

Evaluación experimental del efecto de dos grupos de macroinvertebrados (anfípodos y gasterópodos) sobre algas epífitas

Adonis Giorgi y Beatriz Tiraboschi

Programa de Investigaciones en Ecología Acuática (PISA)- Departamento de Ciencias Básicas- Universidad Nacional de Luján. C. C. 221- 6700- Luján.

Resumen. En este estudio se analizan las posibles interacciones entre los macroinvertebrados más importantes de los arroyos de la cuenca del Río Luján (anfípodos y gasterópodos) y algas perifíticas que colonizan plantas sumergidas presentes en estos ecosistemas. Los resultados de los experimentos realizados en sistemas artificiales simplificados con temperatura controlada en 25 °C (± 1 °C) muestran que, tanto los anfípodos (*Hyalella* sp) como los gasterópodos (*Littoridina piscium* y *Uncancylus concentricus bonariensis*) ingieren algas epífitas de la planta sumergida *Egeria densa*. En el caso de los anfípodos, las algas epífitas serían su principal alimento mientras que los gasterópodos se alimentarían fundamentalmente de algas sedimentadas o fijas en el fondo. Por otro lado, los valores de las tasas de ingestión en experimentos donde anfípodos y gasterópodos compiten por el alimento sugieren que estos organismos tienen diferentes preferencias alimenticias. El análisis de las tasas de ingestión conjuntamente con el de las concentraciones de nutrientes en agua, indican que tanto anfípodos como gasterópodos favorecen el crecimiento de la macrófita *E. densa* porque provocan la disminución de sus epífitas y le aportan nutrientes para su crecimiento. El mayor aporte de fosfatos y amonio soluble es producido por los anfípodos. Los resultados demuestran que las interacciones tróficas inciden en el crecimiento de las algas epífitas y en el reciclado de fósforo y nitrógeno en cuerpos de agua pequeños con abundante vegetación sumergida, como son los arroyos de llanura.

Abstract. Relationships between the most important invertebrates to epiphytes algae on submerged aquatic plants were analyzed. All experiments were carried out at 25 °C (± 1 °C) and at the natural chemical condition of Las Flores stream (Luján River Basin). The results show that the amphipods (*Hyalella* sp) and the gastropods (*Littoridina piscium* and *Uncancylus concentricus bonariensis*) eat the epiphytic algae of the submerged plant, *Egeria densa*. These algae are the principal food provision of amphipods. On other way, gastropods food are sedimentated or benthic algae. The ingestion rate point out that amphipods and gastropods prefer different types of algae. The ingestion rates related to nutrient concentration suggests that amphipods and gastropods enhance the growth of the macrophyte *Egeria densa* by the reduction of the epiphytes and the addition of nutrients. The major contribution of ammonia and phosphate available by algae are produced by amphipods. These results state that trophic interactions influence epiphytic algae growth and phosphorus and nitrogen recycling in small water bodies as plain stream.

Introducción

En los arroyos de llanura pampeana, las variaciones en las comunidades de algas del bentos pueden estar reguladas por la acción de los herbívoros. Estos pueden constituir un factor de control tanto del fitobentos como también de epífitas, las que verían limitado su desarrollo en algunas épocas del año debido al crecimiento explosivo de invertebrados herbívoros (Roos 1983, Meulemans 1988, Giorgi y Malacalza 1994).

Los herbívoros adquieren gran importancia en las tramas tróficas del ecosistema fluvial, dado que son fuente de alimento de otros invertebrados y de peces. Se encuentran principalmente en zonas vegetadas que los refugian de sus depredadores y evitan su deriva.

Los moluscos y anfípodos son los macroinvertebrados más abundantes que se relacionan con las plantas sumergidas y el bentos de los arroyos de la cuenca del río Luján (Giorgi et al. 1996). El resto de los macroinvertebrados son larvas pertenecientes a distintos órdenes de insectos (efemerópteros, odonatos, tricópteros y plecópteros). Existen además otros consumidores como larvas del teleósteo, *Cnesterodon decenmaculatus*, y microconsumidores como copépodos, cladóceros, rotíferos y gastrotricos.

En forma conjunta con el incremento de anfípodos y gasterópodos, se produce el aumento de biomasa de las plantas sumergidas, en particular *Egeria densa* que actúa como sustrato de algas epífitas. En nuestro país se ha producido poca información acerca de los efectos de anfípodos y moluscos sobre, algas del bentos (Luchini 1975, Fernandez Giuliano et al. 1994), y estos trabajos han sido realizados en ambientes muy diferentes a los arroyos de la llanura pampeana. Nuestro objetivo fue conocer los efectos de la interacción entre dichos organismos y las algas sobre el ciclo de la materia de un arroyo. Específicamente, estudiamos los patrones de alimentación en distintas situaciones y sus efectos sobre las algas. Finalmente, exploramos otras relaciones entre herbívoros y algas.

