya fuera adelantado (Quirós y Baigún 1986, Quirós y Cuch 1985, Quirós 1989), las variables abióticas (externas) son las que explican un mayor

porcentaje de la variabilidad en dichas comunidades. Pero además, los lagos y embalses muestreados, presentan una gran variabilidad en la abundancia de peces zooplanctófagos y microbentófagos de la familia Atherinidae (Odontesthes bonariensis y Patagonina hatcherii) (Quirós et al. 1988, Quirós 1989), del tamaño del macrozooplancton (Menu Marque y Marinone información no publicada) y de los niveles de oxígeno disuelto en la interfase agua-sedimento (Quirós y Cuch información no publicada, Quirós 1989). Es mi intención aquí mostrar, que parte de la variación residual en las relaciones CHL-TP puede ser explicada por:

- a) la proporción de aterínidos en la biomasa total de peces ( $\%ATE = CPUE/CPUEA$ ).
- b) el tamaño medio del macrozooplancton (MASI).
- c) la concentración de oxígeno disuelto en la interfase agua-sedimento (DOb).

La interacción de las dos primeras hipótesis (a) y (b) ya fue adelantada en Quirós (1988a) para explicar el desvío positivo con respecto a la regresión CHL-TP, de dos lagos y un embalse, en mas de tres veces el valor predicho.

La metodología de análisis es la en general planteada para la presente tesis. Se realizó un análisis de correlación parcial de la base de datos total, se analizaron los residuos de las regresiones CHL-TP para varios niveles de homogeneidad de la base de datos y se realizó un análisis de regresión múltiple tratando de desarrollar el modelo que explique el mayor porcentaje de la varianza en CHL. Posteriormente se estudiaron las relaciones CHL-TP para conjuntos complementarios según la variación de DOb,  $\%ATE$ , CPUEA y MASI.

#### 4.2. Análisis de correlación parcial de la base de datos (N=108).

El análisis fue realizado con especial interés en las variables CHL y CHL/TP. Todas las variables, con excepción de TEMP, DOb,  $\%ATE$ , MASI y  $CHL^2/CHL$  fueron transformadas logarítmicamente con el objeto de estabilizar y normalizar la varianza. Varias combinaciones distintas de variables fueron controladas, paso a paso, a partir de la matriz de correlación total. Aquí solo se presentan aquellos resultados en los cuales, de manera más directa, se muestra el efecto de las variables DOb, MASI y  $\%ATE$  sobre CHL y CHL/TP.



En la Tabla 24 se presentan los coeficientes de correlación total, y los coeficientes de correlación parcial de CHL, para  $N=108$ , controlando sucesivamente variables que han sido mencionadas como relacionadas con la varianza residual de las regresiones CHL-TP. Cuando se controlan las variables relacionadas con los niveles de nutrientes (TP y TON) y los niveles de turbidez inorgánica ( $CHL^*/CHL$ ) se observan los siguientes efectos:

- la variable MASI que no estaba significativamente relacionada con CHL en la matriz total, pasa a estar relacionada negativamente con  $P<0.001$ .
- se mantiene con significación la relación positiva con %ATE y negativa con DOB.
- la relación negativa con ZMEAN deja de ser significativa.

Los dos primeros efectos son los que se deseaba mostrar. Sin embargo, el coeficiente de correlación parcial con TEMP sigue siendo mayor que con cualquiera de las tres variables DOB, %ATE o MASI. Ello se mantiene aun cuando también se controle ZMEAN (Tabla 24, columna 3). Al controlar posteriormente TEMP surgen los siguientes efectos:

- la relación negativa y significativa con DOB desaparece.
- se mantiene la relación positiva con %ATE y MASI que aunque disminuyen su significación, siguen siendo altamente significativas.

Esto nos indicaría que gran parte del efecto negativo de las altas concentraciones de oxígeno en la interfase agua-sedimento sobre la biomasa fitoplanctónica, a una dada concentración de nutrientes, esta ya incluida en la relación positiva de los residuos de CHL-TP con TEMP, como se vio en el Capítulo 3. Por supuesto que esto ya era evidente en la matriz de correlación total en la cual TEMP y DOB se encuentran relacionados negativamente ( $r=-0.63$ ,  $P<0.001$ ) y más aun en el análisis de ordenación en el cual ambas variables prácticamente definen uno de los ejes de ordenación junto con LAT (Tablas 5 y 6). El hecho de que con TEMP controlada aun se mantengan las relaciones significativas con %ATE y MASI, indicaría que si bien estas variables están relacionadas con TEMP (disminuye la significación cuando esta última es controlada) tienen un efecto extra sobre CHL que no está tomado en cuenta en las regresiones entre biomasa fitoplanctónica versus concentraciones de nutrientes y temperatura, desarrolladas en el Capítulo anterior.

Tabla 24. Matriz de correlación parcial entre CHL y variables indicadas como relacionadas con la varianza residual de la regresión CHL-TP, para N=108 (ver explicación en el texto).

variable	variables controladas acumulativamente							
	TP TON CHL <sup>^</sup> /CHL	ZMEAN	TEMP	TN/TP PPN A/A,C/C	MAZOOB MIZOOB	CPUEA	o	MASI
TN/TP	-0.48	(-0.07)	(-0.08)	(-0.16)	-	-		
TEMP	0.68	0.44	0.44					
ZMEAN	-0.79	(-0.17)	-	-				
DOb	-0.38	-0.35	-0.37	(-0.13)	(-0.04)	(-0.03)	(-0.13)	(-0.12)
%ATE	0.49	0.39	0.41	0.28**	0.33	0.33	(0.05)	0.27**
MASI	(-0.10)	-0.38	-0.40	-0.26**	-0.37	-0.39	-0.33	

todos significativos con  $P < 0.001$ ; excepto: \*\*:  $P < 0.01$ , \*:  $P < 0.05$ , ():  $P > 0.05$

La relación positiva con la frecuencia de peces zooplanctófagos y con el tamaño medio del macrozooplancton se mantiene cuando se controlan otras variables relacionadas con el tipo de aguas y el régimen de precipitaciones (Tabla 24, columna 5). Posteriormente, como una forma de verificar si es la biomasa zooplanctónica o la estructura de tamaño del mismo la que está relacionada con la varianza residual de CHL-TP (a todo lo demás constante), se controlaron las biomásas del macro y microzooplancton (columna 6). La relación negativa con MASI se mantiene significativa.

Como una forma de discernir si el efecto de la frecuencia de peces zooplanctófagos (aterínidos) es sólo por ser causa de la disminución del tamaño medio del zooplancton o un efecto ligado a la fertilización por mayor nivel de predación, se controla MASI (columna 8); la relación positiva con CHL se mantiene. Inversamente cuando se controla CPUEA (columna 7) o %ATE se mantiene la relación negativa con MASI. Estos resultados indicarían que el efecto de los peces zooplanctófagos no pasa sólo a través de su efecto sobre el tamaño medio del macrozooplancton. En este sentido, los resultados obtenidos son coincidentes, aunque en comparaciones entre sistemas, con los de Threlkeld (1987).

Resultados similares se obtienen cuando se analiza la relación CHL/TP (Tabla 25). En este análisis se incluye la variable CPUEA como una manera de mostrar que el efecto de los peces zooplanctófagos esté posiblemente ligado tanto a su abundancia total como a su abundancia relativa. En principio, esta variable no fue utilizada, o preferida, en el análisis "paso a paso" puesto que por ser una variable de "standing", además altamente correlacionada con la captura total de peces (Quirós 1989), podría contener una relación espúrea con CHL, basada en su determinación común por factores abióticos.

Los resultados obtenidos indican, que en comparaciones entre lagos, los tres factores internos hipotetizados como relevantes para explicar la varianza residual de la regresión CHL-TP se presentan como pautas de sistema independientes, o por lo menos en parte, entre sí. Con base en la observación de D'Elia et al. (1986) antes mencionada, en los procesos que ocurren en un dado lago posiblemente estén involucrados dos mecanismos en la interacción peces-zooplancton-fitoplancton. Uno directo, la mayor intensidad de pastoreo de los mayores tamaños del zooplancton sobre el fitoplancton en interacción con la presión de predación de los peces sobre el zooplancton de mayor tamaño. El otro mecanismo estaría relacionado con la mayor disponibilidad biológica del P, producto de la actividad metabólica de los peces zooplanctófagos y aun del mismo zooplancton.

Tabla 25. Matriz de correlación parcial entre CHL/TP y variables indicadas como relacionadas con la varianza residual de la regresión CHL-TP, para N=108 (ver explicación en el texto).

-----						
variables controladas acumulativamente						
variable	-	CHL <sup>^</sup> /CHL PPN A/A C/C	TN/TP	TON	TEMP	ZMEAN
-----						
TEMP	0.23*	0.35	0.48	0.39	-	-
ZMEAN	(-0.07)	-0.31**	-0.39	(-0.10)	(-0.10)	-
TN/TP	0.46	0.19*	-	-	-	-
DOb	-0.35	-0.28**	-0.35	-0.27**	(-0.02)	(-0.04)
%ATE	0.30**	0.38	0.42	0.41	0.31**	0.33
CPUEA	0.32	0.44	0.48	0.42	0.35	0.35
MASI	-0.32	-0.31**	-0.32	-0.46	-0.35	-0.35
-----						

todos significativos con  $P < 0.001$ ; excepto: \*\*,  $P < 0.01$ ; \*,  $P < 0.05$ ; ():  $P > 0.05$ .

#### 4.3. Análisis de subconjuntos complementarios según DO<sub>b</sub>, %ATE, CPUEA y MASI.

Con el fin de determinar y visualizar el efecto de cada una de las variables DO<sub>b</sub>, MASI, CPUEA y %ATE sobre la relación CHL-TP se consideraron conjuntos complementarios según dichas variables. Los resultados (Tabla 26) son coincidentes con los obtenidos en el análisis de correlación parcial. Las regresiones CH-TP se ordenan en general según lo esperado (Tabla 26, Figuras 31 a 33). Para una dada concentración de TP, mayores son las concentraciones de CHL predichas para un menor nivel de oxígeno disuelto en la interfase agua-sedimento (Fig. 31), o menor tamaño medio del macrozooplancton (Fig. 32), mayor abundancia absoluta o relativa de peces zooplanctófagos (Fig. 33, ver también Tabla 10A).

En el análisis de las relaciones CHL-TP para distintos rangos de variación de DO<sub>b</sub>, %ATE y MASI, la regresión CHL-TP obtenida no sería la más adecuada para realizar predicciones. Cuando se compara el modelo de regresión más general, una sola línea de regresión, contra el modelo de regresiones paralelas, este último, en los tres casos (DO<sub>b</sub>, %ATE y MASI), es estadísticamente más adecuado. Los resultados de ANCOVA son  $F = 7.13$ ,  $9.89$  y  $6.40$  para el análisis según DO<sub>b</sub>, %ATE y MASI respectivamente, contra un  $F(2, 79, 0.01) = 4.92$ .

Estas tres pautas de sistema no parecen, sin embargo, presentarse de manera continua. Las curvas para  $DO_b < 3 \text{ mg.L}^{-1}$  (1, Fig. 31),  $MASI > 3.6 \text{ ug peso seco / individuo}$  (3, Fig. 32), y  $\%ATE=0$  (1, Fig. 33), son significativamente diferentes con las otras dos restantes dentro de cada subgrupo. Esto podría estar indicando, en promedio, la existencia de un efecto de límite, o sea, una variación discontinua de estas variables con un "valor umbral" por encima o por debajo del cual se produce un determinado efecto. Esto, por ejemplo, ya fue mencionado para el efecto de la anoxia en la interfase agua-sedimento sobre la liberación de P desde el sedimento. No se libera una mayor cantidad de P a medida que disminuye DO<sub>b</sub>, sino que la liberación de P aumenta abruptamente cuando DO<sub>b</sub> se aproxima a cero. Con respecto al tamaño del macrozooplancton, ya fue repetidamente señalado en la literatura que el efecto manifiesto de reducción de CHL, a TP=constante, por los grandes cladóceros o por el macrozooplancton por encima de un dado tamaño (de talla 1mm aproximadamente) (Pace 1984; Shapiro y Wright 1984, entre otros). La acción de "tamiz" o de corte sobre el tamaño del macrozooplancton por los peces zooplanctófagos es sumamente evidente en el conjunto de lagos y embalses de Argentina. Para un subconjunto reducido de lagos y embalses que no presentó aterínidos en las capturas, el tamaño medio del macrozooplancton es mayor a  $4.4 - 4.6 \text{ ug peso seco / individuo}$ . Para los restantes, incluyendo el resto de los ambientes en los cuales no

Tabla 26. Ecuación de regresión CHL versus TP y TON en subconjuntos complementarios según niveles de oxígeno disuelto en la interfase agua-sedimento (DO<sub>b</sub>, mg.L<sup>-1</sup>), tamaño medio del macrozooplancton (MASIZE, ug.ind<sup>-1</sup>), captura de aterínidos (CPUEA, kg/batería.noche) y proporción de aterínidos en la captura (%ATE).

N	límites	ecuación	r <sup>2</sup>	F
-----				
-DO <sub>b</sub> -				
16	DO <sub>b</sub> <3	log <sub>e</sub> CHL= -0.351 +0.89 log <sub>e</sub> TP log <sub>e</sub> CHL= -1.577 +1.12 log <sub>e</sub> TON	0.796 0.788	54.51 52.05
15	7>DO <sub>b</sub> >3	log <sub>e</sub> CHL= -2.092 +1.19 log <sub>e</sub> TP log <sub>e</sub> CHL= -3.411 +1.39 log <sub>e</sub> TON	0.886 0.937	101.09 194.61
52	DO <sub>b</sub> >7	log <sub>e</sub> CHL= -2.232 +1.20 log <sub>e</sub> TP log <sub>e</sub> CHL= -4.381 +1.51 log <sub>e</sub> TON	0.871 0.775	338.33 171.99
-----				
-MASIZE-				
22	MASIZE<2.0	log <sub>e</sub> CHL= -2.055 +1.29 log <sub>e</sub> TP log <sub>e</sub> CHL= -3.943 +1.53 log <sub>e</sub> TON	0.870 0.785	134.32 72.94
44	3.6>MASIZE>2.0	log <sub>e</sub> CHL= -2.001 +1.22 log <sub>e</sub> TP log <sub>e</sub> CHL= -4.328 +1.61 log <sub>e</sub> TON	0.900 0.781	378.25 149.57
17	MASIZE>3.6	log <sub>e</sub> CHL= -2.612 +1.21 log <sub>e</sub> TP log <sub>e</sub> CHL= -4.734 +1.56 log <sub>e</sub> TON	0.878 0.833	108.08 74.93
-----				
-CPUEA-				
29	CPUEA=0	log <sub>e</sub> CHL= -2.230 +1.07 log <sub>e</sub> TP log <sub>e</sub> CHL= -4.646 +1.48 log <sub>e</sub> TON	0.831 0.705	132.41 64.36
27	10>CPUEA>0	log <sub>e</sub> CHL= -2.029 +1.29 log <sub>e</sub> TP log <sub>e</sub> CHL= -3.371 +1.46 log <sub>e</sub> TON	0.853 0.736	145.35 69.51
27	CPUEA>10	log <sub>e</sub> CHL= -1.417 +1.07 log <sub>e</sub> TP log <sub>e</sub> CHL= -3.085 +1.34 log <sub>e</sub> TON	0.842 0.826	132.90 118.73
-----				

Tabla 26. cont.

N	límites	ecuación	r <sup>2</sup>	F
-%ATE-				
29	%ATE=0	logeCHL= -2.230 +1.07 logeTP logeCHL= -4.646 +1.48 logeTON	0.831 0.705	132.41 64.36
15	0.20>%ATE>0	logeCHL= -1.658 +1.13 logeTP logeCHL= -3.433 +1.43 logeTON	0.879 0.787	94.12 48.01
39	%ATE>0.20	logeCHL= -1.618 +1.14 logeTP logeCHL= -2.875 +1.31 logeTON	0.851 0.818	211.60 165.99

test de F, P<0.001

ANALISIS DE DOB

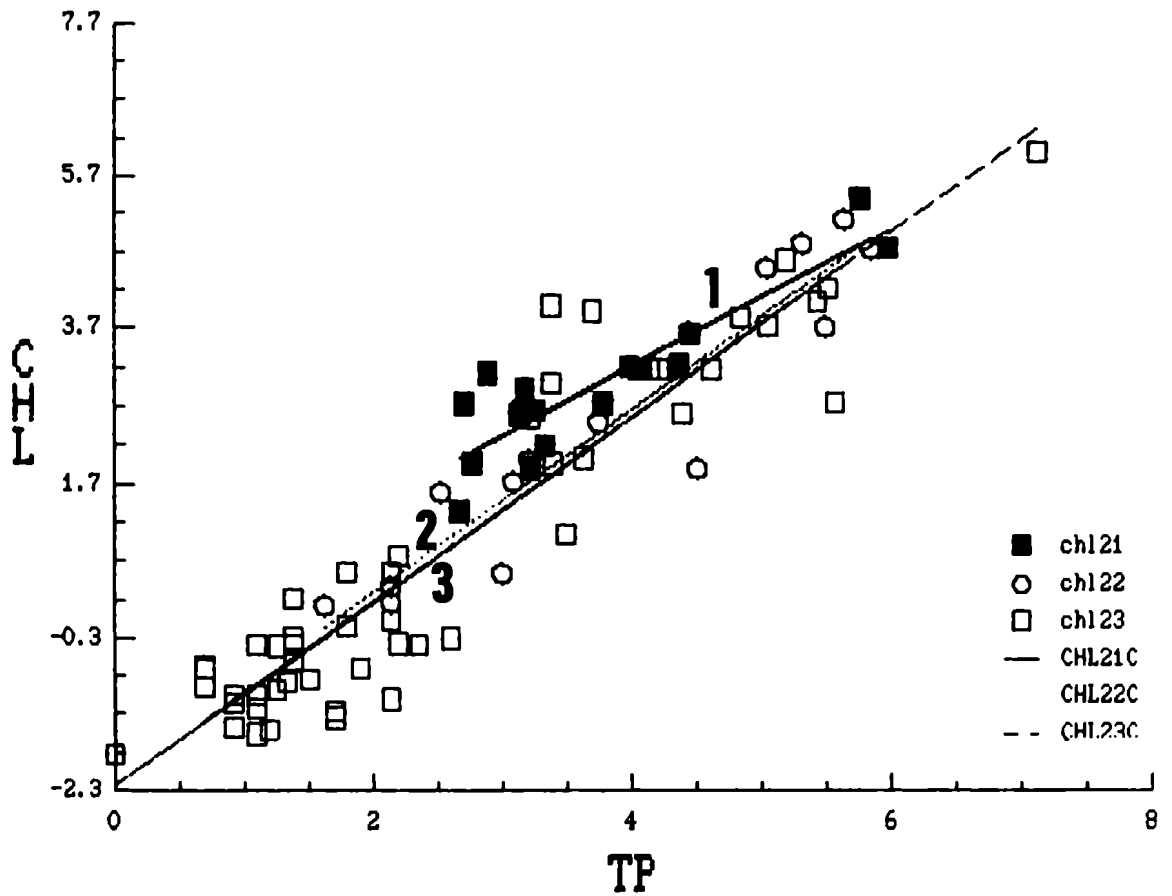


Figura 31. Relación entre concentraciones de clorofila (CHL, mg.m<sup>-3</sup>) y de fósforo total (TP, mg.m<sup>-3</sup>) para CLOZ0022 (N=83). Ambas variables transformadas logarítmicamente. ch121, 3 > DOB; ch122, 7 > DOB > 3; ch123, DOB > 7. Ver Tabla 26.



ANALISIS DE MASI

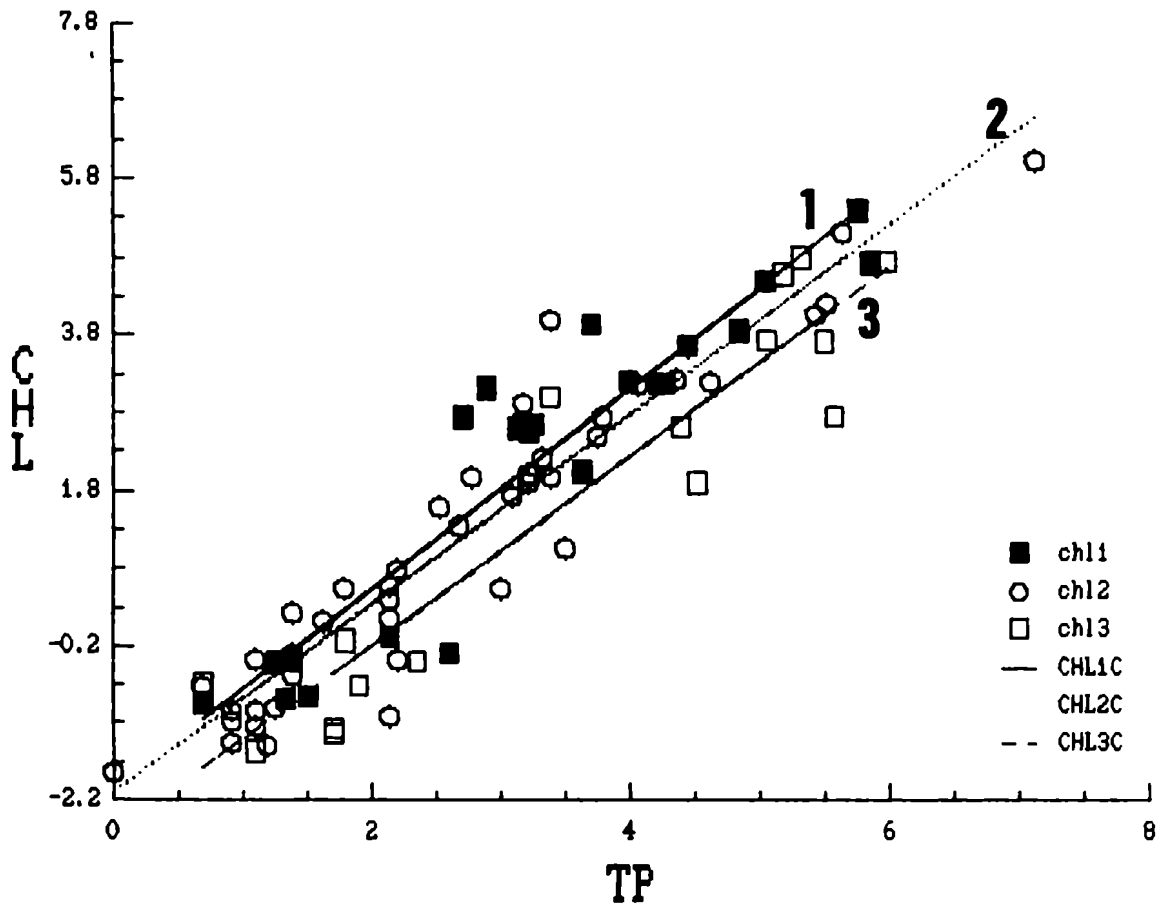


Figura 32. Relación entre concentraciones de clorofila (CHL,  $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) y de fósforo total (TP,  $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) para CLOZ0022 (N=83). Ambas variables transformadas logarítmicamente. ch1,  $2.0 > \text{MASI}$ ; ch2,  $3.6 > \text{MASI} > 2.0$ ; ch3,  $\text{MASI} > 3.6$ . Ver Tabla 26.

ANALISIS DE %ATE

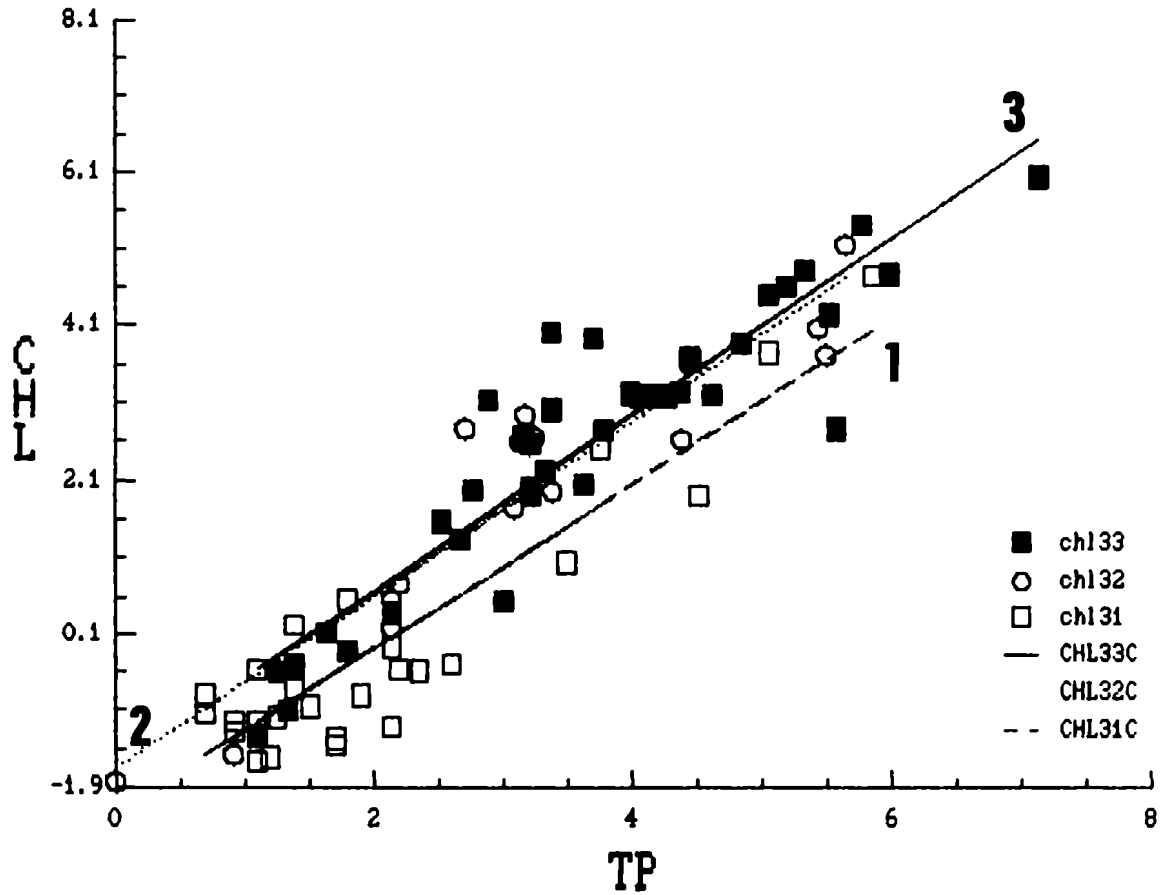


Figura 33. Relación entre concentraciones de clorofila (CHL, mg.m<sup>-3</sup>) y de fósforo total (TP, mg.m<sup>-3</sup>) para CLOZ0022 (N=83). Ambas variables transformadas logarítmicamente. ch131, %ATE=0; CHL32, 0.20>%ATE>0; ch133, %ATE>0.20. Ver Tabla 26.

se capturaron ateriñidos, MASI está por debajo de ese límite. Este hecho, unido al patrón de la Figura 33, indicarían que la sola presencia de peces zooplancófagos, aunque sea en cantidades reducidas, basta para disminuir apreciablemente la talla media del macrozooplankton. Pero esto último es sólo una conjetura que necesita de mayor confirmación a través de resultados experimentales.

#### 4.4. Análisis de regresión de la base de datos total y homogeneización paulatina de la misma.

En el Capítulo 2 ya se discutieron algunas de las peligrosas posibilidades que pueden surgir del uso de bases de datos no planificadas, o sea de aquellas que no provienen de diseños experimentales adecuadamente planificados (Box 1966, Draper y Smith 1981), en el desarrollo de modelos de regresión. Varios métodos para seleccionar la "mejor" ecuación de regresión han sido desarrollados (Draper y Smith 1981, Weisberg 1980). Varios de ellos han sido aquí utilizados. En todo momento, vale la pena repetirlo, se obvió el uso de métodos estadísticos de tamizado ("screening") de datos. El carácter único de cada uno de los datos y la inherente singularidad de cada uno de los ambientes acuáticos, así lo justifican. La idea fue el buscar las posibles razones de la singularidad - por ejemplo apartamiento manifiesto de la regresión CHL-TP - y no eliminarla sin más cuestionamiento. Esta es la estrategia de análisis que he utilizado hasta aquí y la que se continuará aplicando en lo que sigue.