Metodología

Los experimentos se realizaron en laboratorio con agua filtrada proveniente del arroyo Las Flores (afluente del río Luján) y temperatura controlada en 25 °C ($\pm 1^\circ\text{C}$). Como organismos de prueba se utilizaron moluscos (*Littoridina piscium* (d' Orbigny) y *Uncancylus concentricus bonariensis* (Stroebel), anfípodos del género *Hyaella* (Smith) y la macrófita sumergida *Egeria densa* Planch.

Se estudió el comportamiento de los anfípodos y gasterópodos en relación a posibles fuentes de alimento y refugio y se cuantificó el consumo de algas y el efecto sobre los nutrientes del agua. En todos los casos los herbívoros utilizados se sometieron a un ayuno de 24 horas antes del comienzo de los experimentos.

Experiencias de comportamiento

Experimento I: se estudió si los anfípodos y gasterópodos relacionados habitualmente con *E. densa* distinguen entre una planta falsa y una verdadera, y si se dirigen a ellas buscando refugio (planta falsa) u oferta de alimento (planta verdadera). Se utilizaron 6 recipientes (1 litro). En 3 se colocaron anfípodos y en los otros 3 gasterópodos. Cada recipiente tenía, además, trozos de 10 cm de *E. densa* verdadera y *E. densa* artificial. Durante 10 horas, se registró en qué posición se encontraban los herbívoros.

Experimento II: se evaluó si los herbívoros seleccionaban entre una placa de acetato colonizada con algas y otra sin ellas. El diseño de este experimento fue similar al anterior, pero en este caso en cada recipiente se colocaron dos placas de 20 cm² de acetato, una colonizada con algas durante 30 días y otra sin colonizar. Se cuantificó el comportamiento de los organismos con la misma metodología del experimento anterior.

Experimento III: se evaluó la capacidad de selección de anfípodos y gasterópodos entre *E. densa* verdadera con y sin epífitas y *E. densa* simulada. Se colocaron en cada recipiente trozos de 10 cm de *E. densa* con epífitas; *E. densa* sin epífitas y *E. densa* artificial controlando la cantidad de herbívoros en cada posición.

Experimento IV: se evaluó la capacidad de los herbívoros de discriminar entre plantas simuladas y placas de acetato colonizadas registrándose la ubicación de los organismos.

Experimento V: se investigó la capacidad de selección de los herbívoros frente a la oferta de diferentes tamaños de placas de acetato colonizadas con algas epífitas. Las distintas placas representaron parches de oferta alimentaria.

Experiencias de ingestión y efecto sobre los nutrientes

En estas experiencias se trabajó con placas de acetato previamente colonizadas con algas estimando la concentración de clorofila-a por el método de Lorenzen modificado (Aminot 1983), antes y después del agregado de organismos, con el objeto de estimar la tasa de ingestión y/o pastoreo. Los cálculos se realizaron corrigiendo los valores obtenidos con los de las placas control (sin estar colonizadas al comenzar el experimento). Conjuntamente se estimó la concentración de algunos nutrientes en agua (APHA 1992), antes y después de los experimentos para indagar si la acción de los herbívoros las modificaban.

Experimento VI: Se utilizaron placas de acetato colonizadas durante 30 días. Se formaron cinco grupos de recipientes: A) con placas sin colonizar; B) con placas colonizadas; C) con placas colonizadas y anfípodos; D) con placas colonizadas y gasterópodos (*L. piscium*); E) con placas colonizadas y gasterópodos (*U. concentricus*).

Al inicio y luego de 9 días se estimó la concentración de clorofila-a en las placas de cada grupo, y la concentración de fosfatos, amonio, nitritos y nitratos en el agua. En base a estos valores se calculó la ingestión y la variación de los nutrientes del agua.

Experimento VII: se estimó la tasa de ingestión con mayores concentraciones de alimento utilizando placas de acetato colonizadas durante 60 días. Se formaron los mismos grupos que en el experimento VI. Inicialmente y luego de 9 días, se estimó la concentración clorofila-a en las placas, y de fosfato y amonio en el agua.

Experimento VIII: se realizó de modo similar a los anteriores. Se mantuvieron los grupos A y B mientras que el C, D y E estuvieron constituidos por recipientes con placas colonizadas y distintas densidades de anfípodos (baja, media, y alta respectivamente) para analizar si existía competencia intraespecífica en el pastoreo. Luego de 9 días se estimó la concentración de clorofila en los tratamientos y la concentración final de fosfato y amonio.