De los resultados de los capítulos 3 y 4 surgen dos conjuntos de variables como potenciales "explicadores" de la varianza residual en las regresiones CHL - concentración de nutriente limitante. Uno de ellos, que incluye TEMP, ZMEAN, TN/TP, CHL<sup>2</sup>/CHL, A/A, C/C, PFN, entre otras, está principalmente conformado por las características externas al sistema acuático de producción biológica. En conjunción con TP y TN determinan, en última instancia, el nivel de producción de las comunidades bióticas y su biomasa ("standing stock"). En otros contextos a este conjunto de variables se lo prefiere denominar colectivamente como "variables abióticas", "variables físico-químicas" o "medio ambiente abiótico". En mi opinión, ello conduce a desconocer su rol distintivo en la jerarquía de sistemas y su carácter externo al sistema de producción biológica. Indudablemente, cierto "retorno" a partir del funcionamiento de dicho sistema se produce sobre algunas de las variables externas. Basta pensar, por ejemplo, en el efecto aquietante de la turbulencia por la macrofitia sumergida o el efecto sobre el color del agua del decaimiento de la macrofitia acuática.

El otro conjunto de variables relacionado con la variación residual de las relaciones CHL - concentración de nutriente limitante está conformado por CPUEA, %ATE, MASI, DOB, MABI, MIBI, CPUE, entre otras; es decir, variables que pueden ser consideradas como internas al sistema de producción biológica. En este conjunto ciertas variables también juegan un rol ambivalente; por ejemplo DOB esta muy influenciada por el nivel de producción biológica del lago, y en cierto sentido su disminución es comunmente un efecto del aumento en el nivel de producción. Sin embargo, ciertas características morfométricas, climáticas e hidrológicas contribuyen a modificar su expresión numérica.

Como se vió en el Capítulo 2, TP explica un 62% de la variación en CHL. En un análisis de regresión múltiple "paso a paso" la segunda y tercera variables en entrar a la ecuación de regresión son TEMP y ZMEAN, aumentando la varianza explicada a 69 y 75% respectivamente. El orden sucesivo en el cual las variables fueron forzadas en el modelo, así como el valor de F para cada una de las variables en el modelo, se muestran en la Tabla 27. En orden de visualizar el efecto de la entrada de las sucesivas variables sobre las anteriores ya en el modelo, se presenta el esquema de entrada de variables (Tabla 27). Varios hechos interesantes sobre la relacion entre variables en la base de datos surgen de este esquema:

- el peso de ZMEAN disminuye a medida que entran las variables TN/TP,  $CHL^{\wedge}/CHL$  y C/C. La relacion TN/TP es la más importante en reducir la varianza explicada por ZMEAN. En la base de datos esto se traduce en que los lagos mas profundos son los que tienen, en general, las relaciones TN/TP mas altas, los menores niveles de turbidez y tipo de agua bicarbonatada.

- el peso de TEMP va disminuyendo y prácticamente desaparece cuando entran las variables MASI, %ATE y DOB. Los lagos y embalses ubicados en clima subtropical tienen las mayores biomasa de aterínidos, menor tamaño del macrozooplancton y menores niveles de oxígeno en la interfase agua-sedimento.

- el peso de ZMEAN se recupera en parte cuando las variables MASI, %ATE y DOB entran a la regresión.

Indudablemente ciertas variables deben ser eliminadas del esquema de modelo (Tabla 27). Varios modelos fueron desarrollados; en la Tabla 28 se presentan los esquemas de tres modelos de regresión, uno de los "mejores" modelos desarrollados, así como otros dos modelos, uno basado en TP, TN/TP y variables internas y el otro con las mismas dos primeras variables y variables externas. En los dos modelos donde esta involucrada la

Tabla 27. Regresión múltiple de CHL versus variables externas e internas. Esquema de entrada de variables. F, test de F para los parámetros individuales (CLORO108, N=108).

CHL	R <sup>2</sup>	F	F	F	F	F	F	F
TP	0.616	9.8	26.3	29.5	41.5	49.0	51.5	47.1
TEMP	0.693	26.6	27.0	22.3	23.2	8.8	3.4	0.3
- ZMEAN	0.751	24.2	5.0	3.8	2.6	3.3	4.6	5.6
TN/TP	0.783		15.6	8.8	15.7	17.4	17.8	15.8
- CHL <sup>^</sup> /CHL	0.798			7.6	5.7	5.2	4.6	3.5
C/C	0.816				9.8	11.2	15.1	11.1
- MASI	0.834					10.6	8.7	9.9
%ATE	0.850						10.6	10.9
- DO <sub>b</sub>	0.853							1.7

Tabla 28. Esquemas de modelos de regresión múltiple para CHL (CLORO 108, N=188). R<sup>2</sup>, coeficiente de determinación total; RMSE, error estándar de la regresión; F, test de F para los parámetros individuales.

modelo 1		modelo 2		modelo 3	
CHL	F	CHL	F	CHL	F
TP	145.6	TP	138.1	TP	41.5
TN/TP	42.5	TN/TP	28.1	TEMP	23.2
CPUEA	21.7	- DOB	16.0	TN/TP	15.7
- MASI	15.5	CPUEA	15.7	C/C	9.8
C/C	15.5	- MASI	13.2	- CHL <sup>2</sup> /CHL	5.7
- DOB	9.1			- ZMEAN	2.6
R <sup>2</sup> = 0.848		R <sup>2</sup> = 0.825		R <sup>2</sup> = 0.816	
RMSE = 0.7878		RMSE = 0.8421		RMSE = 0.8660	

variable CPUEA, esta aumenta levemente la varianza explicada sobre %ATE; tal es la razón por la cual fue incluida en esos modelos.

Todas las variables involucradas, con excepción de C/C, han recibido alguna interpretación causal en la explicación de la producción algal y la expresión de su biomasa. Antes de generalizar algo como, que a todo lo demas constante, los lagos con aguas del tipo carbonato-bicarbonato presentan una mayor biomasa algal, un análisis más profundo de la estructura funcional del modelo es necesaria, así como una sustancial mejora de la presente base de datos. Que, en general, los lagos con mayor C/C sean los que presentan los menores niveles de TP y las mayores profundidades, haría pensar que la expresión de C/C en el modelo puede ser resultado de una funcionalidad no adecuada de una o varias de las variables incluidas en el mismo.

El mismo esquema de modelos se repite utilizando como primera variable TON, en lugar de TP, y también en los modelos de regresión desarrollados para la relación CHL/TP (Tabla 11A, Apéndice).

Si bien gran parte de la varianza en CHL es explicada por ambos conjuntos de variables, externas e internas, para esta base de datos, cuando ambos conjuntos de variables son consideradas en conjunto (modelo 1, Tabla 28) la varianza explicada aumenta sólo de manera marginal. Dado que una determinación de las variables externas por las internas es, en general, muy poco probable en comparaciones entre lagos, es lógico pensar que gran parte de la variabilidad que muestran las variables bióticas (internas) tiene, en ultima instancia, un origen externo (abiótico). Esto ha sido repetidamente mostrado para varios conjuntos, en comparaciones entre lagos (Peters 1986), y en particular para el caso de los lagos y embalses de Argentina (Quirós et al. 1986; Quirós y Baigún 1986; Quirós 1988a; Quirós 1988b; Quirós 1989). En términos del análisis de procesos para un lago singular, el argumento anterior puede traducirse en términos de causalidad, aunque en este caso la conexión inversa que va de variables internas a externas es algo menos evidente. Sin embargo, siempre queda abierta la posibilidad de que ciertas variables relevantes no hayan sido consideradas o que el valor explicativo estadístico de una variable (especialmente de las externas) sea adjudicado causalmente a una o mas variables internas (por ej. TEMP versus MASI, %ATE y DO<sub>b</sub>) sobre las cuales no tiene ninguna influencia. El efecto discontinuo de algunas de las variables involucradas (ver Figuras 5A y 6A en el Apéndice), ya mencionado anteriormente, conduciría, además, a otra fuente adicional de error en los modelos desarrollados. Algunos ejemplos de los modelos de regresión múltiple desarrollados se presentan en el Apéndice (Tablas 12A y 13A).

Ciertos ambientes, no en general los mismos, se desvían apreciablemente aun de los modelos mas desarrollados y complejos. Ciertas características no consideradas en el análisis o una funcionalidad no adecuada, podrian estar relacionadas con los mayores residuos. Por ejemplo, grandes desvíos al modelo basado en variables internas se dan para la laguna Melincué (negativo) y para la laguna San Luis (positivo); ambos son ambientes muy poco profundos, la primera con altísimos niveles de turbidez inorgánica producto de la acción humana, y la segunda ubicada en Tierra del Fuego, con una altísima abundancia de salmónidos pero sin presencia de aterínidos. Para la primera un alto residuo, debido a la no consideración de  $CHL^*/CHL$  entre las variables internas, posiblemente este involucrado. En la segunda, la razón del gran desvío positivo podría deberse a un efecto ligado a la abundancia total de peces, no considerado en la abundancia de aterínidos. Para el modelo basado en variables externas, grandes desvíos se dan para las lagunas Blanca y Salada Grande (negativos) y el lago Los Mosquitos (positivo). La primera presenta una relación  $ZMEAN < SDL$  y en ambas el desarrollo de la macrofitia acuática es importante. El lago Los Mosquitos presenta una alta proporción de aterínidos en la captura (64%) y un tamaño medio relativamente bajo del macrozooplankton ( $MASI = 2.2$  ug/ind.). Estas características no cubiertas en ninguno de los dos modelos, interno o externo, contribuyen a explicar los apartamientos de la regresión. Esta es una de las ventajas resultante de no haber utilizado métodos estadísticos de tamizado de datos. En el modelo que incluye ambos tipos de variables esos grandes desvíos no se producen. Para otros ambientes, desvíos menores pueden tambien ser explicados por la combinación de sus características internas y externas.

Los residuos de la regresión de CHL en TP, TN/TP y  $CHL^*/CHL$ , para  $N=108$ , versus distintas variables relacionadas significativamente con su varianza residual se muestran en el Apéndice (Figuras 5A a 10A). Estos gráficos son sólo algunos ejemplos de los utilizados para estudiar las funcionalidades y dependencias de cada uno de los modelos de regresión desarrollados y la distribución de sus residuos. En dichos gráficos pueden observarse las mayores concentraciones relativas de CHL en ambientes con  $MASI < 1.5$  ug/ind. o  $DO_b < 2$  mg.L<sup>-1</sup> (Figuras 5A y 8A), o en ambientes con aterínidos presentes (Figura 7A), las menores concentraciones en ambientes con  $MASI > 4.5$  ug/ind. (Fig. 5A). En las Figuras 9A y 10A se pueden visualizar las mayores concentraciones relativas de CHL para altas temperaturas o bajas profundidades medias, y su inversa para bajas temperaturas o en ambientes profundos. En ellos puede observarse el efecto de carácter discontinuo, ya mencionado, de las variables  $MASI$ ,  $DO_b$  y  $\%ATE$ .

Un análisis similar fue realizado luego de homogeneizar la base de datos separando los lagos con  $CHL^*/CHL > 7$ ,  $ZMEAN > SDL$  y  $TN/TP < 22$  (CLOZ0022,  $N=83$ ). Los resultados son en general coincidentes con los obtenidos para CLOR0108 ( $N=108$ ). La variable



$CHL^2/CHL$  se mantiene en el modelo externo, indicando que cierta limitación por turbidez o color del agua aun se evidencia en este conjunto de lagos y embalses (Tabla 29).

Para  $N=83$ , la variación de CHL explicada en los modelos de regresión múltiple, tanto en aquellos con base en variables internas o en variables externas, es sumamente alta ( $R^2=0.91-0.93$ , Tabla 29). La dispersión de los datos también continúa siendo relativamente alta, a pesar de que el error cuadrático de la regresión (RMSE) disminuye desde valores de  $0.79-0.87$  para  $N=108$  a valores de  $0.58-0.62$  para  $N=83$ . La razón de esta disminución en RMSE es debida fundamentalmente a que en el tamizado de datos desde CLORO108 ( $N=108$ ) a CLOZO022 ( $N=83$ ) fueron eliminados la mayor parte de los ambientes con características limnológicas muy singulares (muy turbios, con un muy importante desarrollo de la macrofitia acuática).

Cuando a partir de CLOZO022 ( $N=83$ ) son eliminados los ambientes con  $TN/TP < 35$  disminuye aun más el error de los modelos de regresión desarrollados, manteniéndose el porcentaje de la variación explicada en CHL (Tabla 30). El modelo basado en variables externas (modelo 3), prácticamente explica el mismo porcentaje en la variación que uno de los "mejores" modelos totales (modelo 1), y mayor que el basado en variables internas (modelo 2).

Los modelos de regresión múltiple desarrollados explican un alto porcentaje de la variación en CHL. Con las limitaciones inherentes a este tipo de base de datos, puede decirse que son originales en el sentido que involucran variables, que si bien algunas de ellas fueron incluidas por separado en modelos de regresión múltiple ya desarrollados en la literatura, no existe hasta el presente un análisis como el aquí realizado para ningún conjunto de lagos y embalses a nivel mundial. De la recopilación de lo publicado hasta el presente surge, que el disponer de bases de datos más limitadas que la presente, en el número de variables, llevó, en general, al desarrollo de modelos más limitados, en los cuales fueron consideradas una o varias, pero nunca todas, las variables aquí involucradas. A medida que se homogeiniza la base de datos la variación explicada en CHL aumenta y el error standard de las regresiones disminuye (Tablas 28 a 30). En paralelo al proceso de homogeinización y de disminución del RMSE, se produce en general una disminución del rango de variación de los residuos (Tabla 31, Figuras 34 y 35). Si no disminuye aun más su extremo positivo, es debido a la presencia del lago Los Mosquitos, que se convierte en único caso excepcional ("outlier") de la base de datos (Figura 35). Cuando se analizó la base de datos total, ya se lo indico como singular en la proporción de aterínidos en la captura de peces y en el tamaño medio del macrozooplanton. Sin embargo, ello no basta para explicar, que aun los mejores modelos de regresión

Tabla 29. Esquemas de modelos de regresión múltiple para CHL (CLOZ0022, N=83). R<sup>2</sup>, coeficiente de determinación; RMSE, error estándar de la regresión; F, test de F para los parámetros individuales.

modelo 1		modelo 2		modelo 3	
CHL	F	CHL	F	CHL	F
TP	72.1	TP	509.9	TP	53.5
- ZMEAN	15.6	%ATE	7.5	TEMP	33.3
- DOB	14.1	- DOB	6.1	- ZMEAN	11.9
- MISI	12.6	- MASI	4.3	- CHL <sup>2</sup> /CHL	8.3
%ATE	10.4				
R <sup>2</sup> = 0.927		R <sup>2</sup> = 0.913		R <sup>2</sup> = 0.924	
RMSE = 0.5814		RMSE = 0.6206		RMSE = 0.5879	

Tabla 30. Esquemas de modelos de regresión múltiple para CHL (CLOZ0035, N=67). R<sup>2</sup>, coeficiente de determinación; RMSE, error estándar de la regresión; F, test de F para los parámetros individuales.

modelo 1		modelo 2		modelo 3	
CHL	F	CHL	F	CHL	F
TP	51.7	TP	187.7	TP	47.5
TEMP	30.0	- DOB	8.5	TEMP	29.1
- ZMEAN	15.0	- MASI	5.4	- ZMEAN	13.7
- CHL <sup>^</sup> /CHL	11.8	TN/TP	4.0	- CHL <sup>^</sup> /CHL	13.0
- MISI	4.7	%ATE	3.1		
R <sup>2</sup> = 0.930		R <sup>2</sup> = 0.904		R <sup>2</sup> = 0.924	
RMSE = 0.5270		RMSE = 0.6162		RMSE = 0.5425	

Tabla 31. Valores extremos de los residuos correspondientes a los modelos externo, interno y total para tres niveles de homogeneidad de la base de datos.

modelo	Residuos linealizados ( $\hat{y}/y$ )		
	externo	interno	total
CLOR0108 N=108	0.08 - 9.0	0.10 - 10.0	0.18 - 7.4
CLOZ0022 N=83	0.22 - 9.0	0.25 - 6.0	0.22 - 5.5
CLOZ0035 N=67	0.33 - 6.7	0.25 - 6.0	0.37 - 6.7

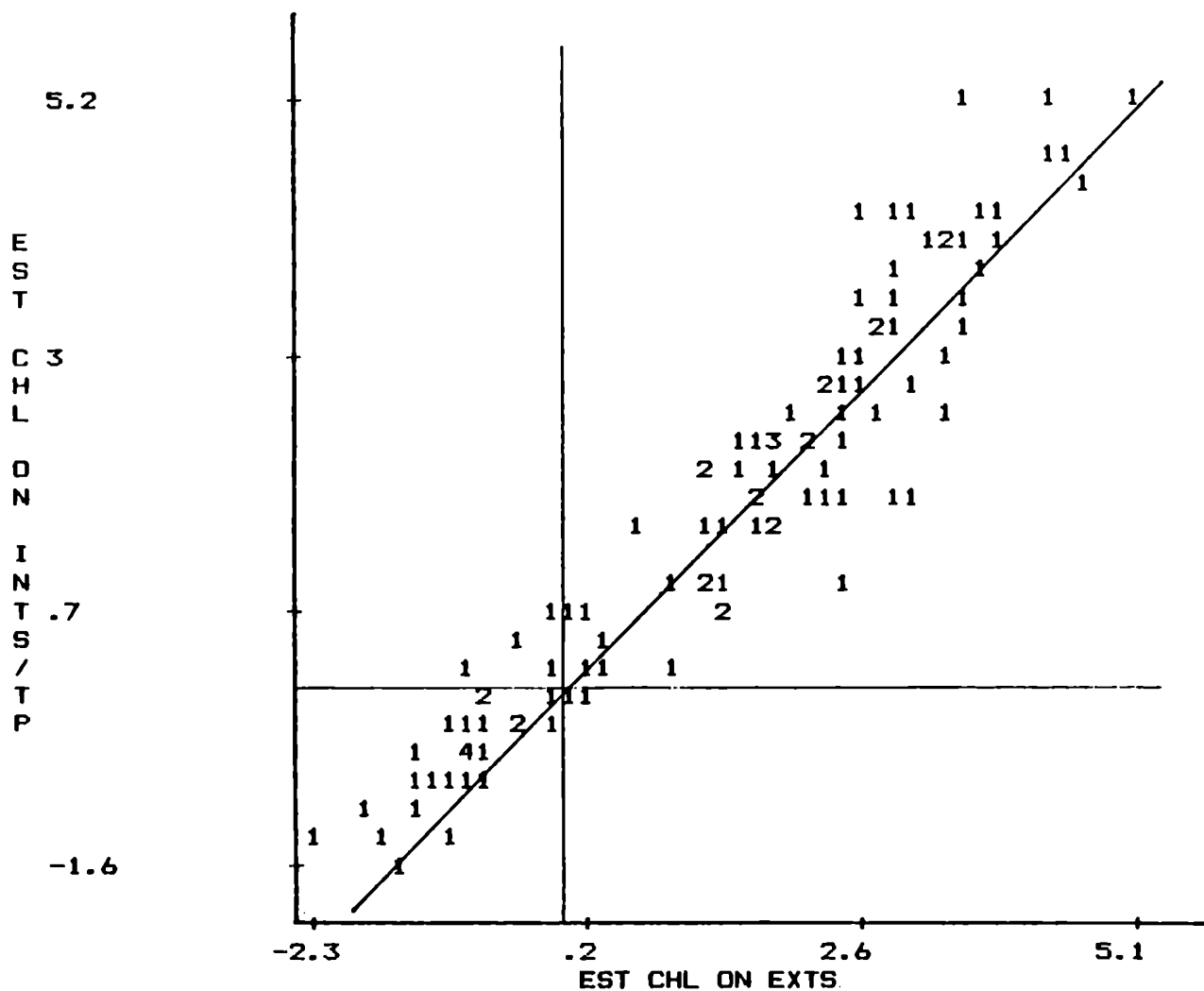


Figura 34. Clorofila estimada con modelo basado en variables internas versus clorofila estimada con modelo basado en variables externas, pana CLOZ00108 (N=108). Ver Tabla 28.

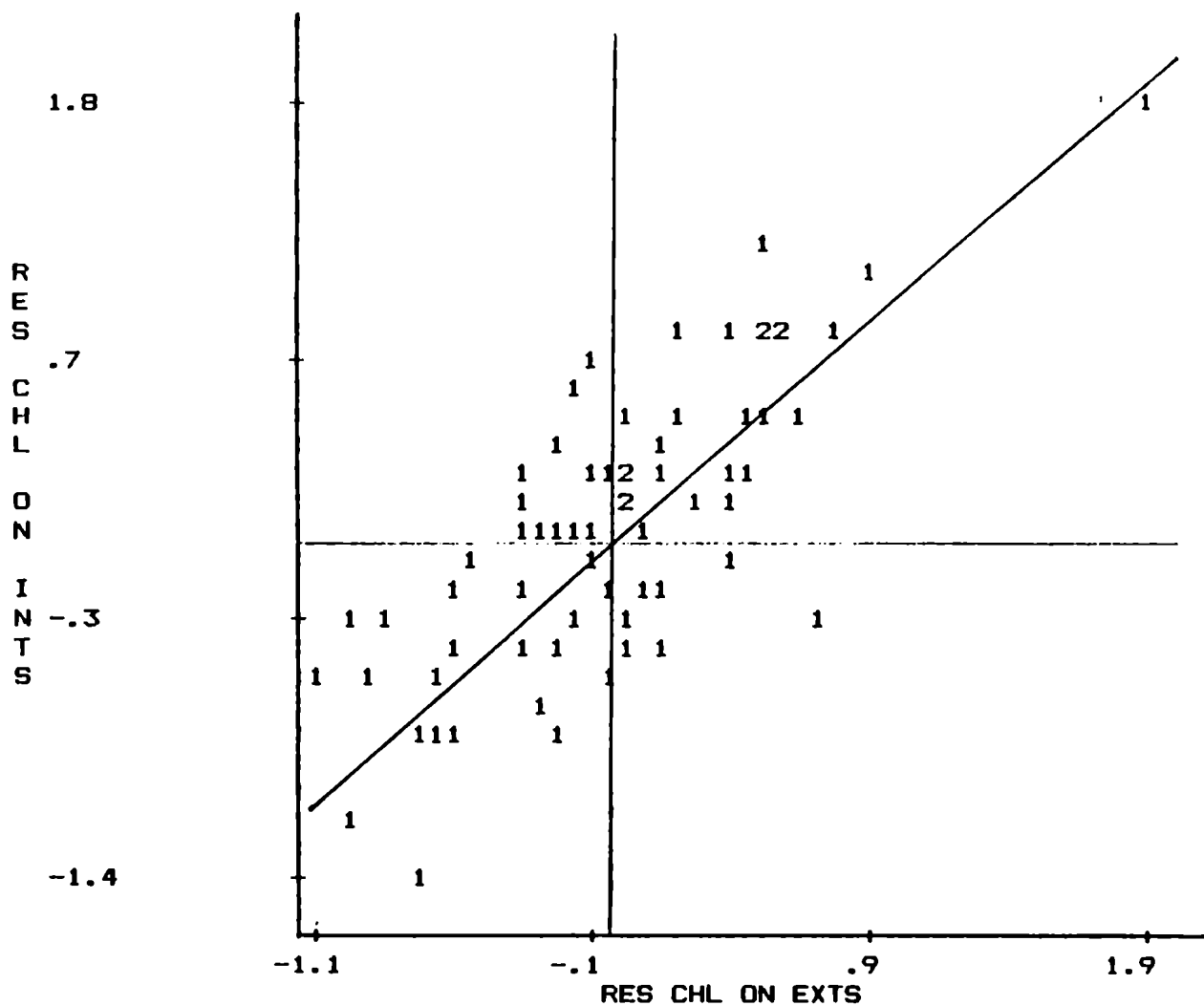


Figura 35. Residuos de las regresiones de CHL en variables internas versus residuos de la regresión basada en variables externas, para CLOZ0035 (N=67). Ver Tabla 30.

desarrollados no subestimen su concentración de clorofila (CHL) con un error menor a 5.5 veces. Alguna variable no controlada o el mero error experimental podrian estar involucrados.

Que la suma de residuos disminuya en los modelos totales con respecto a los basados en variables externas e internas, indicaría que ambos tipos de procesos están involucrados en explicar la variación residual de regresiones CHL-TP, para un lago individual, con el devenir del tiempo (ver Figura 11). Lo que los distinguiría es la escala de tiempo a la cual cada uno de ellos se desarrolla (Carpenter y Kitchell 1987). La escala temporal de heterogeneidad no fue aquí considerada (ver Capítulo 2) y el estudiarla haría necesario mantener un monitoreo prácticamente continuo en un número considerable de lagos (no menos de 50) por un lapso de tiempo también considerable (no menos de 15 a 20 años). En el próximo Capítulo se verá cual sería la representación en un espacio de ordenación de por lo menos una parte de ese tipo de bases de datos.

Si se pretende que la representación en el espacio de los estados es adecuada para mostrar los distintos estados temporales por los cuales podría pasar un lago individual, y dependiendo del tipo de procesos involucrados en sus cambios de estado, los modelos basados en variables internas y externas (los aquí denominados totales) serían más adecuados para representar tales cambios de estado. Dependerá de las fuerzas impulsoras externas y de la intensidad de cambio de las variables internas, su "peso" relativo en la determinación del cambio total en la variable dependiente. Esto traducido en otras palabras, significa que los modelos basados en variables internas y externas, serían herramientas más adecuadas para predecir el futuro de un sistema acuático singular. La disminución del rango de variación en las regresiones totales (Tabla 29) y de su error estandard (Tablas 28 a 30) serían indicadores en ese sentido.

Otras variables consideradas en los análisis de regresión múltiple, tales como área, volumen, precipitaciones medias anuales, tiempo medio de permanencia del agua, período libre de heladas, total de sólidos disueltos y tipo iónico de agua, no fueron, en general, de importancia en explicar la varianza residual en regresiones multiples tendientes a explicar estadísticamente la variación en la biomasa fitoplanctónica. Esporádicamente, en alguno de los modelos desarrollados, su entrada puede llegar a explicar un pequeño porcentaje de la varianza residual (ver por ej. Tablas 28 a 30). Ello ocurre así posiblemente por varias razones, una de las mas importantes sería la de covariar intensamente con otras de las variables ya consideradas en el modelo, por ejemplo FFP con TEMP, o con DO<sub>b</sub>, %ATE y MASI. En general, cuando entran en alguno de los modelos desarrollados lo hacen siguiendo una lógica causal, sin contradicciones con el conocimiento que se posee sobre el

funcionamiento de sistemas individuales. FPN, por ejemplo, generalmente entra a los modelos con signo negativo; ello significa que una vez considerada en el modelo la variable TF, ya está tomado en cuenta el posible efecto de la mayor carga de nutrientes a altas FPN y solo queda a considerar el efecto de lavado de carácter negativo sobre la expresión de la biomasa fitoplanctónica. Sobre este tipo de análisis de detalle deberá avanzarse en el futuro análisis de la base de datos.

Las variables que dan cuenta de los "standings" de macrozooplancton, microzooplancton y peces, no explican una proporción significativa de la varianza residual. Cuando entran en los modelos de regresión generalmente lo hacen con parámetros positivos. Esto solo podría significar variabilidad residual ligada a que, a mayores niveles de nutrientes, en climas más cálidos y en ambientes menos profundos, la materia orgánica total de un sistema singular es mayor (D'Elia et al. 1986). Ningún efecto trófico en cascada (piscívoros -> zooplanctófagos -> herbívoros -> fitoplancton) se visualiza a nivel de las respectivas biomásas (Quirós 1989), con excepción del efecto positivo ligado a la biomasa o la biomasa relativa de atherínidos y que, en mi opinión, está más ligada a la biodisponibilidad del F que a un efecto trófico en cascada.

Otros modelos de regresión, pero desarrollados a partir de variables compuestas obtenidas a su vez a partir del análisis de componentes principales de las variables climáticas, morfométricas y edáficas (Tablas 5 y 7), no aumentan la varianza explicada en CHL, aun cuando en ellos sean incluidas las variables MASI y %ATE. En general los mejores modelos, utilizando los FCAi o FCAir, explican alrededor de un 78% en la variación de CHL, contribuyendo MASI y %ATE con un 3-4% (N=108). Sin embargo, estas variables compuestas presentan una ventaja con respecto a las variables originales, el hecho de no estar relacionadas entre sí (ortogonales), y por lo tanto el evitar la autocorrelación de las variables independientes en los modelos de regresión múltiple.



## CAPITULO 5

### Expresión de Pautas de Sistema en un Espacio de Ordenación

#### 5.1. Introducción.

Es mi intención mostrar en este Capítulo como un ambiente acuático conserva su individualidad cuando se representa su variación estacional en un espacio de ordenación definido por un conjunto heterogeneo de lagos y embalses. Dicha representación permitirá comparar la variación interna de ambientes singulares en el espacio de ordenación que representa la variación entre ambientes acuáticos. Los resultados permitirán también discutir la validez del estudio comparativo entre lagos realizado en el presente trabajo de tesis (Capítulos 3 a 4).