Experimento IX: se realizó para analizar si existía competencia intraespecífica en el pastoreo. Se conservaron los grupos A y B mientras que C, D y E estuvieron constituidos por recipientes con placas colonizadas a los que se le agregó en C, baja densidad de gasterópodos (*L. piscium*); en D, gasterópodos (*L. piscium*) y anfípodos (*Hyalella sp*) y en E, alta densidad de gasterópodos (*L. piscium*). La concentración de clorofila en las placas con distintos tratamientos y la concentración final de fosfatos y amonio se estimaron luego de 4 días.

Experimento X: en este caso se agregó un grupo de control conteniendo únicamente anfípodos (*Hyalella sp*) y gasterópodos (*L. piscium*) sin alimento, para evaluar las variaciones en la concentración de nutrientes por la acción de los herbívoros sin que exista ingestión. La duración del experimento se redujo a 2 días para evitar la muerte de los individuos.

Las estimaciones de las tasas de ingestión y la variación de nutrientes en los distintos tratamientos se compararon mediante análisis de la varianza utilizando el test de Tuckey en los experimentos VI a IX y el de Scheffé en el experimento X. En algunos casos para obtener homogeneidad de varianzas se aplicó una transformación logarítmica a los resultados.

Resultados

Patrones de comportamiento

En el *experimento I* los anfípodos seleccionaron de modo significativo plantas verdaderas. Un porcentaje de gasterópodos presenta una tendencia similar, mientras que el resto permanecen en el fondo o los laterales del recipiente (Fig. 1).

En el *experimento II*, tal como se representan en los gráficos de la Figura 2., los anfípodos se dirigieron a las placas colonizadas, en tanto que los gasterópodos (*Littoridina piscium*) se distribuyeron más homogéneamente.

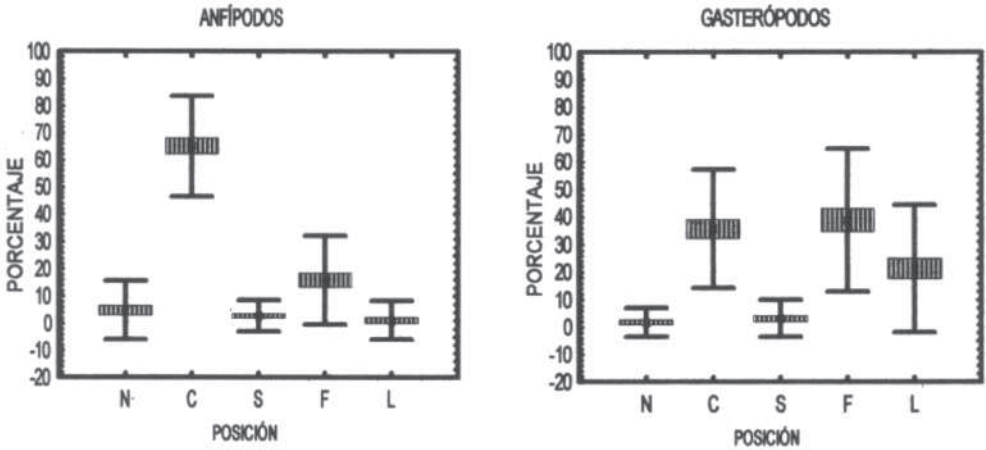


Figura 1. Resultados del *Experimento I*. Relación de los herbívoros con la vegetación sumergida. Ubicación de anfípodos y gasterópodos en el recipiente. N: nadando, C: sobre planta de *Egeria* verdadera, S: sobre planta de *Egeria* simulada, F: sobre el fondo, L: sobre los laterales.
Figure 1. Results of *Experiment I*. Relationship between herbivorous and submerged vegetation. Location of amphipods and gastropods into de vessel. N: swimming, C: on a true *Egeria densa*, S: on a simulated *Egeria densa*, F: over the bottom, L: on the sides of the vessel.