#### 5.2. Materiales y Métodos.

Ademas de la base de datos total (N=111), se utiliza otra base de datos obtenida a partir del estudio limnológico-pesquero de seis lagos de la Provincia del Chubut, realizado bajo mi dirección durante los años 1983 a 1985 (Quirós 1984). Dichos ambientes ya incluidos en la base de datos total (N=111), son los lagos Rosario, Musters, Colhue Huapi y Las Chultas, el embalse Florentino Ameghino y la laguna Esquel (Scapini et al. información no publicada). Esta última base de datos incluye las variables siguientes:

SDL	lectura del disco de Secchi	(m)
COLOR	color real	(Hazen)
TA	alcalinidad total	(meq.L-1)
K20	conductividad eléctrica a 20 oC	(uS.cm-1)
HARD	dureza	(meq.L-1)
TP	fósforo total	(mg.m-3)
TON	nitrógeno orgánico total	(uM)
CHL	clorofila total	(mg.m-3)
TN/TP	relación nitrógeno a fósforo totales	-
DOb	concentración de oxígeno disuelto en la interfase agua-sedimento	(mg.L-1)

### CHL<sup>^</sup>/CHL turbidez de origen no algal

que fueron medidas aproximadamente cada cuatro meses (estacional) durante dos años. En los lagos Colhue Huapi, Musters y Rosario se totalizaron nueve muestreos. En el lago Las Chultas, el embalse Florentino Ameghino y la laguna Esquel se realizaron sólo ocho muestreos, faltando el primero, el segundo y el sexto respectivamente. A las variables consideradas arriba se agregaron variables que prácticamente no varían durante el ciclo anual, tales como área superficial (A, km<sup>2</sup>), profundidad media (ZMEAN, m) y volumen (VOL, hm<sup>3</sup>), o que representan las características geográficas y climáticas medias anuales de cada uno de los seis ambientes, tales como latitud (LAT), altitud (ALT, m), período libre de heladas (FFP, días) y precipitación media anual (PPN, mm). Se agregó además la variable VOL/PPN. Se totaliza un total de 19 variables y 51 "sitios". Definiendo una matriz de datos de 51 (filas) x 19 (columnas). Las 51 filas corresponden a 9 muestreos para cada uno de los 6 lagos, menos tres muestreos faltantes, uno en cada uno de tres de los lagos.

### 5.3. Resultados y Discusión

Una estrategia de análisis sería unir esta nueva base de datos (51 "sitios" por 19 variables) a la base de datos total definida con las mismas variables (111 lagos y embalses por 19 variables) y analizar el conjunto como 162 "sitios" distintos. Tomando en cuenta que seis lagos y embalses de N=111 (muestreo realizado durante el primer verano) vuelve a repetirse como uno de los muestreos de verano para los seis lagos estudiados estacionalmente (N=51). Ello llevaría a que en realidad se tengan 156 "sitios" distintos. Pero ya se vió en el Capítulo 2 que existen varias razones por las cuales no es correcto utilizar datos de estudios comparativos "entre" lagos junto con datos provenientes de la variación de las mismas variables "dentro" de un lago singular (ver Figuras 10 y 11).

El efecto de considerar todos los datos en conjunto (N=159) se observa en las Figuras 36 y 11A (Apéndice). La inclusión de los nueve muestreos en el lago Colhue Huapi, un caso singular por su alta turbidez inorgánica y su limitación por N, ocasiona una mayor dispersión de los datos en CHL-TP y una disminución de la variación explicada en CHL, tanto por TP como por TON (Tabla 32). También disminuye la variación explicada por SDL (Tabla 32) producto principalmente de la mayor turbidez inorgánica del lago Colhue Huapi y de su mayor peso en la regresión para N=159. La inclusión de TN/TP y CHL<sup>^</sup>/CHL lleva la varianza explicada al 66%, sensiblemente menor que en el caso de la comparación entre lagos en verano (Tabla 33).

Tabla 32. Regresiones comparativas entre logeCHL y logeTP, logeTON y logeSDL para N=108, lagos y embalses en verano, y N=159, lagos y embalses en verano más muestreos estacionales en seis ambientes del Chubut.

variable	N = 108				N = 159			
	parámetros		r <sup>2</sup>	F	parámetros		r <sup>2</sup>	F
	a	b			a	b		
logeTP	-1.395	0.85	0.62	169.83	-1.278	0.75	0.55	191.30
logeTON	-3.963	1.42	0.71	260.61	-3.573	1.33	0.67	324.49
logeSDL	2.270	-1.15	0.73	282.74	1.909	-0.90	0.63	262.69

test de F, P<0.001

Tabla 33. Comparacion de regresiones de logeCHL versus logeTP, logeTN/TP y CHL<sup>^</sup>/CHL para N=108 (lagos y embalses en verano), y N=159 (lagos y embalses en verano más muestreos estacionales en seis ambientes).

N	p a r á m e t r o s				R <sup>^</sup> 2	F
	a	TP	TN/TP	CHL <sup>^</sup> /CHL		
108	-6.070	1.292	0.817	-0.042	0.746	101.85
159	-5.049	1.160	0.615	-0.037	0.658	99.44

test de F, P<0.001

El ejemplo anterior, quizás un poco extremo, muestra por un lado que no es correcta la mezcla de información proveniente de comparaciones "entre" lagos con información obtenida de estudios "dentro" de lagos singulares. Por otra parte, se puede observar la no validez general de una representación en el espacio de los estados (según una proyección, por ej. en el plano CHL-TP) para representar procesos que ocurren en lagos individuales. Si bien, esto último es prácticamente evidente con respecto a la variación estacional, ello también ha sido demostrado para la variación en CHL-TP entre años sucesivos (Smith y Shapiro 1981). Aunque la representación estacional es comparada con el total de lagos y embalses en verano, los resultados seguirían siendo válidos si dicha comparación se realizara con respecto a los valores medios anuales del total de lagos y embalses.

Los muestreos estacionales introducen, como ya se ha discutido, una fuente extra de error en las regresiones CHL-TP, producto de la variación de CHL y TP, siguiendo a los procesos estacionales en los cuales estas variables son relevantes. Por ejemplo TP depende de la carga de TP al lago (Vollenweider 1969) y esta a su vez está relacionada con el régimen hidrológico. En lagos cuya entrada de agua depende del deshielo, es en primavera cuando se produce el pulso principal de entrada de P, coincidiendo con el comienzo de la estación de crecimiento, produciendo así un aumento en CHL (principalmente un "bloom" de diatomeas). A esa fase le sigue una fase de "aguas claras" en la cual la biomasa fitoplanctónica desciende y la biomasa zooplanctónica aumenta hasta llegar a un máximo hacia fines de primavera, durante su descenso se produce un nuevo "bloom" algal de verano (principalmente clorofíceas) (Wetzel 1975). Este modelo conceptual lejos de tener validez universal parece sólo cumplirse en algunos lagos templados fríos. Sin embargo, sigue siendo válido que los pulsos de P causarán aumentos de CHL en el lago, siempre que la interrelación trófica fitoplancton - zooplancton - peces lo permita. En parte del ciclo anual, cuando la presión de predación de los peces sobre el zooplancton sea menor, es de esperar un aumento de la presión de pastoreo de este último sobre las algas; pudiendo llegar a enmascarar el efecto directo de TP sobre CHL. Conceptualmente, es lógico suponer, que si todo es igual en el medio ambiente al comienzo del nuevo ciclo anual, el mismo estado deberá repetirse. Esta es la razón por la cual la variación estacional en el espacio de los estados se ha representado como un ciclo (Figuras 9 a 14).

Los efectos directos arriba mencionados evidentemente parecen ocurrir en algunos de los lagos que fueron muestreados durante dos años consecutivos. En ninguno de ellos la relación CHL-TP fue significativa. Aun más, en cinco de ellos fue francamente negativa. Esto puede visualizarse en la Figura 36 (Apéndice) para cada lago en particular. En tres de ellos CHL estuvo relacionada negativamente con la biomasa del macrozooplancton durante el primer año de muestreos, no

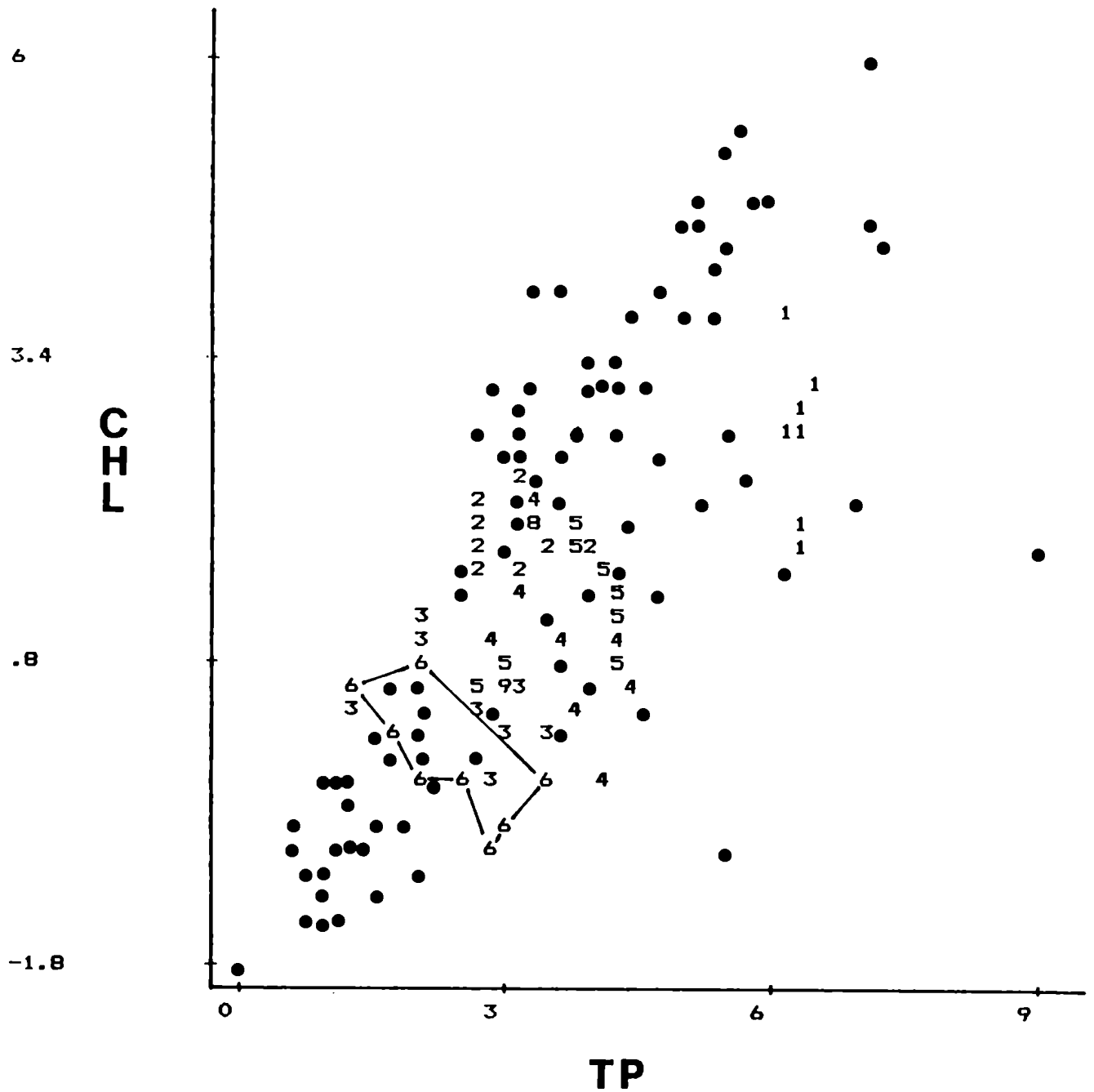


Figura 36. Relación entre concentraciones de clorofila (CHL, mg.m-3) y de fósforo total (TP, mg.m-3) para 111 lagos y embalses en verano y muestreos estacionales en seis lagos del Chubut (N=159). ( ), 111 lagos y embalses en verano; (1), lago Colhue Huapi; (2), lago Musters; (3), lago Rosario; (4), embalse Florentino Ameghino; (5), laguna Esquel; (6), lago Las Chultas.

existiendo relación inversa significativa con MASI. Sin embargo, otro efecto ligado a la variación de la turbidez de origen no algal durante el ciclo estacional, pasa a tener tanta o más importancia que el efecto de pastoreo. En los seis ambientes CHL estuvo negativamente relacionada con  $CHL^*/CHL$ , y en cuatro de ellos con  $P < 0.01$ . Las excepciones son el embalse Florentino Ameghino y especialmente el lago Colhue Huapi en los cuales la relación es negativa pero sólo con  $P < 0.20$ . El significado de esta relación negativa entre CHL y  $CHL^*/CHL$  podría estar basada en que durante ciertos períodos del ciclo anual, la entrada de nutrientes esta ligada a un aumento de la entrada de turbidez de origen no algal, o una coincidencia con la época de vientos intensos, que en los lagos menos profundos, produce la resuspensión del sedimento. La posible autocorrelación entre CHL y  $CHL^*/CHL$  fue disminuída dado que la primera de ellas se la analizó transformada logarítmicamente; por otra parte, esta relación negativa no se expresa directamente en el análisis de la base de datos total.

En el análisis interno de los seis lagos del Chubut, cualesquiera sean los mecanismos que originan que las relaciones CHL-TP no sean significativamente positivas, y aun que sean negativas, la descripción de su variación estacional en el espacio de los estados no coincide con la descripción obtenida a partir de la comparación entre lagos (Figuras 10, 11, 23 y 36), que es lo que se quería mostrar.

Sin embargo, el hecho de que los procesos estacionales dentro de cada lago individual abarquen en sus variaciones una porción importante del plano CHL-TP (Fig. 36), no significa que el lago pierda su individualidad. En el plano CHL-TP ocurren cosas, como que en determinada época del año, los valores de CHL y TP de un lago pueden coincidir con los respectivos valores de CHL y TP de otro lago en la misma o en diferente época del ciclo (Fig. 36). Pero el plano CHL-TP es solo una proyección del espacio de los estados n-dimensional total, y ambos lagos pueden diferir en su posición en cualesquiera otras de las n-2 dimensiones restantes.

Como ya se puntualizara (ver Capítulo 2) la visualización del estado de un lago, y de sus cambios, en el espacio de los estados definido por más de tres variables no es simple. Existen técnicas gráficas para representar datos multivariados pero pierden su sencillez para visualizar diferencias a medida que el número de "sitios" y de variables aumenta. Otra estrategia sería observar la matriz de datos y llegar a discernir que todos los sitios difieren entre sí por lo menos en el valor de una de las variables. El uso de máquinas, aunque resuelve el problema nos llevaría a un nuevo listado en el cual, a cada sitio se le agrega una observación tal que especifique en que variables difiere con respecto a cada uno de los demás sitios. Si bien esta es una

solución, sigue siendo una solución poco visualizable como para que el observador, a partir de ella, pueda generar pautas de sistema. Como se anticipara en el Capítulo 2, en este trabajo se optó por una ordenación por el método de componentes principales para obtener una visualización aproximada, y base de datos dependiente, del espacio de los estados.

El análisis de componentes principales (PCA) fue realizado sobre la matriz de datos ampliada con 159 sitios y 19 variables (Tabla 14A, Apéndice). Alternativamente, sobre el análisis de PCA para 108 lagos y embalses por 19 variables (Tabla 34) se calcularon los "scorers" de los muestreos estacionales para cada uno de los seis lagos del Chubut. La posición relativa de los 159 "sitios" en el espacio de los tres primeros componentes es aproximadamente la misma por ambos métodos.

La representación de la variación estacional del estado, de cada uno de los lagos individuales, en el espacio de componentes principales se muestra en la Figura 37. En la misma se observa la variación estacional, expresada como el cambio de las variables PCA1 y PCA2. En esta proyección, cada uno de los seis lagos conserva su individualidad. Más aun, las trayectorias definidas por los estados que toman los seis lagos durante los dos años de muestreo, no intersectan el estado de ninguno de los otros 102 lagos y embalses en el subespacio definido por los primeros ejes de ordenación (Fig. 37). Aunque no ocurre lo mismo en algunas de las otras proyecciones posibles (Fig. 12A), basta lo que ocurre en la proyección según los dos primeros ejes para apoyar que la representación en el espacio de los estados es adecuada para representar fenomenológicamente el cambio total de un ambiente acuático (ver Capítulo 2).

La representación de la variación estacional de un lago no agrega mucho más, con respecto a su caracterización limnológica, que la que se obtiene a partir del estudio comparativo a tiempo fijo, por ejemplo durante el verano a verano tardío. Un 60-65% de la variación total es explicado por los dos primeros componentes principales (Tablas 34 y 14A). La posición relativa de un lago individual en el espacio de ordenación, con respecto al resto de los lagos y embalses, no varía apreciablemente durante su ciclo estacional. Sin embargo, este efecto se hará más manifiesto a medida que las comparaciones se realicen entre lagos con mayor similitud. Evidentemente ello no significa que se pueda llegar a obtener un conocimiento relativamente profundo de los procesos que ocurren en un lago durante su ciclo estacional a partir de un muestreo a tiempo fijo. Sólo se podrán realizar ciertas prognosis que deberán luego verificarse con estudios temporales de procesos. Sin embargo, estas prognosis de bajo nivel de precisión, pero de bajo costo, son los elementos mínimos necesarios para el manejo de un gran número de ambientes acuáticos a nivel regional (Henderson et al. 1987).



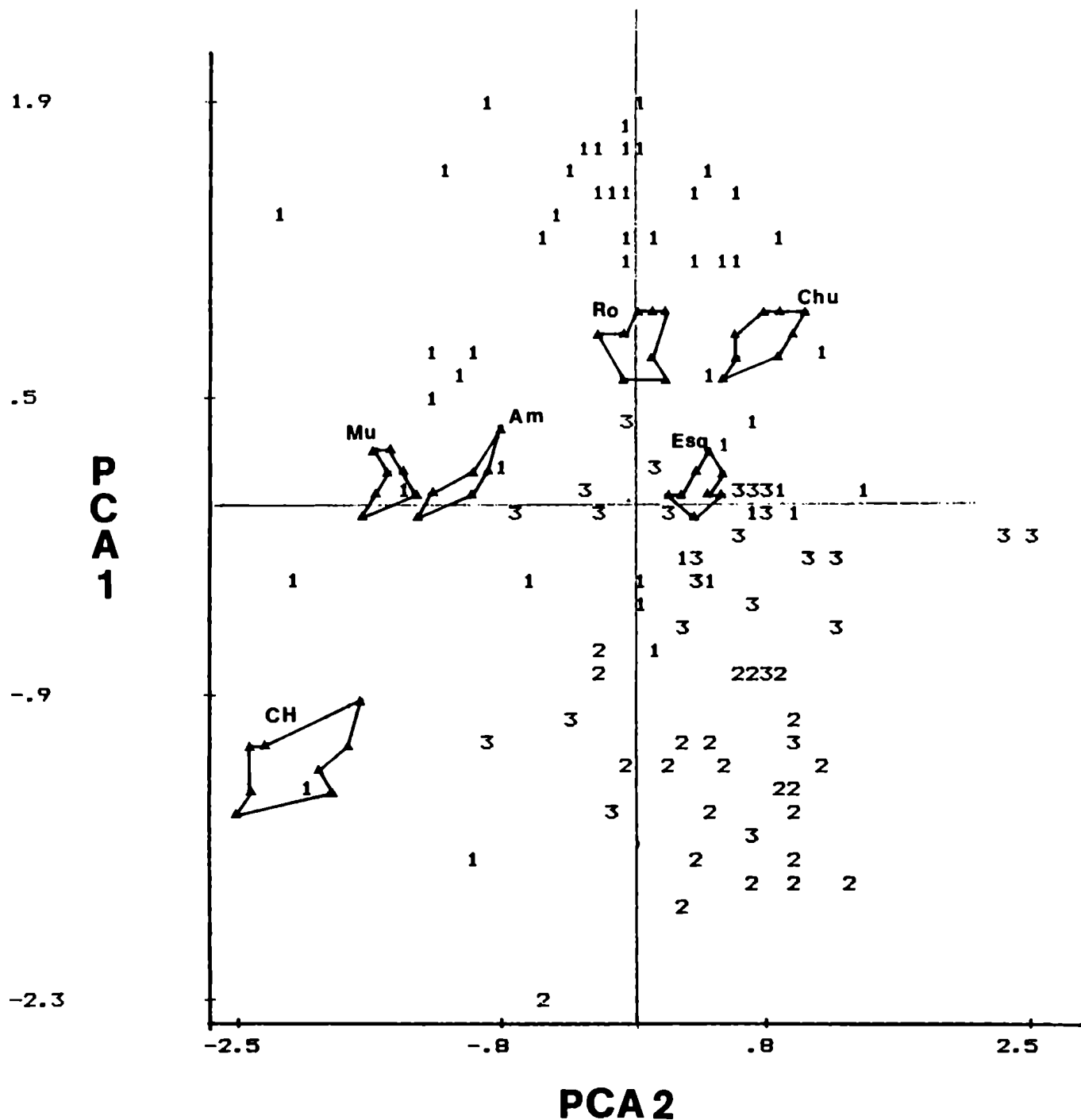


Figura 37. Ubicación de los muestreos estacionales en seis lagos del Chubut según los dos primeros ejes del espacio de ordenación de 111 lagos y embalses en verano. CH, lago Colhue Huapi; Mu, lago Musters; Ro, lago Rosario; Am, embalse Florentino Ameghino; Esq, laguna Esquel; Chu, lago Las Chultas.

El hecho de que el ciclo descrito por el cambio de estado estacional esté anotado en el espacio de ordenación, indica que el enfoque aplicado, comparación sincrónica entre lagos y embalses, es adecuado para caracterizar el conjunto de lagos y embalses de Argentina y obtener pautas generales sobre la abundancia de sus comunidades bióticas. El error con el cual se ha trabajado es, indudablemente, menor que el representado por la variación estacional en el espacio de ordenación (Fig. 37).

A partir de la ordenación realizada, la discusión sobre las características más generales de un lago, por ejemplo su estado trófico, no varían. Por ejemplo, el lago Colhue Huapi sigue siendo tan eutrófico, y los lagos Rosario y Las Chultas tan oligo-mesotróficos en la representación obtenida a partir del muestreo único durante el verano, como lo son a partir del muestreo estacional durante dos años consecutivos. Este es el tipo de "control interno" que ejerce el muestreo estacional sobre las pautas generales obtenidas, al cual se hacía referencia en el comienzo de estos estudios (Quirós 1981, Quirós 1985).

El espacio de ordenación tal como fuera definido aquí, o en el Capítulo 3, prácticamente no se modifica cuando se incluyen variables tales como la biomasa fitoplanctónica, la biomasa del zooplancton, o la biomasa relativa de peces. Las trayectorias cíclicas que definen las variaciones de los seis lagos estudiados estacionalmente no varían apreciablemente cuando se incluyen como variables CHL, MIZOOB, MAZOOB y CPUE (Quirós información no publicada). La ordenación obtenida incluyendo tales variables es prácticamente similar a la presentada en la Figura 37. Esto apoya aun más la determinación fundamentalmente externa de las abundancias de las comunidades bióticas en ambientes acuáticos. Para la biomasa fitoplanctónica, esto ya fue mostrado con técnicas de regresión y de correlación parcial en los Capítulos anteriores.

El tipo e intensidad de las fuerzas impulsoras externas (entrada de energía lumínica y térmica, carga de nutrientes, entrada de carbono reducido desde los ecosistemas terrestres, entre otras) y las condiciones de contorno del sistema (por ej. su morfometría) determinan su posición en el espacio de los estados, por ejemplo, su posición en las Figuras 37 y 12A. La variación estacional de las variables impulsoras, causada en última instancia por la variación en el flujo de energía radiante proveniente del sol, se refleja en las trayectorias cíclicas (Figuras 37 y 12A). Podemos ahora imaginar como, frente a una variación en el tipo o la intensidad de las fuerzas impulsoras externas (por ej. proceso de eutroficación natural o por acción humana, calentamiento climático, etc.) o de sus condiciones de contorno (por ej. rellenado sedimentario, embalsado de un lago, cataclismos), pueden variar la posición media de un lago individual en el espacio de los estados. Que este se desplace

Tabla 34. Resultados del análisis de componentes principales para N=108 lagos y embalses. Primeros cinco autovectores incluyendo las variables cuyos pesos son mayores que la mitad del máximo.

	PCA1	PCA2	PCA3	PCA4	PCA5
Autovalor	8.94	2.90	2.27	1.36	1.19
% variación	47.05	15.24	11.94	7.14	6.27
% acumulado	47.05	62.29	74.23	81.37	87.64
A				-0.37	
ZMEAN	0.89	-0.85			
SDL	0.88				
COLOR	-0.77			-0.34	
TEMP	-0.78		0.52		
FFP	-0.74		0.49		
ALT	0.53		0.44	0.54	
LAT	0.47		-0.70		
TA	-0.90				
K20	-0.83				-0.34
HARD	-0.71				-0.51
TP	-0.92				
TON	0.90				
TN/TP	0.66				-0.41
DOb			-0.71		
CHL~/CHL		-0.60			0.53
PPN		0.47		-0.70	0.32
VOL	0.66	-0.65			
VOL/PPN	0.63	-0.72			

desde una posición a otra en el espacio de los estados significa que cambiará su grado de similitud con respecto a otros ambientes. El carácter de la modificación externa determinará si un único ambiente, o varios a la vez, cambien su estado. Las modificaciones en la biósfera producidas por el hombre, repercuten aun en los ambientes acuáticos mas alejados del planeta, y no todos los ambientes reaccionan, variando su estado de la misma manera, frente a las perturbaciones de su medio ambiente. La representación en el espacio de los estados permite la visualización de tales procesos por grupos de ambientes, tanto como aquellas variaciones ambientales que se ejercen sobre ambientes singulares.

La representación propuesta, por tener sustento en una modelización del sistema global como sistema cerrado, queda abierta para realizar todo tipo de especulaciones hipotéticas sobre las posibles trayectorias por medio de las cuales un lago individual puede cambiar su posición en el espacio de los estados. Diferentes trayectorias involucran distinta ordenación temporal en la variación de las fuerzas impulsoras externas.

En todo caso, las variaciones de estado irán acompañadas por variaciones en las abundancias de sus comunidades, por ejemplo, de la biomasa fitoplanctónica (Figuras 17 y 18). En otras palabras, ello significa que en un ambiente acuático, dado un cambio de estado suficientemente especificado, es posible predecir la variación en la abundancia de sus comunidades bióticas. Según algunos autores, la falta de capacidad predictiva es una de las características de ciertos desarrollos de la ecología actual, y además, el poseerla, una necesidad para el manejo tendiente a la preservación de los sistemas naturales (Peters 1980, 1988).

## CAPITULO 6

### Discusión General y Conclusiones

El planteo de obtener una caracterización amplia, a tiempo fijo, de un conjunto sumamente heterogéneo de ambientes acuáticos de Argentina ha resultado satisfactorio en la obtención de los objetivos propuestos (Quirós 1981, Quirós 1985). En lo que respecta a este trabajo de tesis, a partir del uso de métodos multivariados se realizó una ordenación de un conjunto numeroso de lagos y embalses de Argentina, en función de sus características climáticas, morfométricas y edáficas, y se la relacionó posteriormente con la abundancia del fitoplancton. Esta ordenación ambiental, no totalmente coincidente con el análisis regional "a priori", sirve de base para obtener relaciones con otras características productivas de los ambientes acuáticos de Argentina, tal como la abundancia de otras comunidades bióticas (Quirós 1989). La ordenación ambiental por componentes principales es una ayuda para la visualización de como la interacción compleja de los factores limnológicos contribuye a determinar la productividad de un conjunto de lagos y embalses. Los resultados obtenidos muestran que los lagos muy poco profundos de la pampasia (lagunas) son los que presentan los mayores niveles de biomasa fitoplanctónica en contraste con los lagos andino-patagónicos de origen glacial que presentan las menores biomásas. En orden decreciente se ordenaron los embalses del noroeste y ciertos ambientes de la planicie patagónica y los poco profundos de la precordillera sur. Con biomásas menores le siguen los embalses de la región cuyana y el resto de los ambientes de la precordillera sur.

Dada la alta interrelación (covariación) de la base de datos, no resultó adecuado un análisis de ordenación por separado según las características morfométricas, climáticas y edáficas del conjunto total de lagos y embalses. La misma razón puede esgrimirse para explicar por que las variables compuestas obtenidas a partir de las diversas ordenaciones realizadas, tienen un poder predictivo menor que el de algunas de las variables originales. La misma razón no hace adecuada o productiva la aplicación de otras técnicas multivariadas.

En el análisis exploratorio de la biomasa fitoplanctónica, en el estudio comparativo entre ambientes acuáticos, las variables relacionadas con los niveles de nutrientes se han mostrado como las más importantes para explicar la variabilidad de CHL en conjuntos de lagos y embalses de diferente grado de heterogeneidad. En los conjuntos más heterogéneos, con una importante proporción de ambientes limitados por N durante el verano, TON fue la variable más relacionada con CHL. Como en otros estudios comparativos a nivel regional, realizados en ambos hemisferios (Ferris y Tyler 1985) y a nivel planetario (Schindler

1978), TP resultó la variable más importante entre las analizadas, para explicar la variación de CHL, cuando se realizó el tamizado de los datos correspondientes a lagos con  $TN/TP < 22$ .

La concentración de pigmentos fotosintéticos totales (CHL) está también altamente correlacionada con factores morfométricos, tales como la profundidad media y el volumen del lago, y con la ubicación geográfica y las condiciones climáticas tales como temperatura media anual del aire y la duración de la estación de crecimiento. El tiempo medio de permanencia del agua en el sistema correlaciona negativamente con CHL. Esto, que en principio parece contradictorio, es explicado por el hecho de que los ambientes con mayores niveles de nutrientes son los que tienen los tiempos de permanencia más bajos. Esta variable tiene un efecto dual sobre la abundancia del fitoplancton, a valores bajos aumenta la carga de nutrientes sobre el sistema, pero por debajo de un cierto límite (uno o unos pocos días) su efecto es negativo debido al efecto de lavado (Suballe y Kimmel 1987).

Con respecto al nutriente limitante, los resultados obtenidos concuerdan, en general, con los de Sakamoto (1966) y Smith (1979). Según estos autores, en lagos con  $TN/TP$  entre 22 y 37 la fotosíntesis puede estar controlada tanto por N como por P. Smith (1979) eleva el límite superior de  $TN/TP$  a 47. Cuando el tamizado de datos se realizó para  $TN/TP > 37$  ( $N=30$ ), el nitrógeno orgánico total resultó la variable más importante en explicar la variabilidad en CHL ( $r^2=0.67$ ,  $P < 0.001$ ); explicando TP una variación mucho menor ( $r^2=0.19$ ,  $P < 0.05$ ).

Se desarrollaron diversos modelos CHL-TP, para distintos grados de homogeneidad de la base de datos. A medida que la homogeneidad aumenta, se observa en general un aumento de la varianza explicada por la variable independiente y una disminución del error cuadrático medio de la regresión. A medida que se avanzó en el proceso de homogeneización se fueron puntualizando similitudes con modelos desarrollados para distintos conjuntos de lagos y embalses a nivel planetario. Ello nos está indicando el rol clave que cumple el proceso de tamizado de datos, como homogeneización de la base de datos, en el desarrollo de modelos, relacionando características globales de ecosistemas acuáticos (Quirós 1988a, 1989), y en particular en el desarrollo de relaciones CHL-TP (Ortiz Casas y Peña Martínez 1984). Posiblemente muchos de los modelos CHL-TP desarrollados en la literatura posean inhomogeneidades, o características limnológicas anómalas con respecto al patrón arbitrario de los lagos templados del hemisferio norte, que justifiquen la dispersión de parámetros de ajuste (intercepción y pendiente) de los mismos.

Con respecto a los modelos CHL-TP más citados en la literatura (Dillon y Rigler 1974, Jones y Bachmann 1976), a estos se llega, en el conjunto de lagos y embalses de Argentina, luego que se produce la separación de los lagos (tamizado) con  $TN/TP < 35$ ,  $ZMEAN < SDL$ , regulares o altos niveles de turbidez no algal o de color real, y tipo de agua distinto al bicarbonatado-cálcico-magnésico. Este resultado no solo indica la no generalidad de los modelos de Dillon y Rigler (1974) y de Jones y Bachmann (1976) entre otros, con respecto al valor de sus parámetros, sino también que su validez esta limitada a un tipo homogéneo de ambientes de los varios posibles de ser conformados a partir de una base de datos de máxima heterogeneidad a nivel planetario. Este mismo resultado se obtiene para los modelos que relacionan biomasa de peces con características limnológicas de lagos y embalses (Quiro's 1989).

Aun la aplicación de los modelos más generales desarrollados por OECD (1982) y el Programa Nacional de Eutroficación de Estados Unidos (Hern et al. 1981, NES 1974), para predecir cambios en los niveles de CHL a partir de variaciones en la carga de TP, debe ser cuidadosamente evaluada. Ambos modelos, a pesar de haber sido sus datos tamizados con respecto a los niveles de turbidez inorgánica, tampoco parecen tener validez universal.

Un problema similar se presenta a nivel regional en Argentina, para los subconjuntos PAT+1, PAM y NOR-1 obtenidos a partir de la base de datos total (N=111) solo en PAT+1, TP explica un porcentaje de la varianza de CHL mayor que TON. Por lo tanto, para ambientes en la pampasia y en el centro-oeste y noroeste de Argentina para los cuales no se posee mayor información, un modelo CHL-TON o CHL-TN parece ser más adecuado y preferible frente a un modelo CHL-TP. Sólo si  $TN/TP$  es mayor que 22 sería más adecuado un modelo CHL-TP. Si bien a este nivel las pendientes no son significativamente diferentes, si lo son sus ordenadas al origen; como se ha mostrado, otros factores serían responsables de esas diferencias. Lo mismo es válido para ambientes con  $TN/TP > 37$ , y sin limitaciones por turbidez no algal o excesivos niveles de color real. Una conclusión provisoria sobre la que se debiera ahondar, es que a pesar del alto porcentaje de la variación en CHL explicada por TP en los modelos totales con  $TN/TP > 22$  o  $TN/TP > 37$ , su aplicación a nivel regional debe ser cuidadosamente evaluada, y solo como una primera aproximación a su manejo. En principio son más adecuados los modelos desarrollados regionalmente (Tabla 21), o si se tiene mayor información sobre el ambiente particular, los modelos de regresión multivariados (Tablas 28 a 30).

En cierto sentido puede asegurarse que la mayoría de los ambientes de la pampasia estan o podrían estar limitados por N en ciertos períodos de su ciclo estacional. Solo un 29% de los ambientes muestreados en ella, presentaron relaciones  $TN/TP$

mayores a 37. Para las regiones patagónica y centro-oeste y noroeste este porcentaje osciló alrededor del 70%.

Similares recomendaciones son válidas para la aplicación de modelos SDL-CHL con el fin de evaluar la transparencia del agua (altamente valorada por ciertos usuarios de la misma) en función de la abundancia algal. Cuando los ambientes con  $CHL^2/CHL < 2$  son sacados de la base de datos que incluye los muestreos estacionales en seis lagos, la ecuación obtenida

$$\log_{10} \text{SDL} = 0.84 - 0.64 \log_{10} \text{CHL} \quad N=116, r^2=0.91, P<0.0001$$

es similar a la obtenida por Carlson (1977). A diferencia de los modelos CHL-TP, en este caso sólo las interferencias de turbidez no algal, color del agua y la relación ZMEAN/SDL parecen ser importantes en los apartamientos de la misma.

El estudio de la relación CHL-TP para un dado nivel de homogeneidad muestra nuevamente que a pesar del alto coeficiente de determinación ( $r^2$ ) para la regresión log-log, cuando se estudian conjuntos complementarios de TP, distintas funcionalidades parecen evidenciarse según el rango de variación de TP. La variación en CHL para una dada variación en TP es mayor para niveles intermedios de TP (9-10 mg.m<sup>-3</sup> a 50-70 mg.m<sup>-3</sup>). El mismo efecto se observa cuando se estudian conjuntos complementarios según la profundidad media de los ambientes y la temperatura media anual del aire. En conjuntos complementarios según TN/TP el efecto de mayor pendiente se da para el rango de variación de TN/TP entre 40 y 100. Esto estaría indicando, además de la existencia de efectos no tomados en cuenta en el modelo potencial CHL-TP (o log-log), las anteriormente reiteradas recomendaciones sobre su aplicabilidad en el rango total de variación de TP. La variación de pendiente según sea el rango de variación de TP, podría estar ligada a que otro modelo CHL-TP, distinto al potencial y posiblemente con términos de distinto orden ajustará mejor a los datos totales. Varios modelos CHL-TP, incluyendo polinomios de diverso orden, productos de potenciales y exponenciales y diversas logísticas fueron probados, ninguno de ellos ajustó mejor a los datos que la función potencial. A partir de ello fueron desarrollados modelos de regresión multivariados. Diversas variables, aparte de TP pueden tener efecto sobre la variación en CHL, y además este efecto es distinto según sea el rango de variación de la misma.

Entre los factores que han sido sugeridos en la literatura, como que contribuirían a explicar la variabilidad residual en modelos CHL-TP se pueden citar:



- metodología	Nicholls y Dillon 1978
- porción del ciclo estacional anual que representan los datos	Nicholls y Dillon 1978
- relación TN/TP	Sakamoto 1966 Smith 1979, 1982
- tasa de lavado	Dillon 1975
- biomasa zooplanctónica	Shapiro 1980
- estructura del zooplancton	Pace 1984
- turbidez de origen no algal	Canfield y Bachmann 1981 Jones y Novak 1981 Hoyer y Jones 1983
- macrofitia acuática	Canfield et al. 1984
- color real del agua	Canfield y Hodgson 1983
- desarrollo de estratificación térmica	Riley y Prepas 1985
- altos niveles de sólidos disueltos y en particular de carbonatos	Campbell y Prepas 1986 Stauffer 1985
- concentración de oxígeno disuelto en la interfase agua-sedimento	Riley y Prepas 1984 Nurnberg et al. 1986 Nurnberg 1988
- rango de variación de los datos	Paloheimo y Zimmerman 1983

Canfield et al. (1984) recomendaron como necesaria una evaluación sistemática de los factores que contribuyen a la varianza residual en los modelos clorofila-nutrientes. Prácticamente todas estas variables, o alguno de sus correlatos fueron evaluados en el presente trabajo de tesis. Otros factores adicionales tales como los efectos del tipo de agua y del total de sólidos disueltos, y la abundancia y composición de la comunidad de peces fueron también considerados.

Los dos primeros factores listados arriba no son tan relevantes aquí. La metodología utilizada fue la misma en todos los casos; la extracción de pigmentos fotosintéticos fue realizada con un método tal que mejora sensiblemente para clorofíceas y algunas cianofíceas, al método standard de extracción con acetona-agua (Stauffer et al. 1979). En relación al segundo factor, todos los muestreos fueron realizados durante el verano.

Además de los factores listados arriba, otros factores, ligados a las características climáticas y morfométricas del ambiente acuático han sido mencionados y discutidos reiteradamente en la literatura (Richardson 1975, Brylinsky y Mann 1975), como relacionados con la productividad primaria del fitoplancton y su biomasa. Brylinsky y Mann (1973) y Brylinsky (1980) mostraron, a partir de la información obtenida durante el desarrollo del Programa Biológico Internacional (IBP), que en lagos y embalses, la latitud (relacionada con la duración de los días) está directamente relacionada con la productividad primaria de los mismos. Esto fue posteriormente discutido por Schindler (1978) sobre la base de que un efecto no tomado en cuenta relacionado con contenido de N inorgánico en el agua de las lluvias, sería el causante de una relación espúrea con la latitud, o cualquiera de las variables climáticas relacionadas con ella. Por otra parte, Rawson (1955) y Sakamoto (1966) mostraron que la biomasa algal está inversamente relacionada con la profundidad media de un lago. Es altamente probable que los factores climáticos y morfométricos, representados por ejemplo por la temperatura media anual del aire y por la profundidad media del lago, no tengan un efecto causal directo sobre la biomasa fitoplanctónica, sino que este esté mediado a través de un número indefinido y bastante intrincado de conexiones causales (trama causal). Cualquiera que sea él o los mecanismos involucrados en el funcionamiento de un lago, para el conjunto de lagos y embalses de Argentina, a los diversos niveles de homogeneidad analizados, tanto TEMP como ZMEAN explican una significativa porción de la varianza residual de CHL-TP, que oscila entre un 3 y un 8% aumentando para los conjuntos más homogéneos. Esto podría ocurrir también en otros modelos regionales y globales, y hasta el presente no ha sido estudiado. Resultados similares, con respecto a la explicación de la varianza residual de CHL-TP por ZMEAN, fueron obtenidos por Fridmore et al. (1985) para lagos neozelandeses y por Quirós (1988a) analizando los datos de Sakamoto (1966) y Aizaki et al. (1981) para lagos japoneses.

Una alta proporción de la variabilidad en CHL es explicada por TP, no solo para los conjuntos totales con distinto nivel de homogeneidad, sino también para los distintos subconjuntos analizados. El efecto de TEMP se mantiene aun cuando se controlen los efectos de TN/TP y los de los factores no algales que limitan la penetración de la luz. Sin embargo, el efecto de ZMEAN disminuye; ello estaría indicando que cierta proporción de su efecto estaría ligada a un aumento de la limitación por N en los ambientes menos profundos. La relación TN/TP se mantiene como una variable de primera importancia en la explicación de la varianza residual mientras permanezcan en la base de datos ambientes con  $TN/TP < 22$ .

Sin embargo, cuando la relación TN/TP y los factores ligados a los limitantes no algales a la penetración de la luz se

mantienen controlados, otro grupo de variables aparecen como factores de importancia en la explicación de la variación residual de las regresiones CHL-TP. Estas variables ligadas a la estructura interna del sistema, son el tamaño medio del macrozooplancton, la proporción de peces zooplanctofagos (aterínidos) en la captura total de peces y los niveles de oxígeno disuelto en la interfase agua-sedimento. Tales variables, a diferencia de ZMEAN y TEMP, no sólo se expresan como pautas en comparaciones entre lagos, como aquí se ha mostrado, sino que también cumplen un rol en el funcionamiento interno de un lago singular. Los resultados obtenidos indican que para una dada concentración de fósforo total, los niveles de CHL son mayores en los lagos y embalses con la interfase agua-sedimento aproximadamente anóxica (o con ciertas zonas del fondo del lago anóxicas), con mayor tamaño medio del macrozooplancton y con mayor proporción de aterínidos (zooplanctofagos).

En el Capítulo 4 se ha discutido el rol que cada una de esas variables cumpliría en el funcionamiento del lago individual. A este nivel, el del mecanismo, todavía quedan por dilucidar una serie de controversias tales como: cual es el tamaño mínimo del macrozooplancton herbívoro por encima del cual se expresa la disminución de la biomasa algal, si en estos procesos están involucrados sólo los grandes cladóceros o también otros grupos (Pace 1984), si el efecto de los peces zooplanctófagos es sólo a través de actuar como depresor del tamaño del macrozooplancton, o también a través de aumentar el tiempo de recambio de los nutrientes, o, como postulo aquí, basándome en la observación de D'Elia et al. (1986), a través de un aumento de la biodisponibilidad del fósforo total. Que el efecto del aumento de la abundancia de peces zooplanctófagos es el de aumentar los niveles de biomasa algal es algo bien documentado en la literatura, sin embargo, todavía queda por dilucidar el mecanismo a través del cual actúan (Northcote 1988). Efectos similares de aumento de la biomasa algal en estanques, se han observado para peces subadultos y adultos del género *Prochilodus*, cuya alimentación es estrictamente iliófago-detritívora (Quiros y Luchini observación personal). Un efecto, a nivel de la comparación entre lagos, de la abundancia de peces zooplanctófagos sobre la composición del fitoplancton, es el aumento de las cianofíceas con el aumento de su abundancia (Egúés información no publicada).

El efecto de DO<sub>b</sub>, MASI y %ATE no es continuo en todo su rango de variación. Las distribuciones de residuos muestran que el efecto de DO<sub>b</sub> se expresa para valores cercanos a la anoxia, los de MASI son mas evidentes en los extremos de la distribución de tallas y los de %ATE se ejercerían según una función monótona creciente recién a partir de valores distintos a cero. El mismo efecto de discontinuidad se observa entre ambientes con profundidad media mayor y menor que la profundidad de lectura del disco de Secchi respectivamente.

Regresiones CHL-TP para distintos rangos de variación de DO<sub>b</sub>, MASI, %ATE y CPUE fueron obtenidas. Aquellas con niveles de DO<sub>b</sub> menores a 2 mg.m<sup>-3</sup>, MASI mayores a 3.6 ug peso seco / individuo, y %ATE positivos mostraron ser estadísticamente diferentes a las obtenidas para el resto de los ambientes. Esto refuerza el carácter discontinuo del efecto de estas variables sobre la biomasa fitoplanctónica. El efecto del tamaño medio del macrozooplancton parece hacerse más evidente a partir de un peso medio individual mayor que 4.5 ug en peso seco.

El efecto de DO<sub>b</sub> está inversamente relacionado con TEMP. Cuando TEMP es controlada, el efecto de DO<sub>b</sub> desaparece. Esto puede ser una característica de la base de datos, como que la gran mayoría de los ambientes con bajos valores de DO<sub>b</sub> se encuentran en la región noroeste que presenta mayores valores de TEMP. Sin embargo, no debe descartarse un efecto de aumento de la producción secundaria con TEMP, como un factor relacionado con un mayor consumo de oxígeno.

Los efectos de MASI y %ATE están también relacionados con TEMP, son mayores a medida que esta aumenta. Con respecto a %ATE esta también podría ser una característica de la base de datos, dada la distribución original, y la modificada por acción humana, de las dos especies de Atherinidae presentes en los lagos y embalses muestreados. Sin embargo la relación con MASI no es adjudicable a la composición de la base de datos. Por un lado, CPUEA y %ATE están positivamente relacionadas con TEMP, y MASI lo está negativamente. Por otro lado, MASI está negativamente relacionada con %ATE y CPUEA, aun cuando se controlen los niveles de nutrientes, la profundidad media, la temperatura media anual del aire, los niveles de turbidez y el tipo de agua; el efecto depresor del tamaño medio del macrozooplancton por los peces zooplanctófagos parece así evidente. Sin embargo, ambos efectos no se anulan, cuando se controlan las variables relacionadas con el clima, la morfometría y los nutrientes, y además se controla a MASI, el efecto positivo de %ATE sobre CHL se mantiene. Inversamente, cuando a todo lo demás igual (controlado) se controla además %ATE, el efecto de MASI sobre CHL se mantiene. Este resultado apoya la existencia, en comparaciones entre lagos, de pautas independientes del efecto de los peces sobre el fitoplancton. Un efecto pasaría a través de la interacción trófica con el zooplancton y otro lo haría a través de su rol en el reciclado de nutrientes. Estos resultados, coincidentes con las hipótesis planteadas, necesitan de un análisis más profundo de las relaciones de las variables TEMP, DO<sub>b</sub>, MASI, %ATE, CPUEA y la presencia o ausencia de estratificación térmica durante el verano.

Para explicar la variación en CHL, los modelos de regresión múltiple más generales incluyen, además de los niveles de nutrientes, las variables relacionadas con los factores no

algales que impiden la penetración de la luz (turbidez no algal y color real), la abundancia relativa de la macrofitia acuática (a través de la relación entre ZMEAN y SDL), la profundidad media, la temperatura media anual del aire o la duración de la estación de crecimiento, los niveles de oxígeno disuelto en la interfase agua-sedimento, el tamaño medio del macrozooplancton y la abundancia relativa de peces zooplanctófagos.

Las otras variables analizadas no mostraron un poder explicativo significativo sobre la varianza residual de las regresiones CHL-TP. Ello no significa que un análisis más detallado y profundo de la base de datos no pueda mostrar tales efectos. La no expresión de pautas en la comparación entre lagos y embalses tampoco significa que esas variables no cumplan un rol en los procesos (mecanismos) que subyacen a la producción algal en ambientes acuáticos. Como se vió en el Capítulo 2, en última instancia, no existe un solo proceso que se pueda denominar de producción algal en el ambiente acuático, sino que puede considerarse que son varios procesos que se superponen, uno estacional, otro que sigue a las fluctuaciones naturales del medio ambiente y uno o mas procesos que siguen a las diversas intervenciones humanas y a las modificaciones catastróficas naturales del medio ambiente. La composición de los mismos, en general no sumativa, constituiría en última instancia el proceso real de producción algal del ambiente acuático.

A pesar de que algunos autores (Riley y Prepas 1985) reportan diferencias significativas entre las regresiones CHL-TP obtenidas para conjuntos de lagos estratificados y no estratificados, al igual que en el estudio de Schindler (1978) las diferencias en las regresiones obtenidas en este trabajo no son significativas.

Tampoco se hallaron diferencias significativas entre las regresiones CHL-TP obtenidas para lagos y para embalses, previo tamizado de aquellos ambientes con alto desarrollo de la macrofitia acuática, altos niveles de turbidez inorgánica o color, y  $TN/TP < 35$ . En el presente estudio fueron excluidos expresamente los embalses con tiempos de permanencia del orden de unos pocos días y que, en general, poseen altos niveles de turbidez inorgánica, como por ej. el embalse de Salto Grande (Quirós y Cuch 1983, 1988).

El hecho de que en las regresiones CHL-TP el exponente de TP sea generalmente mayor que uno, llevó en el pasado a hipotetizar sobre que el efecto de doblar la concentración de TP conduce, en el manejo de un lago individual, a que la biomasa del fitoplancton aumente en un factor mayor a dos. De las regresiones múltiples de CHL puede observarse que el coeficiente de TP en las mismas (el exponente en las relaciones potenciales

multiplicativas) es en general menor que uno. Esto indica, que a todo lo demás constante, el aumento al doble de TP produciría un incremento en CHL menor a dos veces. Como se puntualizara con anterioridad (Quirós 1988a), este hecho podría ser de importancia en el manejo de lagos y embalses a partir de resultados de regresiones CHL-TP.

Si bien la regresión CHL-TP es válida cuando las restantes variables no están controladas, en un dado lago, para el cual, por ejemplo ZMEAN y TEMP no varían, la regresión CHL-TP no es en general válida. El uso de un modelo que incluya TEMP y ZMEAN se acerca más a la realidad al mantener esas variables controladas. Al predecir a partir de este último, el doblar TP no conduce a que CHL aumente a más del doble sino, por el contrario, a que su aumento sea menor. Este tipo de paradojas surge cuando se considera que la regresión entre dos variables de estado, en este caso entre CHL y TP describen completamente al sistema total, cuando en realidad, no constituyen más que una proyección del espacio de los estados de mayor dimensionalidad. Un modelo más adecuado, si se lo desea representar en el plano CHL-TP, estaría constituido por una serie de curvas que relacionan CHL y TP para distintos valores de la dupla (TEMP, ZMEAN), o para distintos valores de la trupla (DOB, MASI, %ATE), o en general de todas las variables que expliquen la varianza residual del modelo unidimensional CHL-TP. Siguiendo con este razonamiento, los modelos CHL-TP solo serían válidos para conjuntos de lagos que sean en un todo similares, y sólo varíen en los valores de CHL y TP. En este caso constituirían réplicas exactas de un mismo lago y la transferencia de un lago individual al conjunto y de este al lago individual estaría totalmente permitida.

Ahora cabe la pregunta, como es que si existen otras variables aparte de TP, que contribuyen a explicar la variación en CHL, las regresiones CHL-TP, una vez que los lagos turbios, con abundante macrofitia o limitados por N son eliminados, son aproximadamente coincidentes para distintos conjuntos de lagos a nivel planetario. En esto no cabría menos que coincidir con Schindler (1978, 1988) en que los niveles de nutrientes son los determinantes principales de la biomasa fitoplanctónica, o que todas las demás variables involucradas toman valores que conducen a que esta relación sea de validez general. Pero si esto último fuera así, sería de esperar que otras relaciones entre variables de estado, incluyendo las biomásas de otras comunidades bióticas también presentarían relaciones de validez general entre sí y con los niveles de nutrientes. Por ejemplo, en comparaciones entre lagos, las relaciones entre las biomásas de comunidades, u otros agrupamientos biológicos multiespecíficos y el fósforo total (Peters 1986) es de esperar que tengan validez general. Si estas relaciones pasan por las comunidades o por las agregaciones ataxonómicas basadas en el tamaño de partícula (Platt 1985), es algo que todavía necesita ser demostrado. Por ahora, generalizaciones tan amplias como que muchos de los aspectos

biológicos de un lago son funciones simples de sus características físicas y químicas (Peters 1986) parecen ser rutas promisorias para el avance de la ecología acuática, y en particular de la limnología predictiva.

Los nutrientes son los determinantes principales de la biomasa fitoplanctónica, pero la pauta general de sistema, la relación CHL-TP de validez global es expresión de un nivel jerárquico superior al del mecanismo de captación del P-PO<sub>4</sub> por la célula algal. De manera muy general, los niveles de CHL de un dado lago son producto de las fuerzas impulsoras externas y sus condiciones de contorno. Ello, sumado a los resultados obtenidos con respecto a las pautas generadas por las variables MASI y %ATE, y su relativamente baja contribución a la explicación de la varianza de CHL en la comparación entre lagos y embalses, agregarían nuevas dudas a las ya expresadas con anterioridad (por ej. Pace 1984) con respecto al éxito, y especialmente la duración de los efectos, de las técnicas de biomanipulación con fines de control de la eutroficación. Estas técnicas están principalmente basadas en la eliminación de los peces zooplanctófagos (Shapiro 1980) con el fin de permitir que la estructura del macrozooplancton se modifique desarrollando mayores tamaños que controlen a su vez a las algas. Con el fin de parecer menos intervencionistas, supongo, se ha propuesto introducir predadores top (Shapiro et al. 1975), que controlen a los peces zooplanctófagos, tal de permitir que el zooplancton de mayor tamaño se desarrolle y así sucesivamente. Si bien las experiencias realizadas a nivel de mesocosmos favorecen y apoyan los pretendidos resultados, en algunos casos estos resultan contradictorios, especialmente cuando las experiencias involucran además la carga de nutrientes. Aun en los casos exitosos, ciertas dudas se han abierto sobre la duración de estos efectos. Algunos casos de corta duración de los efectos, luego de la intervención biomanipulativa, llevaron a sugerir que quizás sería conveniente mantener, además, los procedimientos clásicos de reducción de la carga de nutrientes (Shapiro y Wright 1984).

Para comunidades de peces que han coevolucionado con su ambiente, la posibilidad de eliminar definitivamente una o unas pocas especies zooplanctofagas no parece ser muy alta, los mecanismos de recolonización seguirían funcionando, y las intervenciones manipulativas deberían realizarse con frecuencia. Pero más importante que los costos relativos de los distintos procesos para devolver al lago un cierto nivel de transparencia, son los resultados a largo plazo de las sucesivas intervenciones. Si el aumento en la carga de nutrientes produce el aumento del estado trófico de un lago y un mayor desarrollo de sus poblaciones de peces zooplanctófagos, eliminar a estos últimos, o introducir nuevas especies que los controlen, es montar una intervención sobre otra intervención, lo menos que puede decirse de los resultados a largo plazo es, o que son ineficientes o que son impredecibles. Frente a ello parece más lógico y racional

retroceder sobre los pasos del aumento de la carga de nutrientes y disminuir su entrada; es altamente probable que los peces zooplantófagos retrocedan en su abundancia a los niveles previos al enriquecimiento.

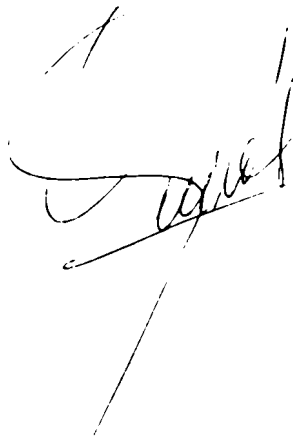
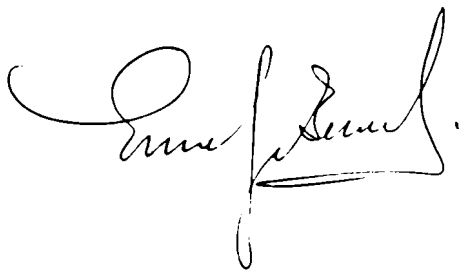
Los resultados obtenidos de la comparación entre lagos y embalses, a partir de la información obtenida del muestreo extensivo en Argentina, son altamente significativos. Ello a pesar de las limitaciones en la escala temporal de muestreo. Sin embargo, investigaciones más profundas y con muestreos más detallados serán necesarios para afirmar los resultados obtenidos. Tal como fuera expresado en el plan de trabajo original los modelos globales obtenidos servirán como base de futuros estudios intensivos.