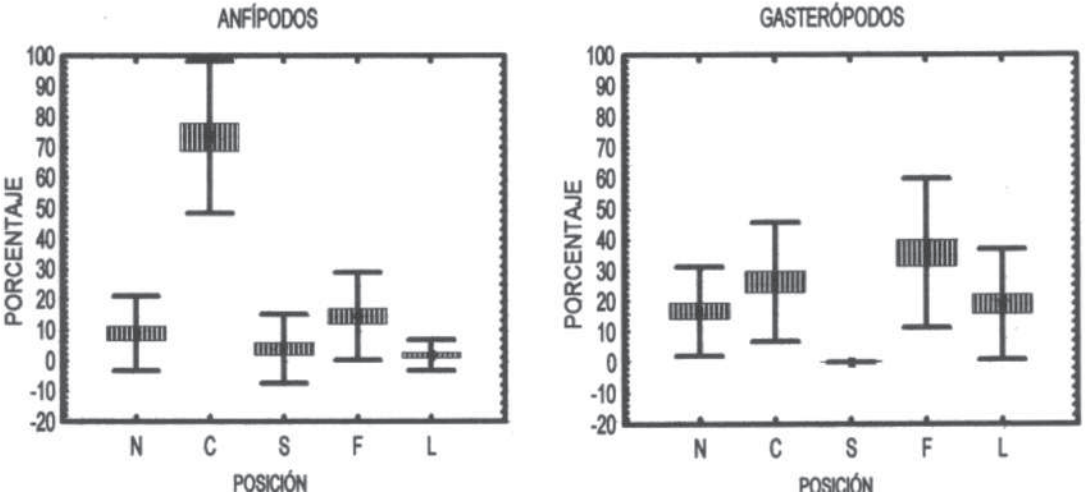


Figura 2. Resultados del *Experimento II*. Relación de los herbívoros con algas bénticas. Ubicación de anfípodos y gasterópodos. N: nadando, C: sobre placa colonizada con algas, S: sobre placa sin colonizar, F: sobre el fondo, L: sobre los laterales.
Figure 2. Results of *Experiment II*. Relationship between herbivorous and benthic algae. Location of amphipods and gastropods into de vessel. N: swimming, C: on a plate whit algae, S: on a plate without algae, F: over the bottom, L: on the sides of the vessel.

En el *experimento III*, se observa que frente a la oferta de plantas de *E. densa* verdadera con y sin epífitas y también *E. densa* simulada, los anfípodos eligen las plantas de *E. densa* verdadera con epífitas, los gasterópodos eligen el fondo (Fig. 3).

En el *experimento IV*, un mayor porcentaje de anfípodos seleccionan las placas con epífitas en lugar de las plantas simuladas, indicando que la relación de los anfípodos con *E. densa* es

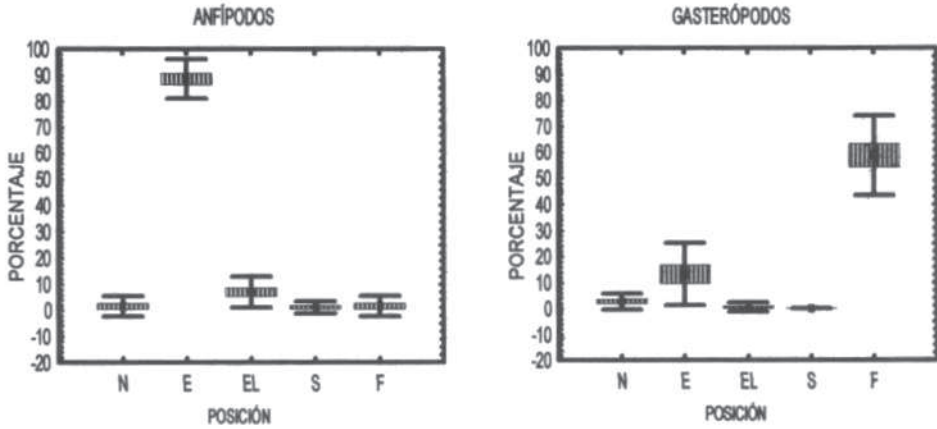


Figura 3. Resultados del *Experimento III*. Relación de los herbívoros con plantas colonizadas con algas y sin colonizar. N: nadando, E: sobre planta colonizada con algas, EL: sobre *Egeria* sin epífitas, S: sobre *Egeria* simulada, F: sobre el fondo.

Figure 3. Results of *Experiment III*. Relationship between herbivorous and plants colonized with algae and without colonization. N: swimming, E: on *Egeria* whit algae, EL: on *Egeria* without algae, S: on a simulated *Egeria*, F: over the bottom.

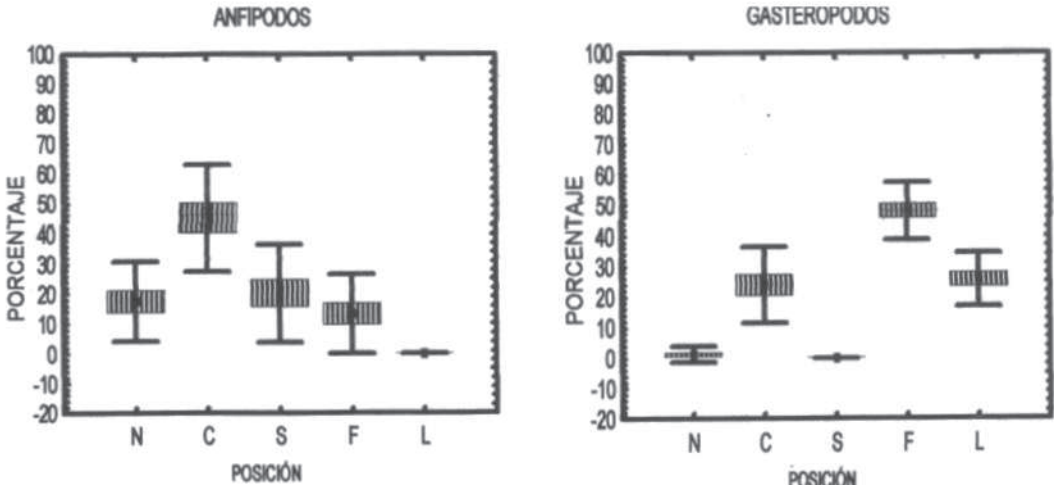


Figura 4. Resultados del *Experimento IV*. Relación de los herbívoros con las algas bénticas. Ubicación de anfípodos y gasterópodos. N: nadando, C: sobre placa colonizada con algas, S: sobre *Egeria* simulada, F: sobre el fondo, L: sobre los laterales

Figure 4. Results of *Experiment IV*. Relationship between herbivorous and benthic algae. Location of amphipods and gastropods. N: swimming, C: on a plate whit algae, S. on a simulated *Egeria*, F: over the bottom, L: on the sides of the vessel.

fundamentalmente trófica. En cambio los gasterópodos permanecieron principalmente en el fondo (Fig. 4).

En el *experimento V*, se observó que los anfípodos eligen principalmente placas de 180 cm² y 360 cm². No se observó en los gasterópodos ninguna preferencia respecto al tamaño de las placas (Fig. 5).

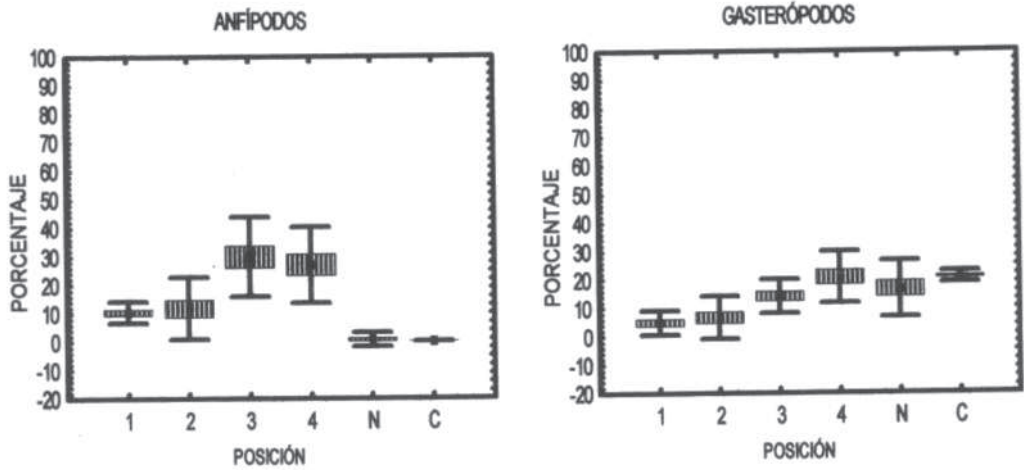


Figura 5. Resultados del *Experimento V*. Relación de los herbívoros con el tamaño de placa (parche) de oferta alimentaria. Ubicación de anfípodos y gasterópodos. 1: 20 cm², 2: 80 cm², 3: 180 cm², 4: 320 cm², N: nadando, C: en el centro.

Figure 5. Results of *Experiment V*. Relationship between herbivorous and the plate size (patch) of food offer. Location of amphipods and gastropods. 1: 20 cm², 2: 80 cm², 3: 180 cm², 4: 320 cm², N: swimming, C: at the center.

Patrones de ingestión y efecto sobre los nutrientes

En los *experimentos VI* al *IX* se registró una disminución de biomasa de algas en los tratamientos sometidos a pastoreo de anfípodos y/o gasterópodos. Esto demuestra que ambos grupos pueden ingerir algas del bentos. Los resultados de los Análisis de Varianza se indican en la Tabla 1.

En el *experimento VI*, con baja biomasa de algas, la tasa de ingestión fue similar en todos los grupos y no se observaron diferencias estadísticamente significativas entre ellos, aunque hubo un consumo medio mayor en las lapas (*Uncanlylus concentricus bonariensis*).

En el *experimento VII*, con alta biomasa de algas, la tasa de ingestión fue mayor respecto al experimento anterior tanto en anfípodos como en *U. concentricus*, sin diferir significativamente entre ellos. Sin embargo se redujo en los grupos de *Littoridina piscium*.

En el *experimento VIII*, con distintas densidades de anfípodos y una biomasa de algas media, la tasa de ingestión fue similar a la del *experimento VI*. No se hallaron diferencias significativas entre lo ingerido en cada uno de los grupos, lo que indicaría la existencia de competencia intraespecífica ya que cada individuo consume menos cuando la densidad es mayor.