La representación en el espacio de los estados del suprasistema que comprende los diversos estados de los lagos individuales en sus diversos procesos, permitirá además el análisis multivariado espacio-temporal del cambio de estado en ecosistemas acuáticos, así como la extracción de pautas de comportamiento a nivel global. Algunas de ellas, especialmente en su componente espacial ya fueron halladas en el presente trabajo. Recientemente algunos autores (por ej. Edmonson 1988) reafirman la conveniencia de complementar la observación del lago en escala temporal amplia con la experimentación, como una vía para hallar justificación causal a las correlaciones entre variables de estado y a los procesos que subyacen a las mismas. Sin embargo, los diversos niveles jerárquicos involucrados en lo que va desde ciertos procesos dentro de un lago hasta su expresión como pautas de sistema, en comparaciones entre lagos, no hacen abrigar muchas esperanzas sobre el obtener resultados coincidentes en todos, o aun en la mayoría de los casos. Si bien este eclecticismo metodológico es útil, en cuanto aporta conocimiento a dos escalas distintas, como se mostro aquí con algunos ejemplos, los resultados no son generalmente coincidentes, y a veces totalmente contrarios. Si se cambia la escala también cambia el sistema bajo estudio, por lo tanto no es sorprendente que la relación entre dos variables de estado también cambie.

La representación de comparaciones entre ambientes acuáticos en el espacio de los estados, como ya fuera mencionado, es una forma de describir, de manera general, los ambientes acuáticos y sus propiedades sin presuponer leyes ni circunstancias (Bunge 1985). La representación de los estados agregados de los diversos sistemas singulares, como posibles estados del sistema acuático individual, presenta cierta analogía con el principio ergódico de la mecánica cuántica (Khinchin 1949). En este, el tiempo es reemplazado por promedios en el espacio de las fases (Trainor 1985) y básicamente presupone la equivalencia de las representaciones sincrónica y diacrónica de Weinberg (1975). Sin embargo, a diferencia del espacio de las fases (estados) de la



mecanica estadística, pareceria que no todos los estados posibles tienen la misma probabilidad a priori de ser ocupados. Las fuerzas físicas, químicas y biológicas a nivel mas general, determinan cuales de ellas tienen mayor probabilidad y tambien mayor ocurrencia real. La representación de los sistemas acuáticos en el espacio de los estados permite entonces hipotetizar sobre las posibles razones por las cuales, ciertos estados (lagos con ciertas características limnológicas) no son posibles o no han sido ejemplificados sobre la superficie terrestre. Más aun, puede ser fuente generadora de hipótesis de existencia, con el importante impulso empírico de tratar de verificar la misma en la naturaleza o experimentalmente. A ello debe agregarse la ya mencionada posibilidad de utilizar la representación en el espacio de los estados como base de la discusión sobre el tipo y magnitud de las fuerzas involucradas en el cambio de estado, real o posible, de un lago. El grado de detalle y de discriminación dependerá, en importante medida, de la amplitud y calidad de la base de datos. A medida que esta última aumente, se podrán utilizar acercamientos (subespacios) en el espacio total para realizar análisis al nivel espacio-temporal que se desee, por ejemplo a nivel regional, de cuenca hidrográfica, de embalses con tiempo de permanencia mayor a un año, de ambientes con profundidades medias menores a 3m y con proporción de peces zooplánctofagos mayor del 20% en biomasa, etc.. Pero todo esto, queda por ser realizado.



## Anexo A. Figuras y Tablas

Tabla 1A. Modelos de regresión CHL-TP desarrollados para distintos conjuntos de lagos a nivel planetario.

N	Ecuación	Referencias
757	$\log_{10} \text{CHL} = -0.11 + 0.64 \log_{10} \text{TP}$	NES (1981) Hern et al. (1981) (USA)
	$\log_{10} \text{CHL} = -0.15 + 0.74 \log_{10} \text{TP}$	Canfield (1983) (Florida, USA)
	$\log_{10} \text{CHL} = -0.553 + 0.96 \log_{10} \text{TP}$	OECD (1982) (mundial)
35	$\log_{10} \text{CHL} = -0.40 + 1.09 \log_{10} \text{TP}$	Canfield et al. (1984) (Florida, USA)
	$\log_{10} \text{CHL} = -0.764 + 1.18 \log_{10} \text{TP}$	NES (1974) segun Nicholls y Dillon (1978)
	$\log_{10} \text{CHL} = -0.848 + 1.21 \log_{10} \text{TP}$	Schindler (1978) (mundial)
27	$\log_{10} \text{CHL} = -0.903 + 1.23 \log_{10} \text{TP}$	White (1983) (Nueva Zelanda)
19	$\log_{10} \text{CHL} = -0.638 + 0.94 \log_{10} \text{TP}$	White (1983) (P limitados) (Nueva Zelanda)
38	$\log_{10} \text{CHL} = -0.538 + 1.15 \log_{10} \text{TP}$	Aizaki et al. (1981) (lagos japoneses, heterogeneo)
21	$\log_{10} \text{CHL} = -1.13 + 1.35 \log_{10} \text{TP}$	Pridmore et al. (1985) (Nueva Zelanda)
143	$\log_{10} \text{CHL} = -1.09 + 1.46 \log_{10} \text{TP}$	Jones y Bachmann (1976) (mundial)
46	$\log_{10} \text{CHL} = -1.136 + 1.45 \log_{10} \text{TP}$	Dillon y Rigler (1974) (Ontario, mundial)
43	$\log_{10} \text{CHL} = -1.061 + 1.45 \log_{10} \text{TP}$	Carlson (1977)
28	$\log_{10} \text{CHL} = -1.13 + 1.58 \log_{10} \text{TP}$	Sakamoto (1966) (lagos japoneses)





Tabla 4A. Regresión de pigmentos totales (CHL, mg.m<sup>-3</sup>) en TP (mg.m<sup>-3</sup>), TEMP (°C), y ZMEAN (m), para MAS22SDL (n=89).

Variable	Parámetro estimado	Error estándar	t (b=0)	P (b=0)	R <sup>2</sup> secuencial
constante	-0.7584				
TP	0.7324	0.1049	6.98	0.000	0.860
TEMP	0.0820	0.0180	4.55	0.000	0.883
ZMEAN	-0.3431	0.1025	-3.35	0.001	0.897

Análisis de la varianza

Fuente	gl	Suma de Cuadrados	Cuadrado medio	F	P > F
constante	1	207.278	207.278		
modelo	3	342.124	114.041	246.77	0.000
error	86	39.282	0.462		
total	88	381.406	4.334		

RMSE = 0.6798

R<sup>2</sup> = 0.897

Tabla 5A. Regresión de pigmentos totales (CHL, mg.m<sup>-3</sup>) en TP (mg.m<sup>-3</sup>), TEMP (oC), y ZMEAN (m), para MAS37ION (N=48).

Variable	Parámetro estimado	Error estándar	t (b=0)	P (b=0)	R <sup>2</sup> secuencial
constante	-0.1622				
TP	0.6714	0.1699	3.95	0.000	0.795
TEMP	0.1001	0.0235	4.25	0.000	0.836
ZMEAN	-0.4955	0.1287	-3.85	0.000	0.878

Análisis de la varianza

Fuente	gl	Suma de Cuadrados	Cuadrado medio	F	P > F
constante	1	14.825	14.825		
modelo	3	124.512	41.504	105.14	0.000
error	44	17.369	0.395		
total	47	141.882	3.019		

RMSE = 0.6283

R<sup>2</sup> = 0.878

Tabla 6A. Análisis de subconjuntos de MAS22TRI (N=86) según distintos niveles de fósforo total (TP, mg.m<sup>-3</sup>).

N	límites	ecuación	r <sup>2</sup>	F
26	1250>TP>50	log <sub>e</sub> CHL= -1.348 +1.03 log <sub>e</sub> TP	0.614	38.10
27	50>TP>10	log <sub>e</sub> CHL= -1.857 +1.23 log <sub>e</sub> TP log <sub>e</sub> CHL= -4.739 +1.85 log <sub>e</sub> TON	0.204 0.492	6.39 * 24.23
33	10>TP>1	log <sub>e</sub> CHL= -1.749 +0.80 log <sub>e</sub> TP	0.403	20.94
26	1250>TP>50	log <sub>e</sub> CHL= 3.097 -1.07 log <sub>e</sub> SDL	0.650	44.56
27	50>TP>10	log <sub>e</sub> CHL= 2.813 -1.28 log <sub>e</sub> SDL	0.568	32.84
33	10>TP>1	log <sub>e</sub> CHL= 1.238 -0.84 log <sub>e</sub> SDL	0.501	31.17

N	Límites	Coeficientes de regresión				R <sup>2</sup>	F
		a	ZMEAN	TEMP	TP		
26	1250>TP>50	-3.122	0.204	0.058	1.164	0.685	15.92
27	50>TP>10					0.531	
33	10>TP>1	-0.380	-0.334	0.103	0.291	0.625	16.14

test de F, P<0.001; \*, P<0.01



Tabla 7A. Análisis de subconjuntos de MAS35TRI (N=70) según distintos niveles de fósforo total (TP, mg.m-3) y según el tipo de ambiente.

N	Límites	Ecuación	r <sup>2</sup>	F
20	350>TP>30	log <sub>e</sub> CHL = -2.039 + 1.21 log <sub>e</sub> TP	0.661	35.10
26	30>TP>9	log <sub>e</sub> CHL = -5.276 + 2.42 log <sub>e</sub> TP	0.676	50.18
24	9>TP>1	log <sub>e</sub> CHL = -1.466 + 0.50 log <sub>e</sub> TP	0.159	4.17 *

-SDL-

20	350>TP>30	log <sub>e</sub> CHL = 2.904 - 1.22 log <sub>e</sub> SDL	0.688	39.60
26	30>TP>9	log <sub>e</sub> CHL = 2.985 - 1.46 log <sub>e</sub> SDL	0.767	79.20
24	9>TP>1	log <sub>e</sub> CHL = 1.044 - 0.79 log <sub>e</sub> SDL	0.216	6.06 *

N	Límites	Coeficientes de regresión				R <sup>2</sup>	F
		a	ZMEAN	TEMP	TP		
20	350>TP>30	-4.155	0.349	0.026	1.504	0.767	17.51
26	30>TP>9	-2.084	-0.547	0.058	1.563	0.832	36.28
24	9>TP>1	-0.253	-0.332	0.087	0.230	0.417	4.77 **

test de F, P<0.001; \*\*, P<0.01; \*, P<0.05

Tabla 8A. Ecuaciones de regresión de CHL versus TP y TON para distintos subconjuntos según TN/TP. Conjunto total con ZMEAN>SDL y CHL<B (N=93). Incluye lago Agrio. <TP>, <TON> y <TN/TP> valores medios de TP, TON y TN/TP, respectivamente.

N	límites	<TP> <TON> <TN/TP>	ecuación	r <sup>2</sup>	F
29	TN/TP>100	11	-2.187 +1.16 logeTP	0.773	92.17
		37			
		166	-4.645 +1.43 logeTON	0.785	98.46
24	100>TN/TP>60	39	-2.285 +1.30 logeTP	0.667	44.03
		74			
		73	-3.221 +1.34 logeTON	0.729	59.16
19	60>TN/TP>38	86	-2.089 +1.24 logeTP	0.830	82.79
		114			
		50	-2.419 +1.24 logeTON	0.852	97.73
21	37>TN/TP>3	377	-1.048 +0.80 logeTP	0.451	15.62
		183			
		23	-2.218 +1.16 logeTON	0.794	73.07
93			-1.755 +1.03 logeTP	0.768	301.28
			-4.156 +1.52 logeTON	0.795	352.69

test de F, P<0.001

Tabla 9A. Coeficientes de determinación ( $r^2$ ) entre CHL y ZMEAN, TEMP, TP, TON y TN/TP para distintos subconjuntos complementarios (ver aclaración en el texto).

N	límites	ZMEAN	TEMP	TP	TON	TN/TP
30	ZMEAN>31	0.27**	0.59**	0.50**	0.20**	0.25**
19	30>ZMEAN>9	0.06	0.78**	0.79**	0.50**	0.70**
19	9>ZMEAN	0.03	0.13	0.45**	0.55**	0.00
18	TEMP>15	0.21*	0.01	0.45**	0.46**	0.00
16	15>TEMP>10	0.77**	0.42**	0.96**	0.96**	0.11
34	9>TEMP	0.75**	0.29*	0.74**	0.75**	0.38**
22	1250>TP>68	0.12	0.13	0.60**	0.52**	0.03
28	58>TP>10	0.26**	0.24**	0.36**	0.56**	0.00
33	9>TP>1	0.32**	0.42**	0.40**	0.00	0.29**
29	TN/TP>100	0.82**	0.82**	0.77**	0.78**	0.19*
34	100>TN/TP>50	0.66**	0.20**	0.73**	0.76**	0.11*
23	50>TN/TP	0.56**	0.43**	0.84**	0.85**	0.05

test de t; \*,  $P < 0.05$ ; \*\*,  $P < 0.01$

Tabla 10A. Análisis de subconjuntos de MAS35SDL (N=75) y MAS37TRI (N=66), según la presencia o ausencia de aterínidos.

- MAS35SDL -

Condición	N	Ecuación				r <sup>2</sup>	F
ATE	46	log <sub>e</sub> CHL= -2.042 +1.27 log <sub>e</sub> TP				0.828	211.83
NO ATE	29	log <sub>e</sub> CHL= -2.298 +1.09 log <sub>e</sub> TP				0.855	159.56

Condición	N	Coeficientes de regresión				R <sup>2</sup>	F
		a	ZMEAN	TEMP	TP		
ATE	46	-0.668	-0.324	0.041	0.909	0.851	79.71
NO ATE	29	-0.073	-0.433	0.048	0.578	0.894	70.42

test de F, P<0.001

- MAS37TRI -

Condición	N	Ecuación				r <sup>2</sup>	F
ATE	40	log <sub>e</sub> CHL= -2.022 +1.30 log <sub>e</sub> TP				0.876	268.96
NO ATE	26	log <sub>e</sub> CHL= -2.205 +1.04 log <sub>e</sub> TP				0.755	74.13

Condición	N	Coeficientes de regresión				R <sup>2</sup>	F
		a	ZMEAN	TEMP	TP		
ATE	40	-0.741	-0.305	0.041	0.952	0.894	101.39
NO ATE	26	-0.643	-0.408	0.140	0.580	0.834	36.73

test de F, P<0.001

Tabla 11A. Esquema de modelos de regresión múltiple para CHL/TP (CLORO 108, N=108). a) esquema de construcción del modelo total, b) modelos total y en variables internas y externas respectivamente. F, test de F para los parámetros individuales.

a)

CHL/TP	F	F	F	F	F	F	F
TEMP	5.5	26.0	31.7	26.6	14.6	5.5	0.0
- ZMEAN	0.4	5.4	14.2	11.0	9.6	13.5	15.4
TN/TP		77.9	56.4	27.7	29.1	28.0	28.2
C/C			11.9	9.8	17.7	17.8	13.9
- CHL <sup>^</sup> /CHL				5.8	3.6	3.4	1.8
CPUEA					15.4	14.8	18.1
- MASI						9.4	8.1
DOb							4.9

b)

modelo 1		modelo 2		modelo 3	
CHL	F	CHL	F	CHL	F
TN/TP	50.8	TN/TP	66.3	TN/TP	27.7
CPUEA	23.6	CPUEA	25.4	TEMP	26.6
- ZMEAN	19.3	- DOb	17.8	- ZMEAN	11.0
- MASI	16.3	- MASI	12.5	C/C	9.8
C/C	15.9			- CHL <sup>^</sup> /CHL	5.8
- DOb	13.3				
R <sup>2</sup> = 0.648		R <sup>2</sup> = 0.581		R <sup>2</sup> = 0.542	
RMSE = 0.7628		RMSE = 0.8425		RMSE = 0.8657	

Tabla 12A. Regresión de pigmentos totales (CHL, mg.m<sup>-3</sup>) en TP (mg.m<sup>-3</sup>), TN/TP, DO<sub>b</sub> (mg.L<sup>-1</sup>), CPUEA (kg/bateria.noche), y MASI (ug peso seco/ind.), para CLORD108 (N=108).

Variable	Parámetro estimado	Error estandard	t (b=0)	P (b=0)	R <sup>2</sup> secuencial
constante	-4.7103				
TP	1.0973	0.0934	11.75	0.000	0.616
TN/TP	0.8468	0.1597	5.30	0.000	0.714
DO <sub>b</sub>	-0.1010	0.0252	-4.01	0.000	0.760
CPUEA	0.2128	0.0537	3.96	0.000	0.802
MASI	-0.5821	0.1602	-3.63	0.000	0.825

Análisis de la varianza

Fuente	gl	Suma de Cuadrados	Cuadrado medio	F	P > F
constante	1	241.374	241.374		
modelo	5	339.709	67.942	95.81	0.000
error	102	72.333	0.709		
total	107	412.042	3.851		
RMSE = 0.82421			R <sup>2</sup> = 0.825		



Tabla 14A. Resultados del análisis de componentes principales para N=159 sitios. 108 lagos y embalses en verano mas 51 muestreos estacionales en seis lagos.

	PCA1	PCA2	PCA3	PCA4	PCA5
Autovalor	8.216	3.979	2.103	1.130	1.002
% variación	43.24	20.94	11.07	5.95	5.28
% acumulado	43.24	64.18	75.25	81.20	86.47
A		-0.88			
ZMEAN	0.82		0.35		
SDL	0.87				
COLOR	-0.74				-0.39
TEMP	-0.77		0.53		
FFP	-0.73		0.51		
ALT	0.54			0.69	
LAT		-0.52	-0.65		
TA	-0.91				
K20	-0.88				0.27
HARD	-0.75				0.51
TP	-0.91				
TON	-0.88				
TN/TP	0.71				0.31
DOb		-0.46	-0.67		
CHL <sup>^</sup> /CHL		-0.61		0.37	-0.31
PPN		0.74			-0.39
VOL		-0.80	0.33		
VOL/PPN		-0.88	0.33		



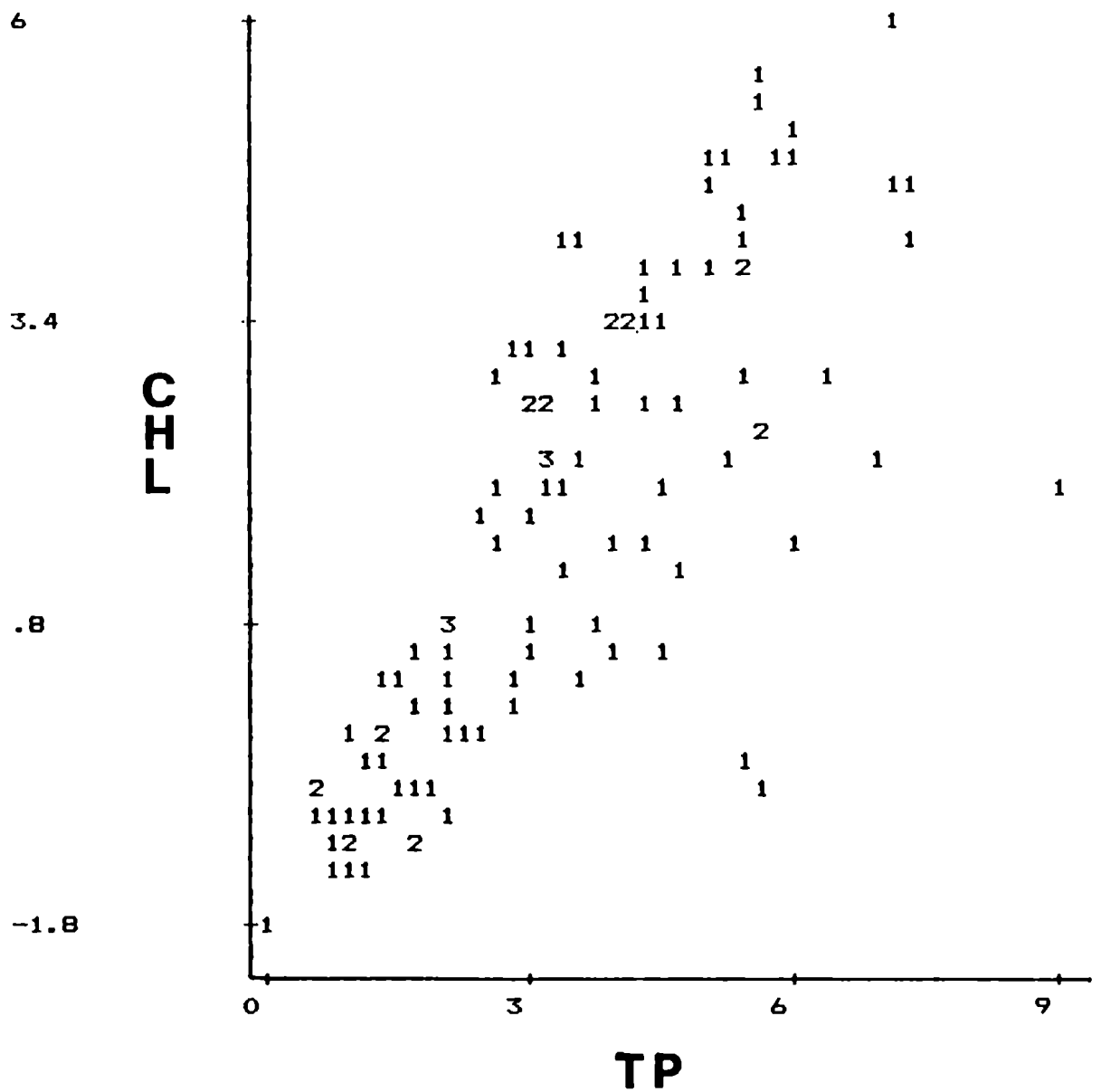


Figura 1A. Relación entre concentraciones de clorofila (CHL, mg.m<sup>-3</sup>) y de fósforo total (TP, mg.m<sup>-3</sup>) para 111 lagos y embalses en verano. Ambas variables transformadas logarítmicamente.

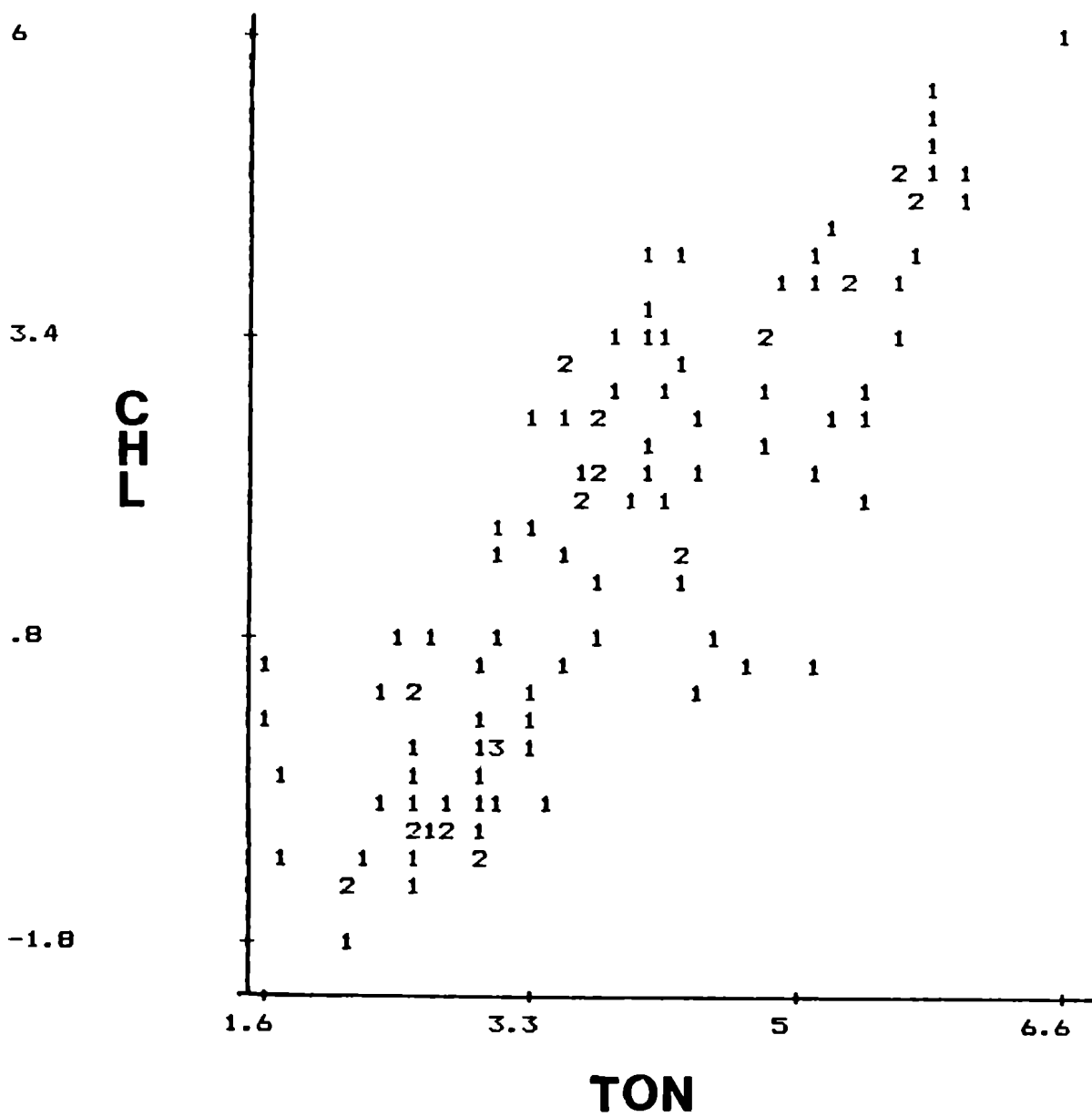


Figura 2A. Relación entre concentraciones de clorofila (CHL, mg.m<sup>-3</sup>) y de nitrógeno orgánico total (TON,  $\mu$ M) para 111 lagos y embalses en verano. Ambas variables transformadas logarítmicamente.