En el *experimento IX*, destinado a analizar si existe competencia interespecífica, tampoco se hallaron diferencias entre los tres tratamientos.

En referencia a las variaciones de nutrientes, en el *experimento VI* se incrementa la concentración de fosfatos, y de amonio en los recipientes con *Hyalella* diferenciándose de los demás tratamientos. Por otro lado, en los recipientes con *U. concentricus* aumentó la concentración de amonio y los nitritos (Tabla 2).

En el *experimento VII* se incrementa sólo la concentración de amonio tanto en recipientes con *Hyalella* como con *U. concentricus*. En el *experimento VIII* aumentó la concentración de fósforo y amonio en los tratamientos con media y alta densidad de anfípodos. En el *experimento IX* se redujo la concentración de fosfato en todos los grupos y la de amonio en los grupos de *L. piscium*. (Tabla 2).

Tabla 1. Tasas de ingestión promedio (desvío estandar). ** indica diferencias altamente significativas entre tratamientos ($p < 0.01$).

Table 1. Mean ingestion rates (estándar deviation) ** indicates highly significant differences ($p < 0.01$).

Experimento	Tratamiento	Tasa de Ingestión	Experimento	Tratamiento	Tasa de Ingestión
VI	<i>Hyalella</i>	0.22 (0.008)	VIII	Densidad baja	0.219 (0.008)
	<i>Littoridina</i>	0.21 (0.002)		Densidad media	0.269 (0.000)
	<i>Uncancylus</i>	0.27 (0.000)		Densidad alta	0.213 (0.167)
VII	<i>Hyalella</i>	0.36 (0.001)	IX	<i>Littoridina</i>	0.345 (0.164)
	<i>Littoridina</i>	0.14 (0.015)**		<i>L. y Hyalella</i>	0.576 (0.167)
	<i>Uncancylus</i>	0.33 (0.155)		<i>Littoridina</i>	0.254 (0.080)

Tabla 2. Concentración de nutrientes promedio (desvío estándar) en los experimentos VI a IX. * y ** indican diferencias ($p < 0.05$ y $p < 0.01$ respectivamente) con las concentraciones iniciales.

Table 2. Mean nutrient concentration (standard deviation). * and ** indicate significant differences with initial concentrations ($p < 0.05$ and $p < 0.01$ respectively).

Experimento	Tratamiento	Fosfato (mg/l)	Amonio (ug/l)	Nitrito (mg/l)	Nitrato (mg/l)
VI	<i>Hyalella</i>	0.379 (0.005)**	772.10 (8.54)**	0.082 (0.020)	10.01(0.14)
	<i>Littoridina</i>	0.145 (0.011)	140.72 (2.84)	0.039 (0.011)	13.11 (1.99)
	<i>Uncancylus</i>	0.113 (0.033)	255.55 (8.54)**	0.098 (0.009)*	11.78 (0.84)
VII	<i>Hyalella</i>	0.592 (0.090)	269.82 (81.43)*		
	<i>Littoridina</i>	0.455 (0.007)	87.06 (8.42)		
	<i>Uncancylus</i>	0.570 (0.045)	135.88 (17.30) *		
VIII	D. baja	0.165(0.005)	201.30 (18.13)		
	D. media	0.450 (0.042)**	480.61 (24.77)*		
	D. alta	0.413 (0.900)**	552.57 (49.81)*		
IX	<i>Littoridina</i>	0.042 (0.011)**	17.37 (3.66)*		
	<i>L. y H.</i>	0.024 (0.002)**	47.35 (10.26)		
	<i>Littoridina</i>	0.032 (0.002)**	22.69 (6.60)*		

En el *experimento X*, de acuerdo a los resultados del ANOVA (test de Scheffé) se obtuvo que los anfipodos ingieren más biomasa que los gasterópodos pero que no presentan diferencias significativas al 95 % en el efecto sobre las concentraciones de fosfatos y amonio tal como se observa en la Figura 6.

El valor promedio de absorción de fósforo calculado en este experimento es de 0.01 mg/día y de nitrógeno de 0.0030 mg/día por unidad de biomasa algal. Por otro lado, el valor de excreción diario tanto de anfipodos como de gasterópodos es de 0.01 mg de fósforo reactivo soluble por individuo y de 0.002 mg de amonio por individuo.

Discusión

Los gasterópodos y los anfipodos tienen modos de alimentación diferentes con lo cual el efecto sobre la comunidad perifítica podría ser distinto como lo han demostrado Steinman et al. (1987). Ambos grupos pueden actuar como un factor de control de las algas reduciendo su crecimiento. Esto favorecería indirectamente el desarrollo de la vegetación acuática, que no sería afectada por la competencia por parte de las algas epífitas. Esta posibilidad ha sido analizada anteriormente en forma particular para moluscos (Bronmark 1989, McCormick 1994) y se ha estudiado

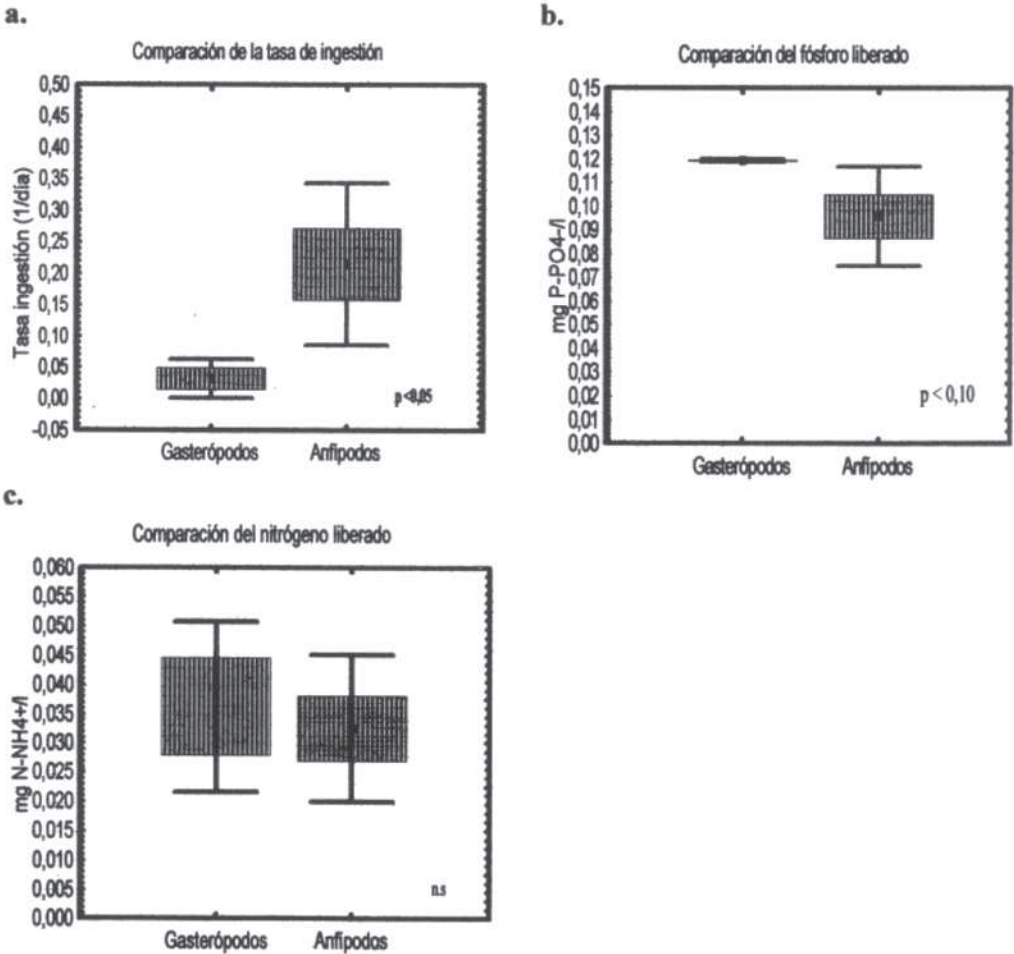


Figura 6. Resultados del *experimento X*: a. Comparación de la tasa de ingestión de anfípodos y gasterópodos; b. Comparación del fósforo liberado por anfípodos y gasterópodos; c. Comparación del nitrógeno liberado por anfípodos y gasterópodos.

Figure 6. Results of *Experiment X*. a. Comparison of ingestion rate of amphipods and gastropods; b. Comparison of phosphorus released by amphipods and gastropods; c. Comparison of nitrogen released by amphipods and gastropods.

experimentalmente con otros invertebrados (Steinman et al. 1987, Hill y Knight 1988). Los resultados de los experimentos indican que la relación entre los anfípodos y *E. densa* es principalmente trófica ya que se registran pocos organismos en las plantas falsas o sin epífitas o en placas sin colonizar. La permanencia de gasterópodos en el fondo del recipiente puede deberse a que allí se alimentarían de las algas que sedimentan siendo su principal fuente de alimento los detritos y las algas del fondo.

En ningún momento se observaron daños sobre las plantas lo que hace suponer que se alimentarían sólo de las algas epífitas o las del bentos.

Los *experimentos VI* a *IX* demuestran en primer lugar, que tanto los anfípodos como los gasterópodos ingieren algas.