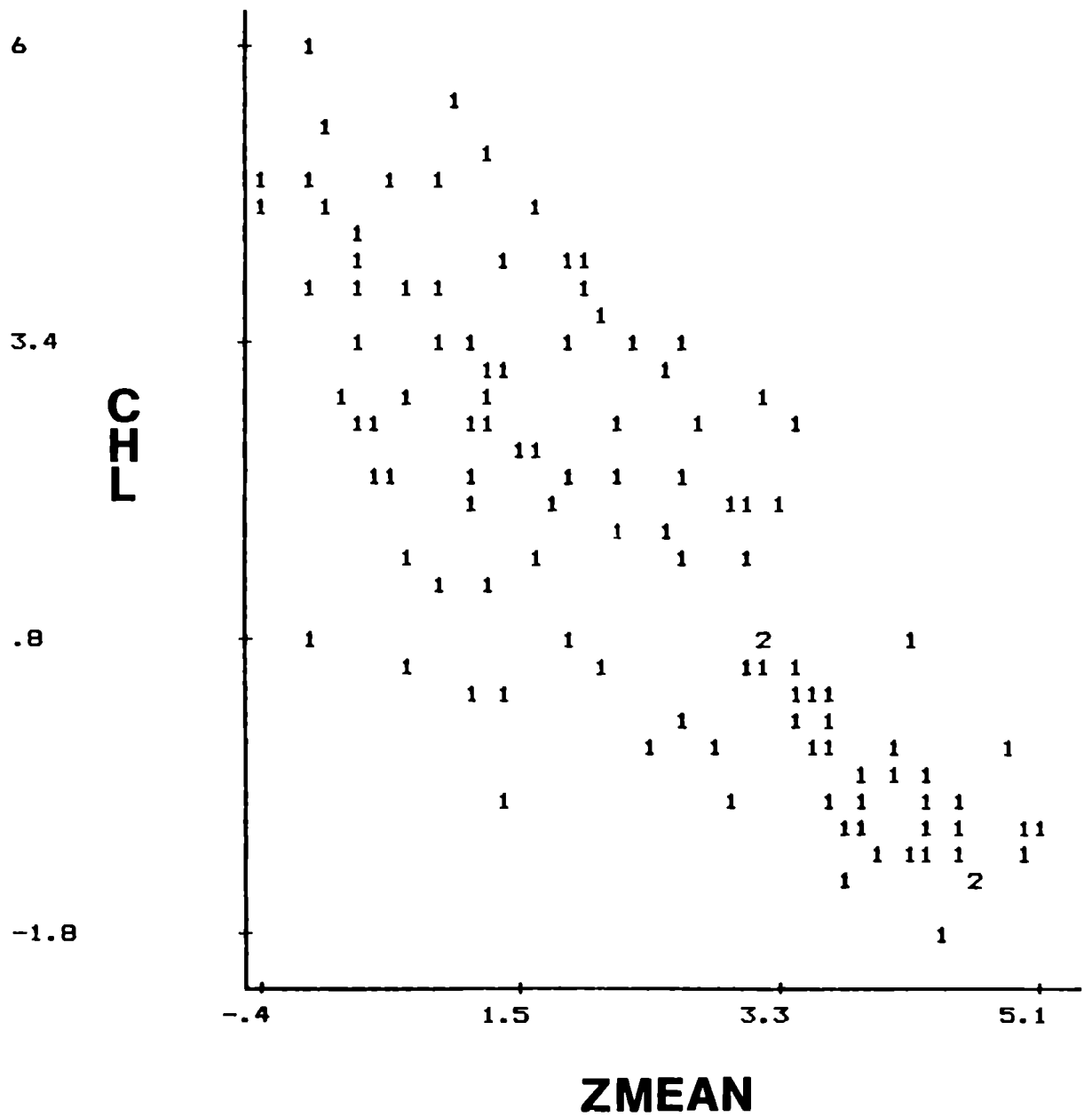
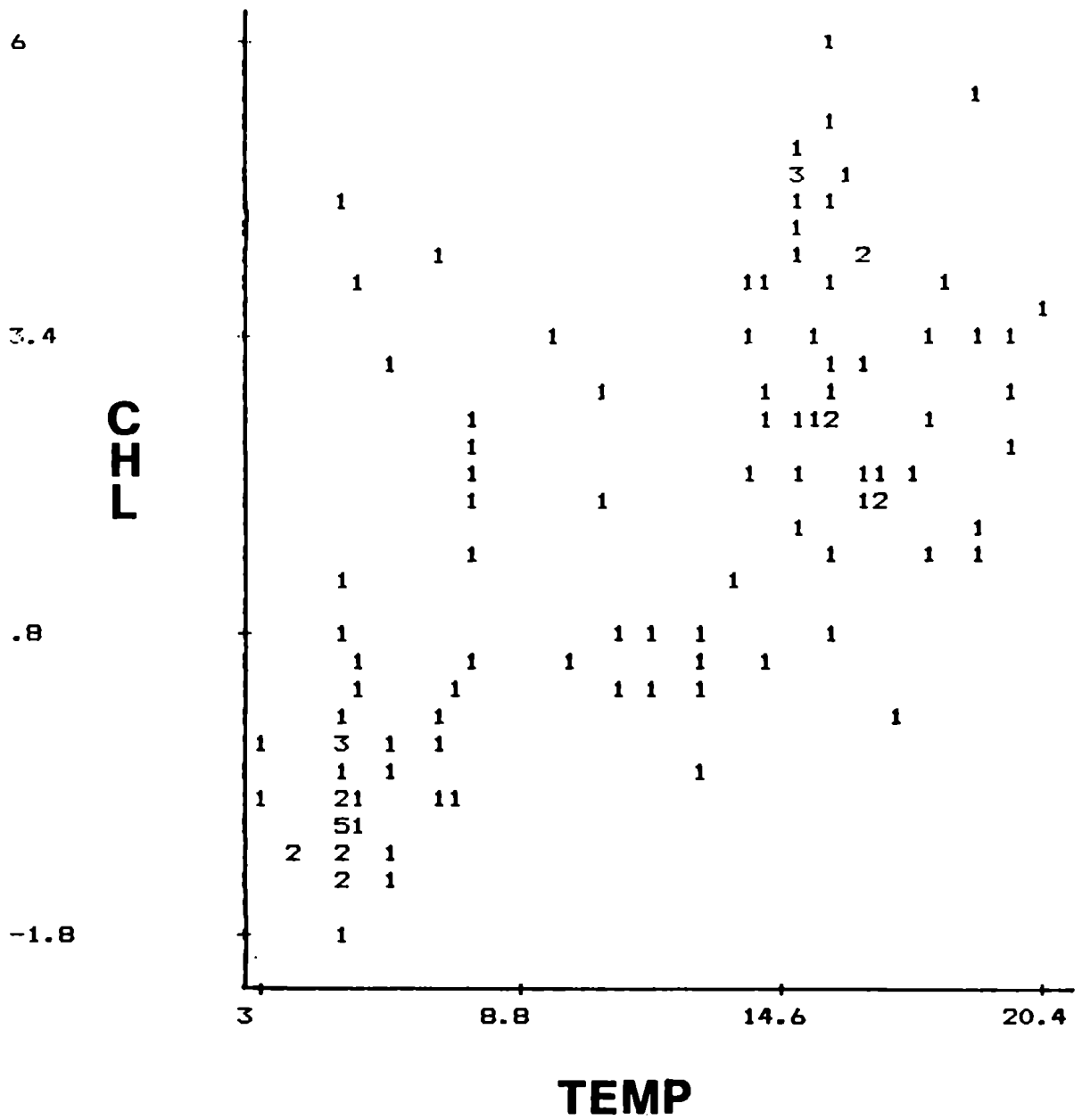


Figura 3A. Relación entre concentración de clorofila (CHL, mg.m<sup>-3</sup>) y de profundidad media (ZMEAN, m) para 111 lagos y embalses en verano. Ambas variables transformadas logarítmicamente.



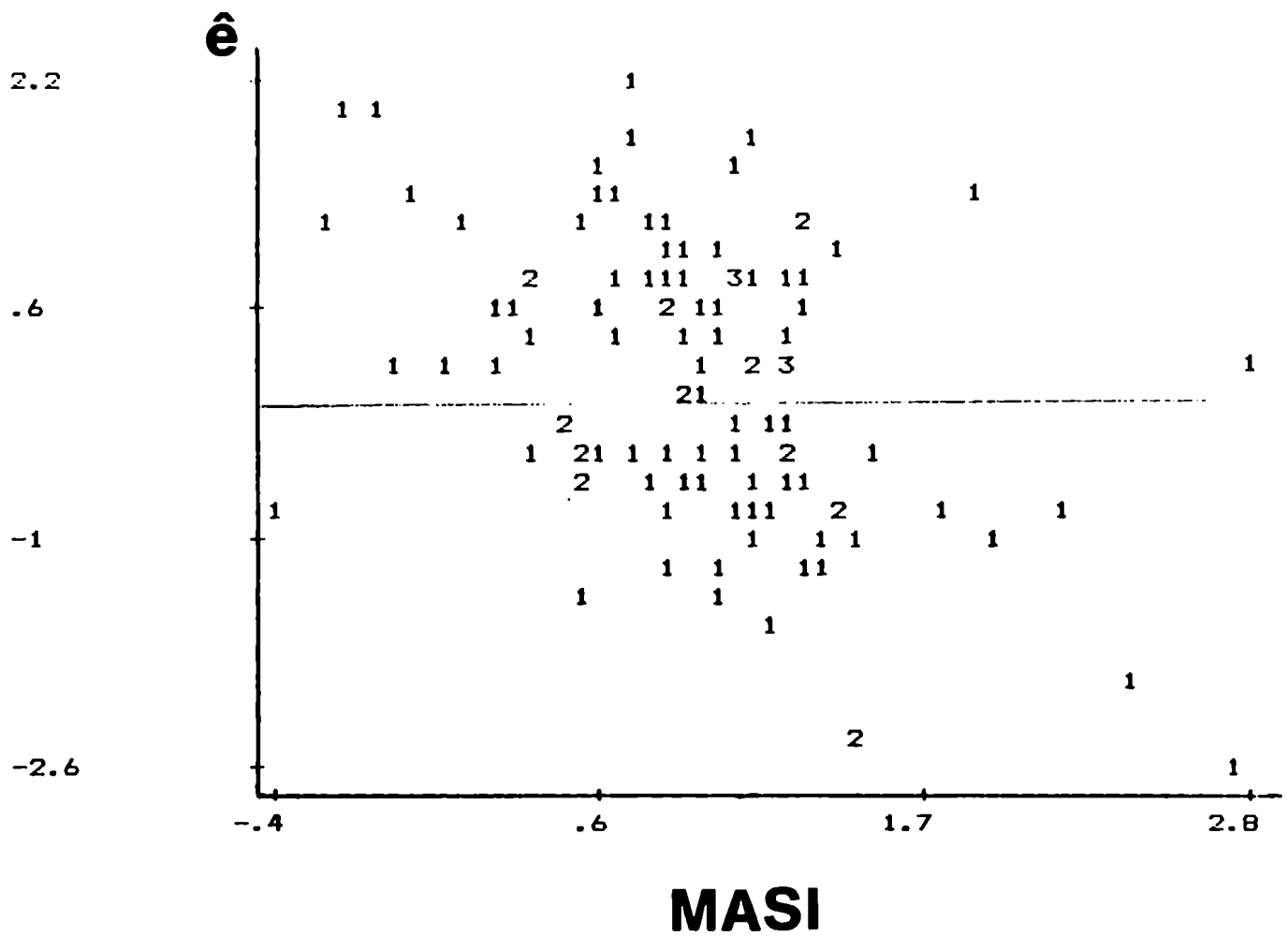


Figura 5A. Residuos de la regresión de CHL en TP, TN/TP y CHL<sup>^</sup>/CHL versus MASI para CLOZ00108 (N=108).

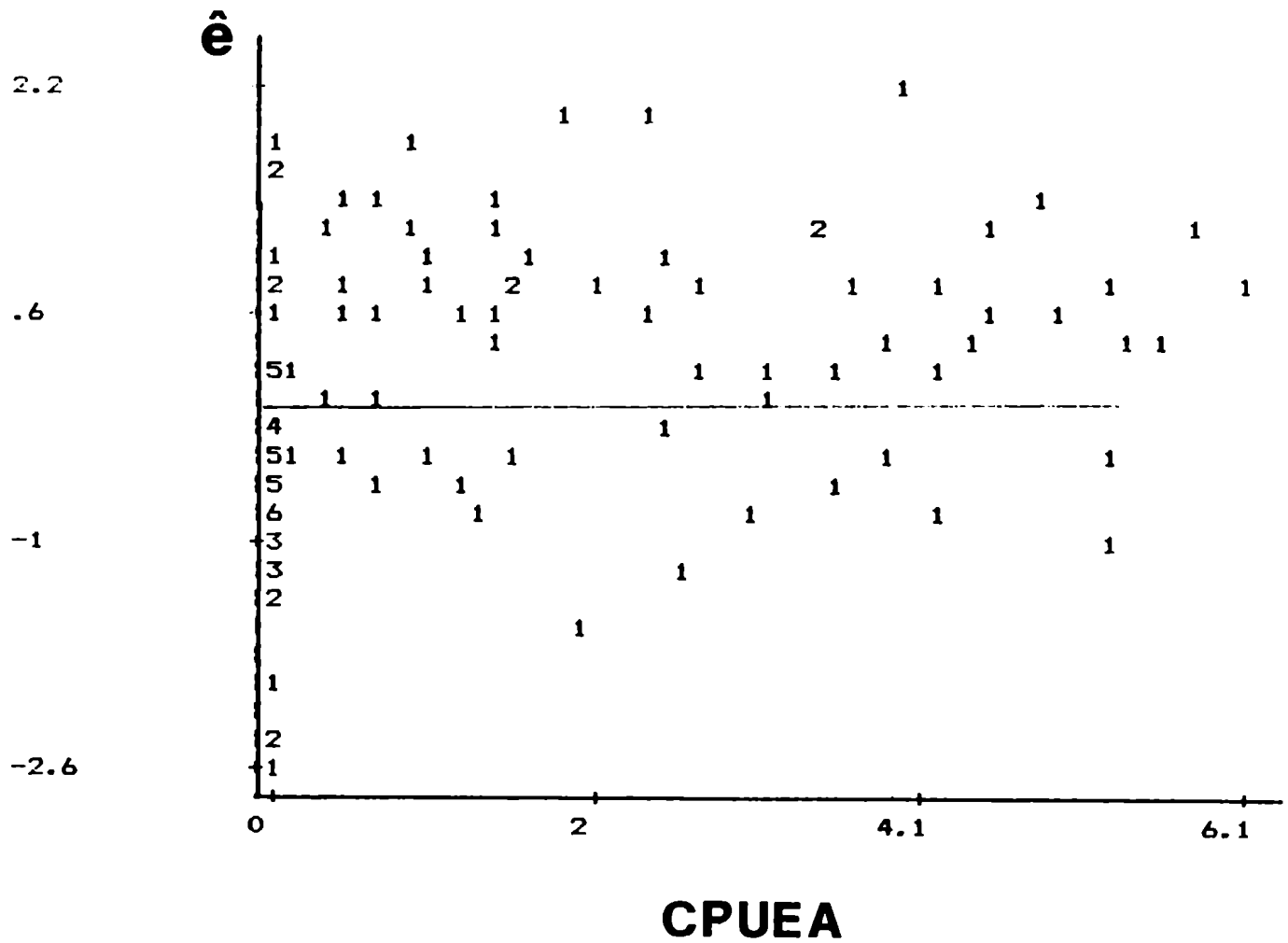


Figura 6A. Residuos de la regresión de CHL en TP, TN/TP y CHL<sup>^</sup>/CHL versus CPUEA para CLOZ0010B (N=108).

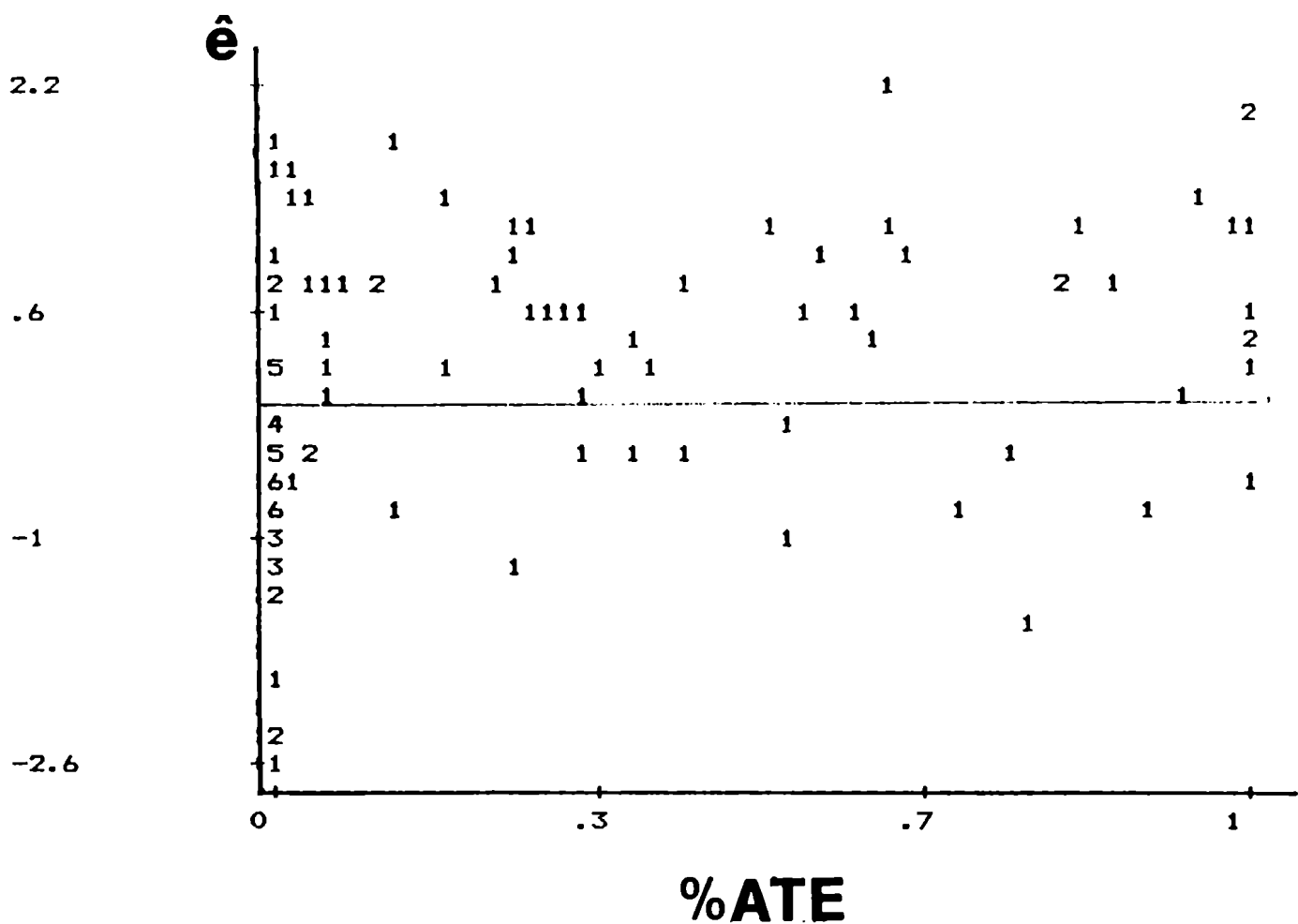


Figura 7A. Residuos de la regresión de CHL en TP, TN/TP y  $CHL^{\wedge}/CHL$  versus %ATE para CLOZ00108 (N=108).

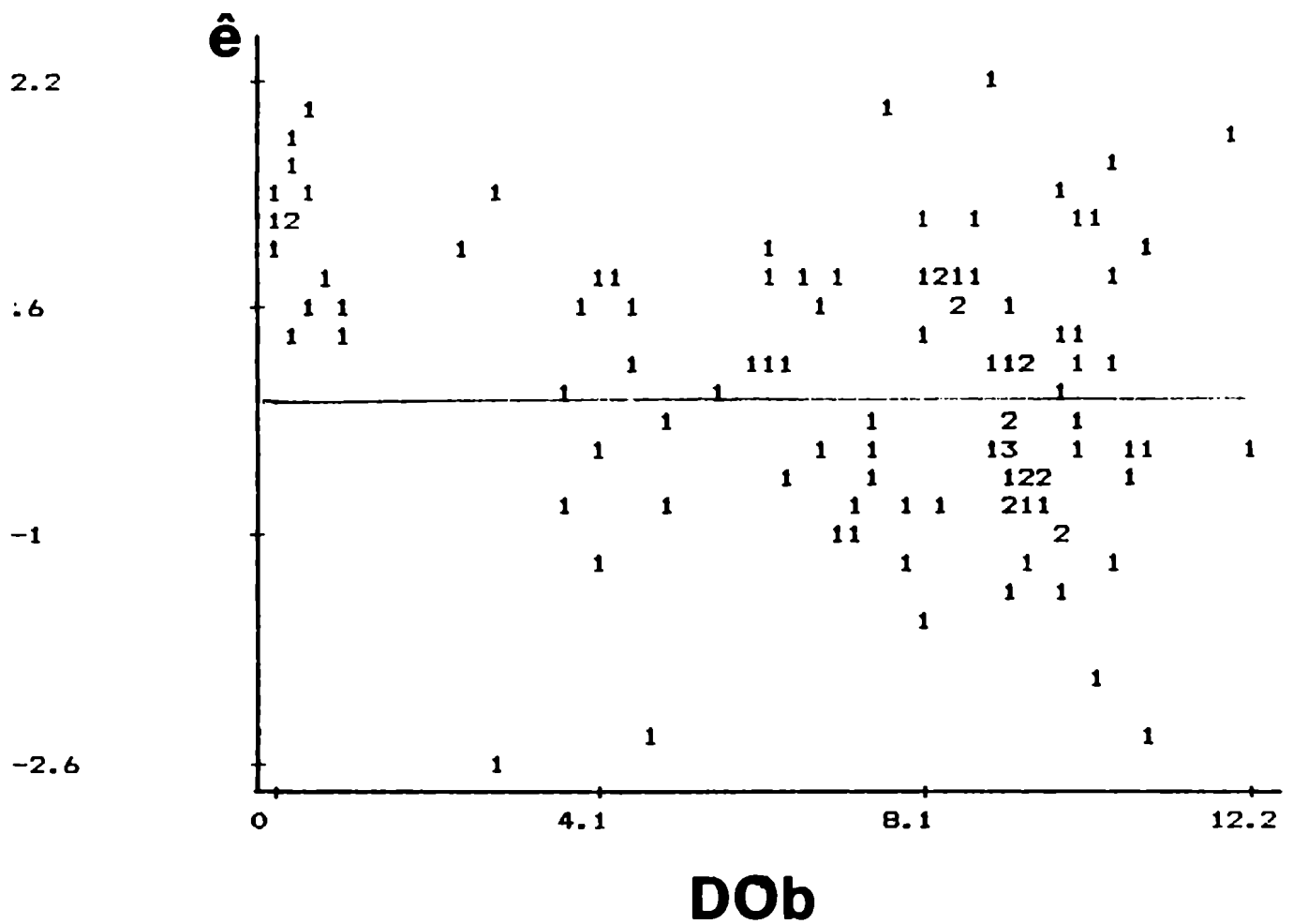


Figura BA. Residuos de la regresión de CHL en TP, TN/TP y  $CHL^{\wedge}/CHL$  versus DOB para CLOZ00108 (N=108).



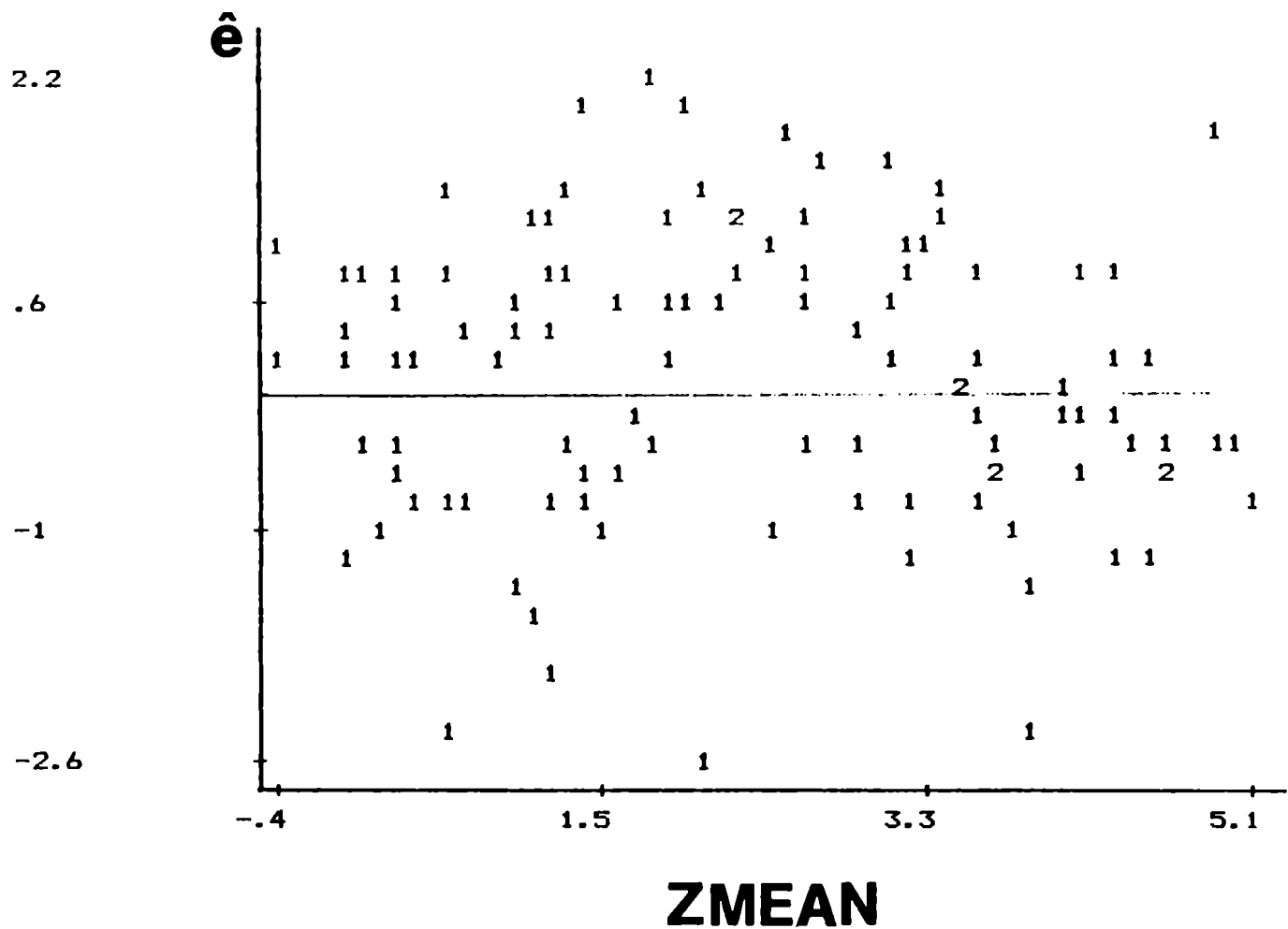


Figura 9A. Residuos de la regresión de CHL en TP, TN/TP y CHL<sup>2</sup>/CHL versus ZMEAN para CLOZ0010B (N=108).

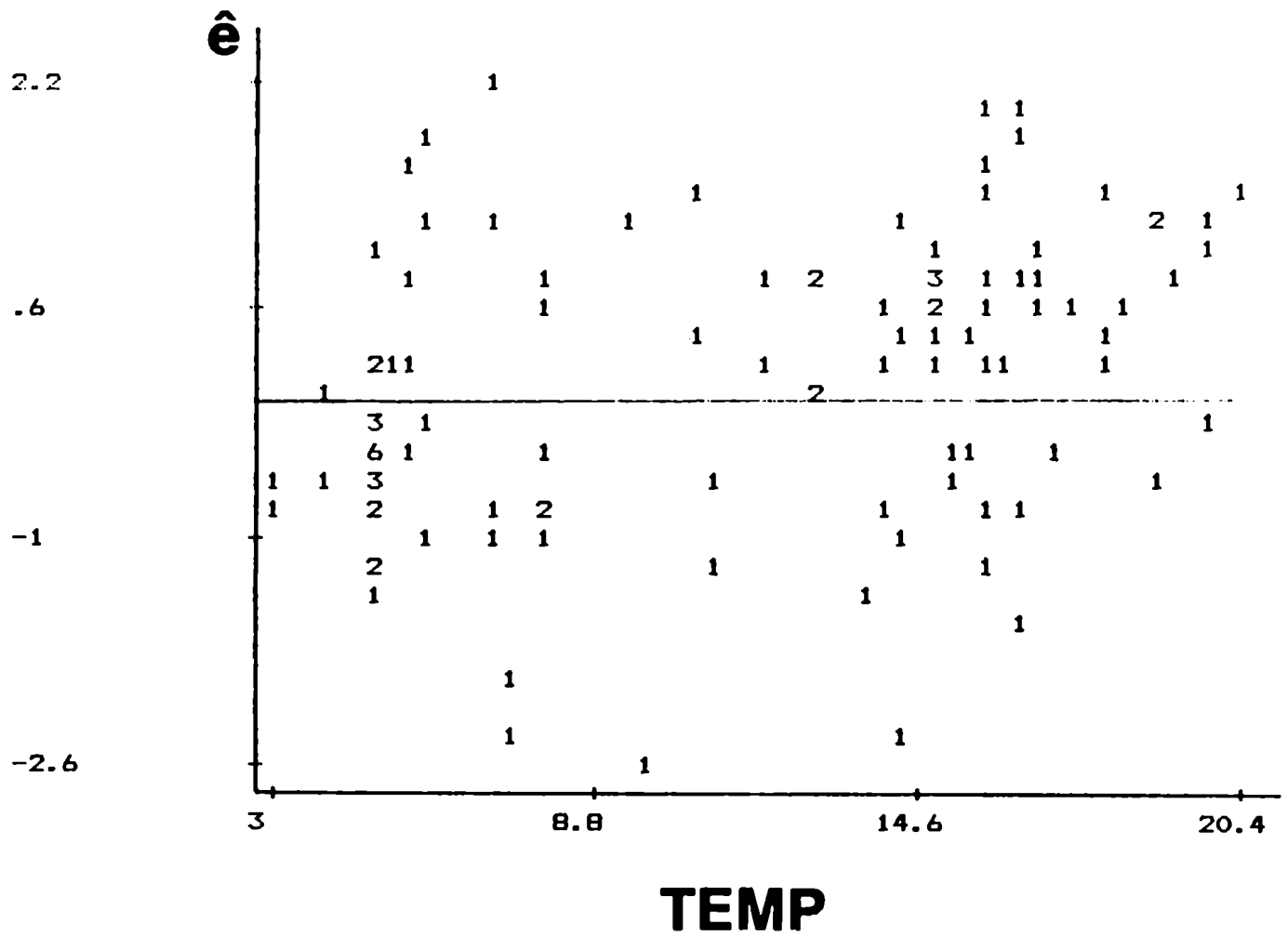


Figura 10A. Residuos de la regresión de CHL en TP, TN/TP y CHL<sup>^</sup>/CHL versus TEMP para CLOZ00108 (N=108).

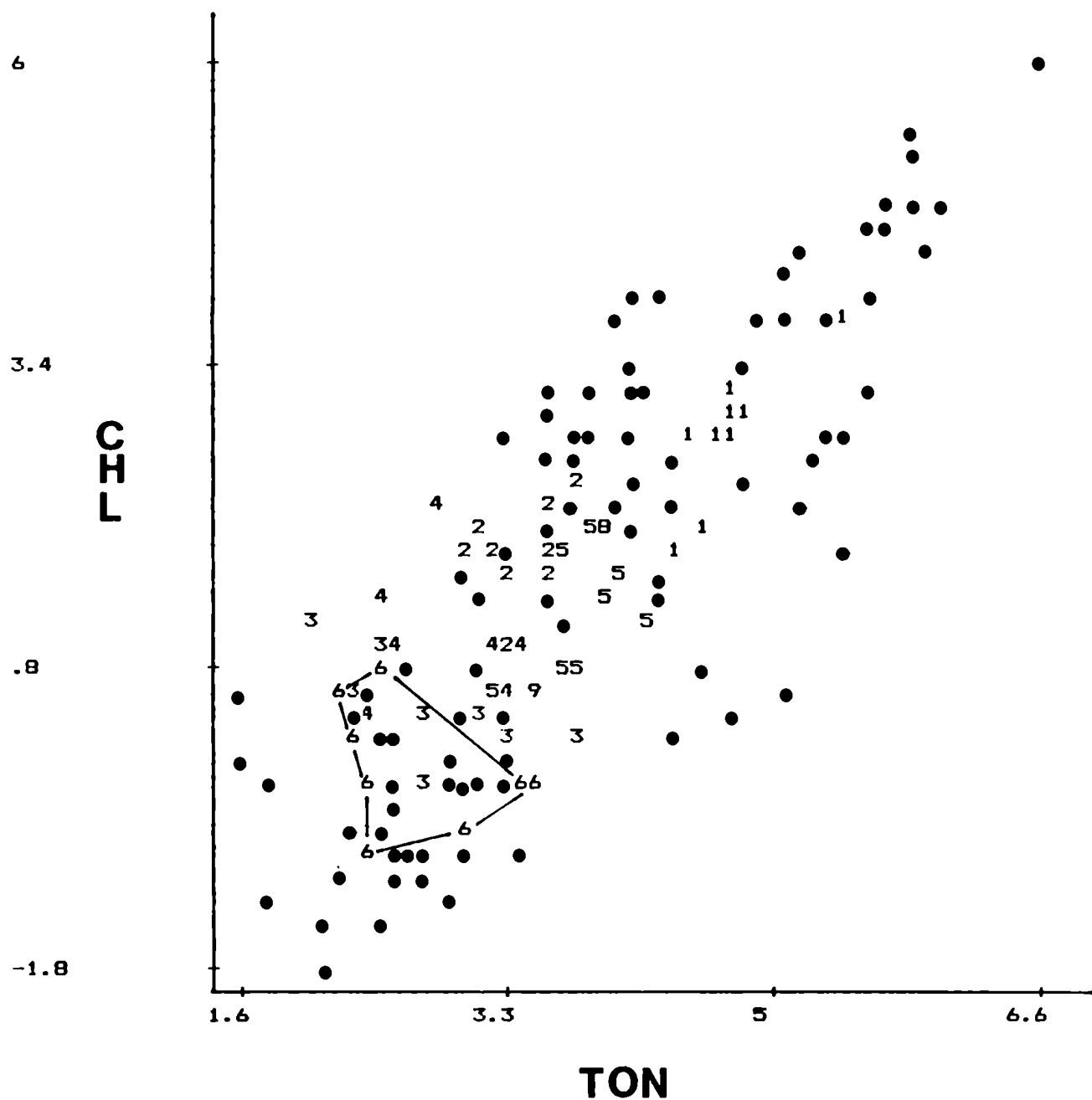


Figura 11A. Relación entre concentraciones de clorofila (CHL,  $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) y de nitrógeno orgánico total (TON,  $\mu\text{M}$ ) para 111 lagos y embalses en verano, y muestreos estacionales en seis lagos del Chubut ( $N=159$ ). ( ), 111 lagos y embalses en verano; (1), lago Colhue Huapi; (2), lago Musters; (3), lago Rosario; (4), embalse Florentino Ameghino; (5), laguna Esquel; (6), lago Las Chultas.

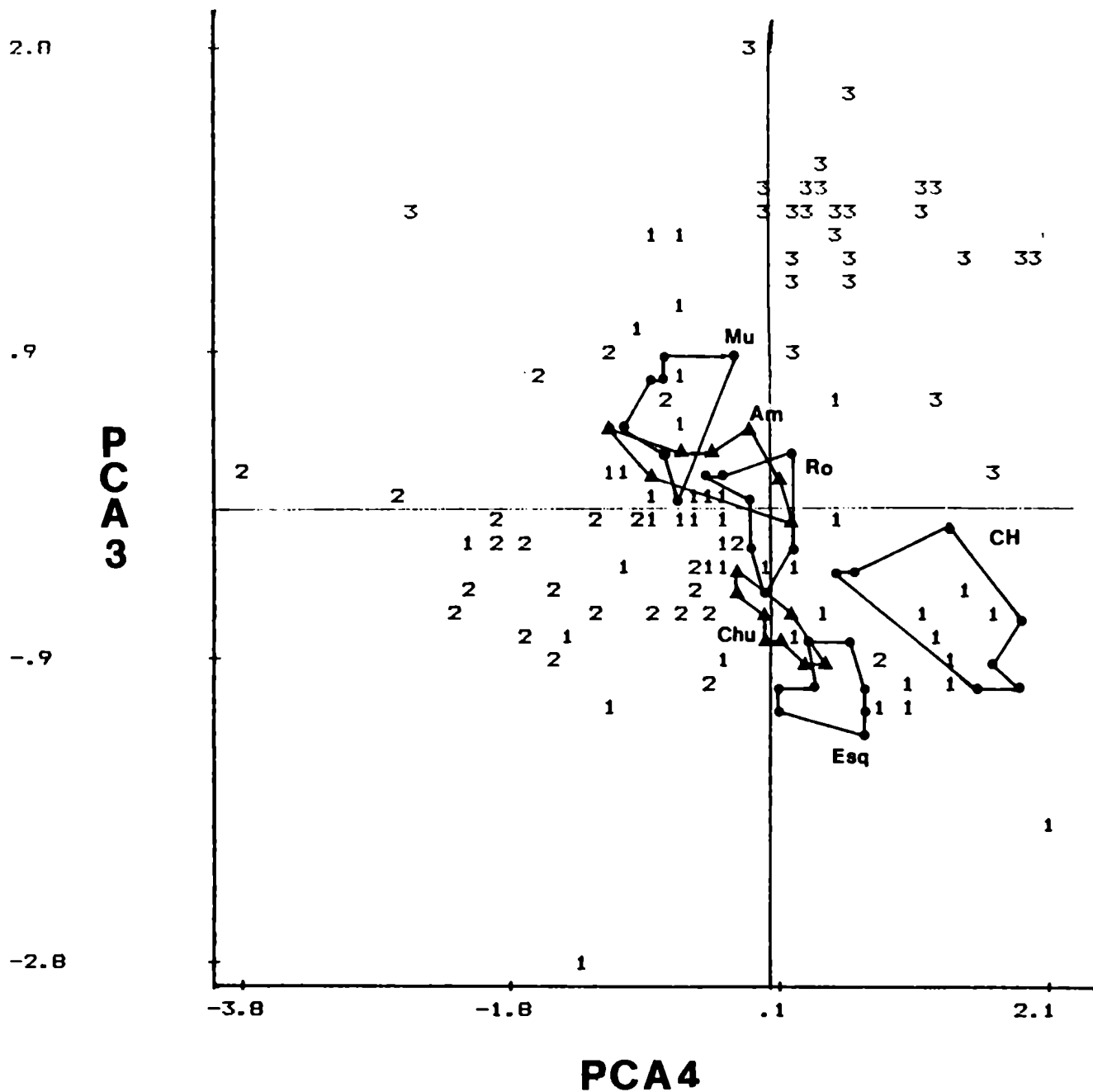


Figura 12A. Ubicación de los muestreos estacionales en seis lagos del Chubut según el tercer y cuarto ejes del espacio de ordenación de 111 lagos y embalses en verano. CH, lago Colhue Huapi; Mu, lago Musters; Ro, lago Rosario; Am, embalse Florentino Ameghino; Esq, laguna Esquel; Chu, lago Las Chultas.

- Bibliografía Consultada.

- AHLGREN, I., 1980. Response of shallow hypertrophic lakes to reduced nutrient loading. En Barica J. y L. Mur (eds.), *Hypertrophic ecosystems*. Dr. W. Junk, The Hague, (Netherlands) 2: 343.
- AIZAKI, M., A. OTSUKI, T. FUKUSHIMA, M. HOSOMI y K. MURAOKA, 1981. Application of CARLSON's trophic state index to Japanese lakes and relationships between the index and other parameters. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 21: 675-681.
- ALLEN, T. F. H., y T. B. STARR, 1982. *Hierarchy: perspectives for ecological complexity*. The University of Chicago Press, Chicago, USA. 310p.
- APHA (AMERICAN PUBLIC HEALTH ASSOCIATION), AMERICAN WATER WORKS ASSOCIATION, AND WATER POLLUTION CONTROL FEDERATION, 1975. *Standard methods for the examination of water and wastewater*, 14th edition. American Public Health Association, Washington, DC, USA.
- ARCIFA, M. S., M. A. J. CARVALHO, S. M. F. GIANISELLA-GALVAO, G. Y. SHIMIZU, C. G. FROEHLICH y R. M. C. CASTRO, 1981. Limnology of ten reservoirs in Southern Brazil. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 21: 1048-1053.
- ASHBY, W. R., 1956. *An introduction to cybernetics*. Traducción castellana (1960). Eds. Nueva Vision, Buenos Aires, Argentina. 391p.
- AUER, M. T., M. S. KIESER y R. P. CANALE, 1986. Identification of critical nutrient levels through field verification of models for phosphorus and phytoplankton growth. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 379-388.
- BARICA, J., H. KLING, y J. GIBSON, 1980. Experimental manipulation of algal bloom composition by nitrogen addition. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 1175-1183.
- BEALS, E. W., 1973. Ordination: Mathematical elegance and ecological naivete. *J. Ecol.*: 61: 23-36.
- BERMAN, T., 1970. Alkaline phosphatases and phosphorus availability in Lake Kinneret. *Limnol. Oceanogr.* 15: 663-674.
- BIRD, D. F., y J. KALFF, 1984. Empirical relationships between bacterial abundance and chlorophyll concentration in fresh and marine waters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41: 1015-1023.

- BLAZKA, P., T. BACKIEL y F. B. TAUB, 1980. Trophic relationships and efficiencies, p. 393-410. En E. D. Le Cren y R. H. Lowe-McConnell (eds.), The functioning of freshwater ecosystems. Cambridge.
- BONETTO, A. A., 1976. Calidad de las aguas del río Paraná. Introducción a su estudio ecológico. Dirección Nacional de Construcciones Portuarias y Vías Navegables. Buenos Aires, Argentina.
- BONETTO, A. A., W. DIONI y C. PIGNALBERI, 1969. Limnological investigations on biotic communities in the middle Parana River valley. Verh. Internat. Verein. Limnol. 17: 1035-1050.
- BONETTO, A. A., D. A. DI PERSIA, R. MAGLIANESI y M. C. CORIGLIANO, 1976. Caracteres limnológicos de algunos lagos eutróficos de embalse de la región Central de Argentina. Ecosur 3: 47-120.
- BOX, G. E. P., 1966. Use and abuse of regression. Technometrics 8: 625-629.
- BROCKSEN, R. W., G. E. DAVIS y C. E. WARREN, 1973. Analysis of trophic processes on the basis of density-dependent functions, 468-498. En Steele (ed.): Marine food chains. Oliver and Boyd. Edinburgh. 552p.
- BRONOWSKI, J., 1951. The common sense of science. Traducción castellana (1978). Ediciones Península, Barcelona, España. 163p.
- BRYLINSKY, M., 1980. Estimating the productivity of lakes and reservoirs. p. 411-454, En Le Cren, E. D. and Lowe-McConnell, R. H. (eds.) The functioning of fresh-water ecosystems. International Biological Programme 22. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- BRYLINSKY, M., y K. H. MANN, 1973. An analysis of factor governing productivity in lakes and reservoirs. Limnol. Oceanogr. 18: 1-14.
- BRYLINSKY, M., y K. H. MANN, 1975. The influence of morphometry and of nutrient dynamics on the productivity of lakes. Limnol. Oceanogr. 20(4): 666-667.
- BUNGE, M., 1973. La investigación científica. Ed. Ariel, Barcelona, España. 955p.
- BUNGE, M., 1985. Racionalidad y realismo. Alianza Ed., Madrid, España. 191p.

- BURNS, C. W., 1969. Relation between filtering rate, temperature and body size in four species of *Daphnia*. *Limnol. Oceanogr.* 14: 693-700.
- CAMPBELL, D. T., 1974. La "causacion descendente" en los sistemas biologicos jerarquicamente organizados. En F. J. Ayala y T. Dobzhansky (eds.): *Studies in the philosophy of biology (Reduction and related problems)*. Traducccion castellana (1983). Ed. Ariel S.A., Barcelona, Espana: 236-245.
- CAMPBELL, C. E., y E. E. PREPAS, 1986. Evaluation of factors related to the unusually low chlorophyll levels in prairie saline lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 846-854.
- CAMPOS, H., 1984. Limnological study of Araucanian lakes (Chile). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22: 1319-1327.
- CANFIELD, D. E., Jr., 1983. Prediction of chlorophyll a concentrations in Florida lakes: the importance of phosphorus and nitrogen. *Water Res. Bull.* 19: 255-262.
- CANFIELD, D. E., y R. W. BACHMANN, 1981. Predictions of total phosphorus concentrations, chlorophyll a and Secchi depth in natural and artificial lakes. *Can. J. Fish, Aquat. Sci.* 38: 414-423.
- CANFIELD, D. E., y L. M. HODGSON, 1983. Predictions of Secchi depths in Florida lakes: Impact of algal biomass and organic color. *Hydrobiologia* 99: 51-60.
- CANFIELD, D. E., y C. E. WATKINS, 1984. Relationships between zooplankton abundance and chlorophyll a concentrations in Florida lakes. *J. Freshwater Ecol.* 2: 335-344.
- CANFIELD, D. E. Jr., J. V. SHIREMAN, D. E. COLLE, W. T. HALLER, C. E. WATKINS, II, y M. J. MACEINA, 1984. Prediction of chlorophyll a concentrations in Florida lakes: importance of aquatic macrophytes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41: 497-501.
- CARLSON, R. E., 1977. A trophic state index for lakes. *Limnol. Oceanogr.* 22: 361-369.
- CARPENTER, S. R., y J. F. KITCHELL, 1987. The temporal scale of variance in limnetic primary production. *Am. Nat.* 129: 417-433.
- CARPENTER, S. R., J. F. KITCHELL y J. R. HODGSON, 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience* 35: 634-639.

- CEMBELLA, A. D., N. J. ANTIA y P. J. HARRISON, 1984. The utilization of inorganic and organic phosphorus compounds as nutrients by eukaryotic microalgae: a multidisciplinary perspective: Part I. *CRC Crit. Rev. Microbiol.* 10: 317-391.
- CHAHUNEAU, F., S. DES CLERS y J. A. MEYER, 1980. Les modeles de simulation en ecologie lacustre. Presentation des diferentes approches et analyse des modeles existants. *Ecol. Gener.* Vol. 1, no. 1: 27-50.
- COHEN, J. E., 1971. Mathematics as methaphore. *Science* 172: 674-675.
- COLLINS, N., y W. G. SPRULES, 1983. Introduction to large-scale comparative studies of lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40: 1750-1751.
- CONZONNO, V. H., A. A. MARIAZZI, M. A. CASCO, R. ECHENIQUE, H. A. LABOLLITA y M. PETROCHI, 1981. Estudio limnológico en el lago Pellegrini (Río Negro, Argentina). *Ecosur* 8: 153-170.
- CORDINI, I. R., 1939. El lago Nahuel Huapi. Contribución a su conocimiento limnológico. Ministerio de Agricultura. Dirección de Minas y Geología. Argentina. Boletín No. 47. 56p.
- CORDINI, I. R., 1964. El lago Lacar del Parque Nacional Lanin (Neuquen). *Anales de Parques Nacionales (Argentina)* 10: 111-183.
- CURRIE, D. J., 1984. Phytoplankton growth and the microscale nutrient patch hypothesis. *J. Plankton Res.* 6: 591-599.
- DANGAVS, N. V., 1976. Descripción sistemática de los parámetros morfométricos considerados en las lagunas pampásicas. Instituto de Limnología (CONICET). *Limnobilos* 1, Fasc. 2: 35-59.
- DANGAVS, N. V., y D. O. MERLO, 1980. Recursos acuáticos superficiales del partido de General Paz, Provincia de Buenos Aires. Ministerio de Economía - Provincia de Buenos Aires. Argentina. 96p.
- DAVIS, J. C., 1986. Statistics and data analysis in geology. Segunda Edición. John Wiley & Sons, Inc., New York, USA. 646p.
- DAYTON, P. K., y M. J. TEGNER, 1984. The importance of scale in community ecology: a kelp forest example with terrestrial analogs. En P. W. Price, C. N. Slobodnikoff y W. S. Gaud (eds.), p: 457-481. *A new ecology. Novel approaches to interactive systems.* John Wiley & Sons, New York, USA. 515p.



- D'ELIA, C. F., J. G. SANDERS y W. R. BOYNTON, 1986. Nutrient enrichment studies in a coastal plain estuary: phytoplankton growth in large-scale, continuous cultures. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 397-406.
- de VIANA, M., y R. QUIROS, 1989. Limnología física del embalse Cabra Corral, Argentina. *Rev. Cs. Nat. Litoral* (en prensa).
- DILLON, P. J., 1975. The phosphorus budget of Cameron Lake, Ontario: the importance of flushing rate to the degree of eutrophy of lakes. *Limnol. Oceanogr.* 20: 28-39.
- DILLON, P. J., y F. H. RIGLER, 1974. The phosphorus-chlorophyll relationship in lakes. *Limnol. Oceanogr.* 19: 767-773.
- DILLON, P. J., y F. H. RIGLER, 1975. A simple method for predicting the capacity of a lake for development based on lake trophic status. *J. Fish. Res. Board Can.* 32: 1519-1531.
- DILLON, P. J., K. H. NICHOLLS, B. A. LOCKE, E. de GROSBOSIS, y N. D. YAN, 1988. Phosphorus-phytoplankton relationships in nutrient-poor soft-water lakes in Canada. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 23: 258-264.
- DIXON, W. J., y F. J. MASSEY Jr., 1965. Introduction to statistical analysis. Traducción castellana (1979). McGraw-Hill, Mexico. 489p.
- DRAGO, E., 1974. Estructura térmica del lago Mascardi (Provincia de Río Negro, Argentina). *Physis* (B) 33: 207-216.
- DRAPER, N. R., y H. SMITH, 1981. Applied regression analysis. John Wiley & Sons, Inc., New York, USA. 709p.
- DRENNER, R. W., S. B. TAYLOR, X. LAZZARO y D. KETTLE, 1984. Particle-grazing and plankton community impact of an omnivorous cichlid. *Trans. Am. Fish. Soc.* 113: 397-402.
- DROOP, M. R., 1974. The nutrient status of algal cells in continuous culture. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 54: 825-855.
- EDMONDSON, W. T., 1970. Phosphorus, nitrogen and algae in Lake Washington after diversion of sewage. *Science* 169: 690-691.
- EDMONDSON, W. T., 1988. Long-term studies of lakes as guides to organization of limnological experiments. 1988 Annual Meeting American Society of Limnology and Oceanography, Inc. Boulder, Colorado, June 12-16, 1988. Abstracts book: 21.

- FERRIS, J. M., y P. A. TYLER, 1985. Chlorophyll-total phosphorus relationships in Lake Burragarang, New South Wales, and some other Southern Hemisphere lakes. *Aust. J. Mar. Fresh. Res.* 36: 157-168.
- FORSBERG, C., S. O. RYDING, A. CLAEISSON y A. FORSBERG, 1978. Water chemical analyses and/or algal assay. Sewage effluent polluted lake water studies. *Mitt. Int. Ver. Limnol.* 21: 352-363.
- FRANCKO, D. A., 1986. Epilimnetic phosphorus cycling: influence of humic materials and iron on coexisting major mechanisms. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 302-310.
- FRANCKO, D. A., y R. G. WETZEL, 1982. The isolation of cyclic adenosine 3':5'-monophosphate (cAMP) from lakes of differing trophic status: correlation with planktonic metabolic variables. *Limnol Oceanogr.* 27: 27-38.
- GIANISELLA-GALVAO, S. M. F., 1985. Primary production in ten reservoirs in southern Brazil. *Hydrobiologia* 122: 81-88.
- GIANISELLA-GALVAO, S. M. F., 1986. Limnology of ten reservoirs in Southern Brazil, 1: Chlorophyll a and its relationships to dissolved nutrients. En C. E. de M. Bicudo, C. Teixeira y J. G. Tundisi (eds.). *Algas: a Energia do Amanha*: 135-140.
- GOLTERMAN, H. L., 1982. Loading concentration models for phosphate in shallow lakes. *Hydrobiol.* 91: 169-174.
- GOLTERMAN, H. L., R. S. CLYMO y M. A. M. OHNSTAD, 1978. Methods for physical and chemical analysis of freshwaters. IBP (International Biological Programme) Handbook 8.
- GREIG-SMITH, P., M. P. AUSTIN y T. C. WHITMORE, 1967. The application of quantitative methods to vegetation survey. I. Association analysis and principal component ordination of rain forest. *J. Ecol.* 55: 483-504.
- HANSON, J. M., y W. C. LEGGETT, 1982. Empirical prediction of fish biomass and yield. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39: 257-263.
- HANSON, J. M., y R. H. PETERS, 1984. Empirical prediction of crustacean zooplankton biomass and profundal macrobenthos biomass in lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41: 439-445.
- HARRIS, G. P., 1983. Proportion in the Labyrinth? Book review to Allen T. F. H. y B. Starr. 1982. *Hierarchy: perspectives for ecological complexity.* *Ecology* 64: 1324.

- HENDERSON, F., A. MARI, y R. QUIROS, 1987. Research strategies for managing the fisheries of a set of water bodies. Presentado al 117th Annual Meeting, Winston-Salem, North Carolina, September 13-17, 1987. 16p. (mimeo).
- HERN, S. C., V. W. LAMBOU, L. R. WILLIAMS, y W. D. TAYLOR, 1981. Modifications of models predicting trophic state of lakes: Adjustment of models to account for the biological manifestations of nutrients. USEPA, EPA - 600/3 -81-001, Las Vegas, Nevada, USA. 38p.
- HINTZE, J. L., 1985. Number cruncher statistical system (NCSS). Version 4.2. Dr. Jerry L. Hintze, Kaysville, Utah, USA.
- HOLLING, C. S., 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4: 1-23.
- HOLTON, G., 1985. La imaginacion cientifica. Fondo de Cultura Economica. Mexico. 272p.
- HOYER, M. V., y J. R. JONES, 1983. Factors affecting the relation between phosphorus and chlorophyll a in midwestern reservoirs. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40: 192-199.
- HRBACEK, J., 1958. Typologie und Produktivitat der teichartigen Gewasser. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 13: 394-399.
- HRBACEK, J., M. DVORAKOVA, V. KORINEK y L. PROCHAZKOVA, 1961. Demonstration of the effect of the fish stock on the species composition of zooplankton and the intensity of metabolism of the whole plankton association. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 14: 192-195.
- HRBACEK, J., B. DESORTOVA, y J. POPOVSKY, 1978. Influence of the fishstock on the phosphorus-chlorophyll ratio. *Verh. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol.* 20(3): 1624-1628.
- HUTCHINSON, G. E., 1957. A treatise on limnology. I. Geography, physics and chemistry. John Wiley & Sons, Inc., New York, USA. 1015p.
- HUTCHINSON, G. E., y V. T. BOWEN, 1950. Limnological studies in Connecticut. IX. A quantitative radiochemical study of the phosphorus cycle in Linsley Pond. *Ecology* 31: 194-203.
- INALI, 1972. Patagonian Lakes. En Report of IBP/PF Projects. Instituto Nacional de Limnologia (CONICET). Argentina: 27-44.
- JOERGENSEN, S. E., L. KAMP-NIELSEN, y L. A. JOERGENSEN, 1986. Examination of the generality of eutrophication models. *Ecol. Model.* 32: 251-266.

- JONES, J. R., y R. W. BACHMANN, 1976. Prediction of phosphorus and chlorophyll levels in lakes. *J. Water Pollut. Control Fed.* 48: 2176-2182.
- JONES, J. R., y M. V. HOYER, 1982. Sportfish harvest predicted by summer chlorophyll a concentration in midwestern lakes and reservoirs. *Trans. Am. Fish. Soc.* 111: 176-179.
- JONES, R. A., y G. F. LEE, 1982. Recent advances in assessing impact of phosphorus loads on eutrophication-related water quality. *J. Water Res.* 16: 503-515.
- JONES, J. R., y J. T. NOVAK, 1981. Limnological characteristics of Lake of the Ozarks, Missouri. *Verh. Intern. Verein. Limnol.* 21: 919-925.
- KARR, J. R. y I. J. SCHLOSSER, 1978. Waters resources and the land-water interface. *Science* 201: 229-234.
- KERR, S. R., 1976. Ecological analysis and the Fry paradigm. *J. Fish. Res. Board Can.* 33: 329-332.
- KERR, S. R., 1982. The role of external analysis in fisheries science. *Trans. Am. Fish. Soc.* III: 165-170.
- KHINCHIN, A. I., 1949. *Mathematical foundations of statistical mechanics.* Dover Publ., Inc., New York, USA. 179p.
- KILHAM S. S., 1986. Dynamics of Lake Michigan natural phytoplankton communities in continuous cultures along a Si:P loading gradient. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 351-360.
- KILHAM, S. S., y P. KILHAM, 1984. The importance of resource supply rates in determining phytoplankton community structure. p. 7-27. *En Trophic interactions within aquatic ecosystems.* Am. Assoc. Adv. Sci. Select. Symp. Ser. 85.
- KLIR, G. J., 1969. *An approach to general systems theory.* Traducción castellana (1980). Eds. ICE, Madrid, Espana. 383p.
- KOENINGS, J. P., y F. HOOPER, 1976. The influence of colloidal organic matter on iron-phosphorus cycling in an acid bog lake. *Limnol. Oceanogr.* 21: 684-696.
- KOSCHEL, R., G. PROFT y H. RAIDT. 1987. Autochthonous calcite precipitation in hardwater lakes of the Mecklenborg Lake District East Germany. *Limnologica* 18(2): 313-338.
- KUHN, T. S., 1962. *The structure of scientific revolutions.* Traducción castellana (1971). Fondo de Cultura Económica, México, 320p.

- LAND de CASTELLO, H., 1981. Algunos aspectos limnológicos abióticos de las cuencas de los ríos Limay y Neuquen, con especial referencia al embalse Ramos Mexía. *Ecosur* 8: 1-27.
- LEAN, D. R. S., 1973. Movements of phosphorus between its biologically important forms in lake water. *J. Fish. Res. Board Can.* 30: 1525-1536.
- LEHMAN, J. T., 1984. Grazing, nutrient release, and their impacts on the structure of phytoplankton communities, p. 40-72. En D. G. Meyers and J. R. Strickler (ed.) *Trophic interactions within aquatic ecology*. American Association for Advancement of Science Selected Symposium No. 85.
- LEHMAN, J. T., 1986. The goal of understanding in limnology. *Limnol. Oceanogr.* 31(5): 1160-1166.
- LEHMAN, J. T., y D. SCAVIA, 1982. Microscale patchiness of nutrients in plankton communities. *Science (Wash. DC)* 216: 729-730.
- LEVINS, R., y R. LEWONTIN, 1980. Dialectics and reductionism in ecology. *Synthese* 43: 47-78.
- LEWINS, R., 1966. The strategy of model building in population biology. *Amer. Sci.* 54: 421-431.
- LIETH, H., 1973. Primary production: terrestrial ecosystems. *Human Ecology* 1: 303-332.
- LIKENS, G. E., 1972. Nutrients and eutrophication: the limiting-nutrient controversy. *Special Symposia Vol. 1*. American Society of Limnology and Oceanography, Grafton, WI, USA. 328p.
- LIKENS, G. E., 1984. Beyond the shoreline: A watershed-ecosystem approach. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22(1): 1-22.
- LIKENS, G. E., y F. M. BORMAN, 1974. Linkages between terrestrial and aquatic ecosystems. *Bioscience* 24: 447-456.
- LÖFFLER, H., 1959. Limnologische Untersuchungen an chilenischen und peruanischen Binnengewässern. *Ark. Geofisik* 3(10): 155-254.
- MACIOLEK, J. A., 1962. Limnological organic analyses by quantitative dichromate oxidation. *Res. Rep. 60*. Bur. Sport Fish. and Wildlife. U.S. Fish and Wildlife Service.
- MARIAZZI, A. A., M. C. ROMERO, y V. H. CONZONNO, 1981. Producción primaria, bacterias, nutrientes y otros factores ecológicos en el embalse del Río Tercero (Córdoba). *Limnobiós* 2: 153-177.

- MARIAZZI, A. A., V. H. CONZONNO, J. ULIBARRENA, J. C. PAGGI y J. DONADELLI, 1987. Limnological investigations in Tierra del Fuego. *Biologia Acuatica* 10: 1-74.
- MARKER, A. F. H., y S. JINKS, 1982. The spectrophotometric analysis of chlorophyll a and phaeopigments in acetone, ethanol and methanol. *Arch. Hydrobiol. Beih. (Stuttgart)* 16: 3-17.
- MATSUMURA-TUNDISI, T., K. HIND y S. M. CLARO, 1981. Limnological studies at 23 reservoirs in southern part of Brazil. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 21: 1040-1047.
- MATTIO, H. F., 1979. Batimetria del lago Musters. Centro Nacional Patagonico (CONICET). Argentina. 9p.
- MAY, R. M., 1974. Stability and complexity in model ecosystems. Segunda Edicion. Monographs in Population Biology 6. Princeton Univ. Press, Princeton, USA. 265p.
- McCAULEY, E., y J. KALFF, 1981. Empirical relationships between phytoplankton and zooplankton biomass in lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 458-463.
- McQUEEN, D. J., y J. R. POST, 1988. Limnocorral studies of cascading trophic interactions. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 23: 739-747.
- McQUEEN, D. J., J. R. POST y E. L. MILLS, 1986. Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 1571-1581.
- MEGARD, R. O., J. C. SETTLES, H. A. BOYER y W. S. COMBS Jr., 1980. Light, Secchi disks and trophic states. *Limnol. Oceanogr.* 25: 373-377.
- MEISNER, J. D., J. L. GOODIER, H. A. REGIER, B. J. SHUTER, y W. J. CHRISTIE, 1987. An assessment of the effects of climate warming on Great Lake basin fisheries. *J. Great Lakes Res.* 13: 340-352.
- MELACK, J. M., 1976. Primary productivity and fish yield in tropical lakes. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 105: 575-580.
- MENU MARQUE, S., y M. C. MARINONE, 1986. El zooplancton de seis lagos del Chubut (Argentina) y sus probables relaciones con la ictiofauna y algunos factores ambientales (p. 90-114). En I. Vila y E. Fagetti (eds.): Trabajos presentados al Taller Internacional sobre ecología y manejo de peces en lagos y embalses. Santiago, Chile, 5-10 de noviembre de 1984. *COPESCAL Doc. Tec.* 4: 237p.

- MILLER, M. C., M. KANNAN y P. A. COLINVAUX, 1984. Limnology and primary productivity of Andean and Amazonian tropical lakes of Ecuador. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22: 1264-1270.
- MONTECINO, V., y S. CABRERA, 1984. Limnological pilot project for the characterization of temperate lakes in Central Chile. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22: 1332-1334.
- NALEWAJKO, C., B. PAUL, K. LEE y H. SHEAR, 1986. Light history, phosphorus status, and the occurrence of light stimulation or inhibition of phosphate uptake in Lake Superior phytoplankton and bacteria. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 329-335.
- NES, 1974. The relationships of phosphorus and nitrogen to the trophic state of northeast and north-central lakes and reservoirs, Working Paper No. 23. National Eutrophication Survey. Corvallis, Oregon, USA. 28p.
- NICHOLLS, K. H., y P. J. DILLON, 1978. An evaluation of phosphorus-chlorophyll-phytoplankton relationships for lakes. *Int. Rev. Gesamt. Hydrobiol.* 63: 141-154.
- NORTHCOTE, T. G., 1988. Fish in the structure and function of freshwater ecosystems: a "top-down" view. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45: 361-379.
- NÜRNBERG, G. K., 1984. The prediction of internal phosphorus load in lakes with anoxic hypolimnia. *Limnol. Oceanogr.* 29: 111-124.
- NÜRNBERG, G. K., 1988. Prediction of phosphorus release rates from total and reductant-soluble phosphorus in anoxic lake sediments. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45: 453-462.
- NÜRNBERG, G. K., M. SHAW, P. J. DILLON y D. J. McQUEEN, 1986. Internal phosphorus load in an oligotrophic Precambrian Shield lake with an anoxic hypolimnion. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 574-580.
- ODUM, E. P., 1971. *Fundamentals of ecology*. Traducción castellana (1972). Nueva Ed. Interamericana, Mexico, Mexico. 639p.
- OECD, 1982. *Eutrophication of waters: Monitoring, assessment and Control*. Paris, Francia. 154p.
- OGLESBY, R. T., 1977. Relationships of fish yield to lake phytoplankton standing crop, production, and morphoedaphic factors. *J. Fish. Res. Board Can.* 34: 2271-2279.
- OLIVIER, S. R., 1961. *Estudios limnológicos en la laguna Vitel*. Ministerio de Asuntos Agrarios. Provincia de Buenos Aires. Argentina. AGRO, 6. 128P.

- O'NEILL, R. V., D. L. DE ANGELIS, J. B. WAIDE y T. F. H. ALLEN, 1986. A hierarchical concept of ecosystems. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ, USA, 253p.
- ORTIZ CASAS, J. L., y R. PENA MARTINEZ, 1984. Applicability of the OECD eutrophication models to Spanish reservoirs. Verh. Internat. Verein. Limnol. 22: 1521-1535.
- PACE, M. L., 1984. Zooplankton community structure, but not biomass, influences the phosphorus-chlorophyll a relationship. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41: 1089-1096.
- PACE, M. L., 1986. An empirical analysis of zooplankton community size structure across lake trophic gradients. Limnol. Oceanogr. 31: 45-55.
- PALOHEIMO, J. E., y A. P. ZIMMERMANN, 1983. Factors influencing phosphorus-phytoplankton relationships. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40: 1804-1812.
- PATTEE, H. H., 1978. The complementary principle in biological and social structures. J. Soc. Biol. Structures 1: 191-200.
- PATTEN, B. C., 1978. Systems approach to the concept of environment. Ohio J. Sci. 78: 206-222.
- PATTEN, B. C., y E. P. ODUM, 1981. The cybernetic nature of ecosystems. Am. Nat. 118: 886-895.
- PETERS, R. H., 1980. Useful concepts for predictive ecology. Synthese 43: 257-269.
- PETERS, R. H., 1986. The role of prediction in limnology. Limnol. Oceanogr. 31(5): 1143-1159.
- PETERS, R. H., 1988. Some general problems for ecology illustrated by food web theory. Ecology 69: 1673-1676.
- PICKETT, S. T. A., y P. S. WHITE (eds.), 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, INC., Orlando, Florida, USA. 472p.
- PLATT, T., 1985. Structure of the marine ecosystem. Its allometric basis. Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. 213.
- POPPER, K. R., 1959. The logic of scientific discovery. Traducción castellana Ed. Tecnos (1962), Madrid, España. 451p.
- PREMO, B. J., C. D. McNABB, F. C. PAYNE, T. R. BATTERSON, J. R. CRAIG y M. SIAMI, 1985. Predicting concentration of total phosphorus and chlorophyll a in a lake with short hydraulic residence time. Hydrobiol. 122: 231-241.



- PREPAS, E. E., y D. O. TREW, 1983. Evaluation of the phosphorus-chlorophyll relationship for lakes off the Precambrian Shield in western Canada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40: 27-35.
- PRICE, P. W., W. S. GAUD y C. N. SLOBODCHIKOFF, 1984. Introduction: Is there a new ecology? En P. W. Price, C. N. Slobodchikoff y W. S. Gaud (eds.), p. 1-11: *A new Ecology. Novel approaches to interactive systems.* John Wiley & Sons, New York, USA, 515 p.
- PRIDMORE, R. D., W. N. VANT y J. C. RUTHERFORD, 1985. Chlorophyll-nutrient relationships in North Island lakes (New Zealand). *Hydrobiologia* 121: 181-189.
- PRITCHARD, P. H., y A. W. BOURQUIN, 1984. The use of microcosms for evaluation of interactions between pollutants and microorganisms. p. 133-215. En C. C. Marshall (ed.): *Advances in microbial ecology 7.* Plenum Press, Nueva York, USA.
- QUIROS, R., 1981. Evaluación del rendimiento pesquero potencial de la República Argentina. Proyecto de Investigación. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero. Mar del Plata, Argentina (mimeo).
- QUIROS, R. (ed.), 1984. Evaluación del potencial pesquero en seis lagos de la Provincia del Chubut. Informe de Avance No. 1. Departamento de Aguas Continentales. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero. 226p.
- QUIROS, R., 1985. Evaluación del potencial pesquero continental de la República Argentina. CONICET/INIDEP. Proyecto de Investigación. 37p. (mimeo).
- QUIROS, R., 1987. Factores que afectan la distribución de salmonidos en Argentina. Taller "Enfoques Integrados para el Estudio de Lagos y Embalses, como Base para su Gestión". UNESCO/FAO. 28 Sept.-2 Oct. 1987, Santiago, Chile, (en prensa).
- QUIROS, R., 1988a. Relationships between air temperature, depth, nutrients and chlorophyll in 103 Argentinian lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 23: 647-658.
- QUIROS, R., 1988b. Mapas batimétricos y parámetros morfométricos de lagos patagónicos del Neuquén, de Río Negro y del Chubut (Argentina). Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero. Informes Técnicos del Departamento de Aguas Continentales 5, 48p.

- QUIROS, R., 1988c. Evaluación del rendimiento pesquero en ambientes altamente variables. Presentación realizada al "Taller sobre Manejo de Lagunas Bonaerenses". Asociación Argentina de Limnología. Noviembre 25 y 26, 1988. Chascomús. Provincia de Buenos Aires, Argentina, 4p. (mimeo).
- QUIROS, R., 1989. Predictors of relative fish biomass in a heterogeneous set of lakes and reservoirs of Argentina. Can. J. Fish. Aquat. Sci. (en prensa).
- QUIROS, R., y C. BAIGUN, 1986. Prospección pesquera en 33 lagos y embalses patagónicos (Argentina). p. 159-179, En Vila, I. y Fagetti E. (eds.), Trabajos presentados al Taller Internacional sobre ecología y manejo de peces en lagos y embalses. Santiago, Chile, 5-10 de noviembre de 1984. COPESCAL Doc Tec., 4, 237p.
- QUIROS, R., y S. CUCH, 1983. Características limnológicas del embalse de Salto Grande. I: Cambios estacionales de ciertos parámetros físico-químicos. Ecología (Argentina) 7: 195-224.
- QUIROS, R., y S. CUCH, 1985. Relaciones entre visibilidad, fósforo total y concentración de clorofila en 32 lagos patagónicos, Argentina. Actas del XII Congreso Nacional del Agua. CONAGUA '85, Mendoza, Argentina. Tomo Ic, 27p. (sin numerar).
- QUIROS, R., y S. CUCH, 1988. Características limnológicas del embalse de Salto Grande. II: Distribución y dinámica de nutrientes. Ecología (Argentina) 8: 111-142.
- QUIROS, R., y E. DRAGO, 1985. Relaciones entre variables físicas, morfométricas y climáticas en lagos patagónicos. Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral 16: 181-199.
- QUIROS, R., y L. LUCHINI, 1982. Características limnológicas del embalse de Salto Grande. III: Fitoplancton y su relación con ciertos parámetros ambientales. Rev. Asoc. Cs. Nat. Litoral 13: 49-66.
- QUIROS, R., R. DELFINO, S. CUCH y R. MERELLO, 1983. Diccionario geográfico de ambientes acuáticos continentales de la República Argentina. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero. Serie Contribuciones 435, 475p.
- QUIROS, R., S. CUCH, y C. BAIGUN, 1986. Relación entre abundancia de peces y ciertas propiedades físicas, químicas y biológicas en lagos y embalses patagónicos (Argentina). p.180-202. En I. Vila y E. Fagetti (eds.), Trabajos presentados al Taller Internacional sobre ecología y manejo de peces en lagos y embalses. Santiago, Chile, 5-10 de noviembre de 1984. COPESCAL Doc. Tec., 4: 237p.

- QUIROS, R., C. R. M. BAIGUN, S. CUCH, R. DELFINO, A. DE NICHILLO, C. GUERRERO, M. C. MARINONE, S. MENU MARQUE y M. C. SCAPINI, 1988. Evaluación del rendimiento pesquero potencial de la República Argentina: I. Datos 1. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero. Informes Técnicos del Departamento de Aguas Continentales 7, 55p.
- RAST, W., y G. F. LEE, 1978. Summary analysis of the North American (U. S. portion) OECD eutrophication project: nutrient loading - lake response relationships and trophic state indices. EPA-600/3-78-008, U. S. E. P. A., Corvallis, OR. 455p.
- RAST, W., R. A. JONES y G. F. LEE, 1983. Predictive capability of U.S. OECD phosphorus loading - eutrophication response models. J. WPCF 55(7): 990-1003.
- RAWSON, D. S., 1952. Mean depth and fish production of large lakes. Ecology 33: 513-521.
- RAWSON, D. S., 1955. Morphometry as a dominant factor in the productivity of large lakes. Verh. Internat. Verein. Limnol. 12: 164-175.
- RECKAHN, J. A., 1986. Long-term cyclical trends in growth of Lake Whitefish in South Bay, Lake Huron. Trans. Am. Fish. Soc. 115(6): 787-804.
- RHEE, G-Y, y I. J. GOTHAM, 1980. Optimum N:P ratios and the co-existence of planktonic algae. J. Phycol. 16: 486-489.
- RICHARDSON, J. L., 1975. Morphometry and lacustrine productivity. Limnol. Oceanogr. 20(4): 661-663.
- RIGLER, F. H., 1973. A dynamic view of the phosphorus cycle in lakes, p. 539-572. En J. Griffith, A. Beeton, F. M. Spencer y D. T. Mitchell (eds.). Environmental phosphorus handbook. John Wiley & Sons, New York, NY.
- RIGLER, F. H., 1982a. Recognition of the possible: An advantage of empiricism in ecology. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39: 1323-1331.
- RIGLER, F. H., 1982b. The relation between fisheries management and limnology. Trans. Am. Fish. Soc. 111: 121-132.
- RILEY, E. T., y E. E. PREPAS, 1984. Role of internal phosphorus loadings in two shallow, productive lakes in Alberta, Canada. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41: 845-855.
- RILEY, E. T., y E. E. PREPAS, 1985. Comparison of the phosphorus: chlorophyll relationships in mixed and stratified lakes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42: 831-835.

- RINGUELET, R. A., 1968. Tipología de las lagunas de la Provincia de Buenos Aires. La Limnología Regional y los tipos lagunares. *Physis*, 28: 65-76.
- RINGUELET, R. A., A. SALIBIAN, E. CLAVERIE y S. ILHERO, 1967. Limnología química de las lagunas pampásicas (Provincia de Buenos Aires). *Physis* 27: 201-224.
- RIVAS, A. L., 1978. Batimetría del lago Colhue Huapi. Centro Nacional Patagónico (CONICET). Argentina. Contribución no. 18, 10p.
- ROSEN, R., 1978. Fundamentals of measurement and representation of natural systems. Elsevier, New York, USA.
- RDSICH, R., 1983. Lake modelling. Proceeding Eutrophication Workshop. Australian Water Resources Council Conference Series No. 7. p. 76-106. Department of Resources and Energy. Canberra, Australia.
- RUSSWURM, L., 1974. A system's approach to the natural environment. En L. Russwurm y E. Sommerville (eds.), p: 1-16. Man's natural environment: a system's approach. Duxbury Press, North Scituate, MA, USA.
- RYDER, R. A., 1965. A method for estimating the potential fish production of north-temperate lakes. *Trans. Amer. Fish.* 94: 214-218.
- RYDER, R. A., 1982. The morphoedaphic index - use, abuse and fundamental concepts. *Trans. Am. Fish. Soc.* 111:154-164.
- SAKAMOTO, M., 1966. Primary production by the phytoplankton community in some Japanese lakes and its dependence on lake depth. *Arch. Hydrobiol.* 62: 1-28.
- SAKSHAUG, E., y Y. OLSEN, 1986. Nutrient status of phytoplankton blooms in Norwegian waters and algal strategies for nutrient competition. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 389-396.
- SCAVIA, D., 1979. Examination of phosphorus cycling and control of phytoplankton dynamics in Lake Ontario with an ecological model. *J. Fish. Res. Board Can.* 36: 1336-1346.
- SCAVIA, D., 1980. An ecological model of Lake Ontario. *Ecol. Model.* 8: 49-78.
- SCAVIA, D., G. L. FAHNENSTIEL, M. S. EVANS, D. J. JUDE y J. T. LEHMAN, 1986. Influence of salmonine predation and weather on long-term water quality in Lake Michigan. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 435-443.

- SCHINDLER, D. W., 1971. Carbon, nitrogen, phosphorus and the eutrophication of freshwater lakes. *J. Phycol.* 7: 321-329.
- SCHINDLER, D. W., 1974. Eutrophication and recovery in experimental lakes: implications for lake management. *Science (Wash. DC)* 184: 897-898.
- SCHINDLER, D. W., 1977. Evolution of phosphorus limitation in lakes. *Science* 195: 260-262.
- SCHINDLER, D. W., 1978. Factors regulating phytoplankton production and standing crop in the World's freshwaters. *Limnol. Oceanogr.* 23: 478-486.
- SCHINDLER, D. W., 1987. Detecting ecosystem responses to anthropogenic stress. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44 (Suppl. 1): 6-25.
- SCHINDLER, D. W., 1988. Experimental studies of chemical stressors on whole lake ecosystem. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 23: 11-41.
- SCHINDLER, D. W., E. J. FEE y T. RUSZCZYNSKI, 1978. Phosphorus input and its consequences for phytoplankton standing crop and production in the Experimental Lakes Area and in similar lakes. *J. Fish. Res. Board Can.* 35: 190-196.
- SCHINDLER, D. W., T. RUSZCZYNSKI y E. J. FEE, 1980. Hypolimnion injection of nutrient effluents as a method for reducing eutrophication. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 320-327.
- SCHLESINGER, D. A., y H. A. REGIER, 1982. Climatic and morphoedaphic indices of fish yield from natural lakes. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 111: 141-150.
- SELL, D. W., H. J. CARNEY, y G. L. FAHNENSTIEL, 1984. Inferring competition between natural phytoplankton population: The Lake Michigan example reexamined. *Ecology* 65: 325-328.
- SHAPIRO, J., 1980. The importance of trophic-level interactions to the abundance and species composition of algae in lakes. 105-116. En Barica, J. y L. R. Mur (eds.). *Hypertrophic ecosystems*. Junk Publ., The Hague, Netherlands.
- SHAPIRO, J., y D. I. WRIGHT, 1984. Lake restoration by biomanipulation: Round Lake, Minnesota, the first two years. *Freshwater Biol.* 14: 371-383.
- SHAPIRO, J., B. FORSBERG, V. LAMARRA, G. LINDMARK, M. LYNCH, E. SMELTZER, y G. ZOTO, 1982. Experiments and experiences in biomanipulation—studies of biological ways to reduce algal abundance and eliminate blue-green. EPA - 600/3 - 82 - 096. Corvallis. Environmental Research Laboratory, US EPA, Corvallis, Oregon, USA.

- SHAPIRO, J., V. LAMARRA y M. LYNCH, 1975. Biomanipulation: an ecosystem approach to lake restoration, 85-96. En Brezonil, P. L. y J. L. FOX (eds.) Proceedings of a symposium on Water Quality Management through biological control. Jan. 23-30, 1975, University of Florida, Gainesville, USA.
- SHOAF, W. T., y B. W. LIUM, 1976. Improved extraction of chlorophyll a and b from algae using dimethyl sulfoxide. *Limnol. Oceanogr.* 21: 926-928.
- SHUTER, B. J., D. A. SCHLESINGER, y A. P. ZIMMERMANN, 1983. Empirical predictors of annual surface water temperature cycles in North American lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40: 1838-1845.
- SIMON, C. A., 1962. The architecture of complexity. *Proc. Amer. Phil. Soc.* 106: 467-482.
- SMITH, V. H., 1979. Nutrient dependence of primary productivity in lakes. *Limnol. Oceanogr.* 224: 1051-1064.
- SMITH, V. H., 1982. The nitrogen and phosphorus dependence of algal biomass in lakes: An empirical and theoretical analysis. *Limnol. Oceanogr.* 27: 1101-1112.
- SMITH, V. H., 1983. Low nitrogen to phosphorus favor dominance by blue green algae in lake phytoplankton. *Science* 221: 669-677.
- SMITH, V. H., y J. SHAPIRO, 1981. Chlorophyll-phosphorus relations in individual lakes. Their importance to lake restoration strategies. *Environ. Sci. Technol.* 15: 444-451.
- SØBALLE, D. M., y B. L. KIMMEL, 1987. A large-scale comparison of factors influencing phytoplankton abundance in rivers, lakes and impoundments. *Ecology* 68(6): 1943-1954.
- SOMMER, U., 1984. The paradox of the plankton: fluctuations of phosphorus availability maintain diversity of phytoplankton in flow-through cultures. *Limnol. Oceanogr.* 29: 633-636.
- SPRULES, W. G., y R. KNOECHEL, 1984. Lake ecosystem dynamics based on functional representation of trophic components, p. 383- 403. En D. G. Meyers y J. R. Strickler (eds.), *Trophic interactions within aquatic ecosystems.* Am. Assoc. Adv. Sci.
- STAUFFER, R. E., 1985. Relationships between phosphorus loading and trophic state in calcareous lakes of southeast Wisconsin. *Limnol. Oceanogr.* 30: 123-145.
- STAUFFER, R. E., G. F. LEE y D. E. ARMSTRONG, 1979. Estimating chlorophyll extraction biases. *J. Fish. Res. Board Can.* 36: 152-157.

- STEEL, R. G. D., y J. H. TORRIE, 1980. Principles and procedures of statistics. A biometrical approach. Traducción castellana (1985). Ed. McGraw-Hill Latinoamericana S.A., Bogota, Colombia. 622p.
- STEWART, A. J., y R. G. WETZEL, 1982. Phytoplankton contribution to alkaline phosphatase activity. Arch. Hydrobiol. 93: 265-271.
- STRAŠKRABA, M., 1978. Theoretical considerations on eutrophication. Verh. Internat. Verein. Limnol. 20: 2714-2720.
- STRAŠKRABA, M., 1980. The effects of physical variables on freshwater production: analysis based on models, 13-84. En E. D. Le Cren (ed.). The functioning of freshwater ecosystems. Cambridge Univ. Press. England.
- STRAŠKRABA, M., 1982. The application of predictive mathematical models of reservoir ecology and water quality. Can. Water Res. J. 7: 283-318.
- STRAŠKRABA, M., y A. GNAUCK, 1985. Freshwater ecosystems. Modelling and simulation. Developments in Environmental Modelling 8, Elsevier Sci. Publ. Co., Inc., Amsterdam, The Netherlands. 309p.
- SUTTLE, C. A., y P. J. HARRISON, 1988. Ammonium and phosphate uptake rates, N:P supply ratios and evidence for N and P limitations in some oligotrophic lakes. Limnol. Oceanogr. 33: 186-202.
- TARAPCHAK, S. J., y C. NALEWAJKO, 1986a. Introduction: Phosphorus-plankton dynamics symposium. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 293-301.
- TARAPCHAK, S. J., y C. NALEWAJKO, 1986b. Synopsis: Phosphorus-plankton dynamics symposium. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 416-419.
- THOMASSON, K., 1959. Nahuel Huapi. Acta Phytogeograph. Sue. 42: 1-83.
- THOMASSON, K., 1963. Araucarian Lakes. Acta Phytogeograph. Sue. 47: 1-139.
- THOMASSON, K., 1964. Plankton and environment of North Patagonia lakes. Ann. Soc. Tartuensis ad res Natur. Inv. Const., n. s., 4: 9-28.
- TILMAN, D., 1977. Resource competition between planktonic algae: An experimental and theoretical approach. Ecology 58: 338-348.

- TILMAN, D., 1982. Resource competition and community structure. Monographs in population biology, Vol. 17. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- TILMAN, D., S. S. KILHAM, y P. KILHAM, 1984. A reply to Sell, Carney and Fahnenstiel. *Ecology* 65: 328-332.
- TRAINOR, L. E. H., 1985. Statistical mechanics in biology. Applications to ecology. p. 41-51. En R. E. Ulanowicz y T. Platt. *Ecosystem theory for biological oceanography*. Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. 213: 260p.
- TRIMBEE, A. M., y E. E. PREPAS, 1988. Dependence of lake oxygen depletion rates on maximum oxygen storage in a partially meromictic lake in Alberta. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45: 571-576.
- TUNDISI, J. G., 1981. Typology of reservoirs in Southern Brazil. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 21: 1031-1039.
- TUNDISI, J. G., y T. MATSUMURA-TUNDISI, 1984. Comparative limnological studies at three lakes in tropical Brazil. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22: 1310-1314.
- ULANOWICZ, R. E., 1986. Growth and Development. Ecosystems phenomenology. Springer-Verlag, New York, USA. 203p.
- ULANOWICZ, R. E., y T. PLATT (Eds.), 1985. Ecosystem theory for biological oceanography. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.* 213: 260p.
- VANNI, M. J., 1986. Competition in zooplankton communities: Suppression of small species by *Daphnia pulex*. *Limnol. Oceanogr.* 31(5): 1039-1056.
- VERDUIN, J., L. R. WILLIAMS, V. W. LAMBOU, y J. D. BLISS, 1978. A simple equation relating total phosphorus to chlorophyll concentration in lakes. *Int. Verh. Theor. Angew. Limnol. Verh.* 20: 352p.
- VERNON, L. P., 1960. Spectrophotometric determination of chlorophylls and pheophytins in plant extracts. *Anal. Chem.* 32: 1144-1150.
- VOLLENWEIDER, R. A., 1968. Water Management research. OECD Paris. OECD/DAS/CSI/68.27.
- VOLLENWEIDER, R. A., 1969. Möglichkeiten und Grenzen elementarer Modelle der Stoffbilanz von Seen. *Arch. Hydrobiol.* 66: 1-36.
- VOLLENWEIDER, R. A., 1975. Input-output models with special reference to the phosphorus loading concept in limnology. *Hydrol.* 37: 53-84.



- VOLLENWEIDER, R. A., 1976. Advances in defining critical loading levels for phosphorus in lake eutrophication. Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 33: 53-83.
- VOLLENWEIDER, R. A., y J. J. KERÉKES, 1980. Synthesis Report: Cooperative Programme on Monitoring of Inland Waters (Eutrophication Control). OECD Paris.
- von BERTALANFFY, L., 1968. General system theory, foundations, development, applications. Traducción castellana (1976). Fondo de Cultura Económica, México. 311p.
- WALMSLEY, R. D., y M. BUTTY (eds.), 1980. Limnology of some selected South African impoundments. Water Research Commission. National Institute of Water Research, CSIR, South Africa. V & R Printing Works Pty Ltd., Pretoria, South Africa.
- WALTERS, C. J., 1987. Nonstationarity of production relationships in exploited populations. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 44 (Suppl. 2): 156-165.
- WATSON, S., y J. KALFF, 1981. Relationships between nanoplankton and lake trophic status. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38: 960-967.
- WEINBERG, G. M., 1975. An introduction to general systems thinking. John Wiley & Sons, Inc., New York, USA. 279p.
- WEINBERG, G. M., 1972. Una aproximación por computadora a la teoría general de sistemas. p. 118-167. En G. J. Klir. Trends in general system theory. Traducción castellana. Alianza Editorial, Madrid, España. 323p.
- WEISBERG, S., 1980. Applied linear regression. John Wiley and Sons, Inc, New York. 283p.
- WELCH, P. S., 1948. Limnological methods. McGraw-Hill Book Company, Inc., New York. 381p.
- WETZEL, R. G., 1975. Limnology. W. B. Saunders Co., Philadelphia, USA, 743p.
- WETZEL, R. G., 1981. Longterm dissolved and particulate alkaline phosphatase activity in a hardwater lake in relation to lake stability and phosphorus enrichment. Verh. Int. Ver. Limnol. 21: 337-349.
- WHITE, E., 1983. Lake eutrophication in New Zealand -a comparison with other countries of the Organization for Economic Co-operation and Development. N. Z. J. Mar. Freshw. Res., 437-444.

- WHITE, P. S., y S. T. A. PICKETT, 1985. Natural disturbance and patch dynamics: An introduction. p. 3-13. En S. T. A. Pickett y P. S. White. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Inc. Orlando, Florida, USA. 472p.
- YAN, N. D., 1986. Empirical prediction of crustacean zooplankton biomass in nutrient-poor Canadian Shield lakes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 788-796.

**DEPARTAMENTO DE GRADUADOS**

Facultad de Ciencias

Exactas y Naturales

**31 MAY 1989**