Con baja biomasa de epífitas, la tasa de ingestión de los distintos organismos fue similar. Contrariamente, con alta biomasa algal, los gasterópodos redujeron su ingestión. Esto posiblemente se relacione con la capacidad de los herbívoros para consumir cierto tipo de algas, al haber una

biomasa mayor, en general hay un mayor número de formas filamentosas que no siempre son consumidas por los gasterópodos (Steiman 1991). Esto se ve apoyado por la menor ingesta media observada al haber mayor biomasa disponible. Sin embargo, no se han detectado diferencias de ingestas entre moluscos (raspadores) y crustáceos (arrancadores) tal como los clasifican Cummins y Klug (1979).

La cantidad de alimento ingerido por anfípodo disminuiría al aumentar la densidad. Una situación similar, con una conducta de interferencia en altas densidades, ha sido descrita para moluscos gasterópodos (Brown et al. 1994). La tasa de ingestión promedio en el tratamiento con anfípodos y gasterópodos juntos es mayor que la de alta densidad de gasterópodos aunque sus diferencias no son significativas. Esto sugeriría la existencia de diferentes preferencias alimentarias para anfípodos y gasterópodos.

En los análisis de nutrientes no se evidencia un claro efecto de estos organismos sobre las concentraciones de nitritos y nitratos. Contrariamente, se observa que densidades media y alta de anfípodos incrementan la concentración de fósforo y amonio en agua. Con altas biomásas algales, sólo se encuentran diferencias en la concentración de amonio, posiblemente porque las algas podrían incorporar el fósforo excretado que actuaría como elemento limitante en el ambiente (Jones et al. 1995).

La presión de pastoreo por parte de los anfípodos se daría en un mayor rango de biomasa de epífitas y su capacidad de transformar el fósforo y nitrógeno en formas solubles fácilmente aprovechables por las plantas sería similar a la de los gasterópodos.

El incremento de fosfatos o amonio producido por los herbívoros puede deberse a excreción directa por parte de estos organismos o indirectamente por ruptura de algas en el proceso de alimentación (Wetzel 1983, Mc Cormick 1994). En individuos del zooplancton, Sterner y Hessen (1994) describen tres modelos posibles en el proceso de captación y liberación de nutrientes; el primero supone la captación a través del alimento de aquel elemento que se encuentre como limitante en el medio y la liberación del resto de los elementos; el segundo propone que el cociente nitrógeno/fósforo de nutrientes liberados se correlaciona negativamente con el cociente nitrógeno/fósforo del alimento ingerido, el tercero propone una correlación similar pero no lineal entre ambos cocientes. Todos estos modelos se basan en suponer un equilibrio estequiométrico entre los organismos y el ambiente y se han utilizado para proponer mecanismos de retroalimentación que posibilitan el mantenimiento de una regulación de los nutrientes entre organismos del zooplancton y el ambiente en que se encuentran (Carrillo et al. 1996). La aceleración de la degradación del fósforo y nitrógeno por parte de los herbívoros, a formas fácilmente utilizables tanto por algas como plantas puede deberse entonces a microdisturbios generados durante su alimentación o a un proceso de mantenimiento de la homeostasis del organismo respecto a uno o más nutrientes mediante procesos de ingestión y excreción. En cualquier caso, esta función indica la importancia de estos organismos en la circulación de materia en los arroyos de llanura, ya que además, reducen las epífitas que interfieren en la captación de luz de las macrófitas. Por ello, es probable que el efecto negativo que significa el pastoreo sobre las algas epífitas se vea compensado por un rápida circulación de nutrientes que incrementaría su velocidad de crecimiento en caso de existir otras condiciones ambientales favorables como iluminación y una velocidad del agua adecuadas.

Como conclusión puede destacarse que la presencia de anfípodos y gasterópodos favorece el crecimiento de la macrófita *Egeria densa* porque provocan la disminución de sus epífitas y le aportan nutrientes solubles que pueden ser aprovechados para su crecimiento. De todos modos, la interacción más importante se produce con los anfípodos que tendrían a las epífitas como alimento preferencial en tanto que los gasterópodos se alimentarían también de algas sedimentadas o fijas al fondo.

En un arroyo de la cuenca del río Luján, se ha estimado un máximo de 30000 herbívoros/m² en dos épocas del año en la que los caudales eran bajos (entre 0.1 y 0.2 m³/s) (Giorgi et al. 1996). Esto indica que no sería desdeñable el efecto combinado de herbívoros y algas con respecto al flujo del fósforo y del nitrógeno y a su concentración en cuerpos de agua pequeños o con abundante vegetación sumergida, como sucede en nuestro caso con *Egeria densa*. Los macroinvertebrados

actuarían como control de algas epífitas y como eslabones de importancia en la circulación del fósforo y nitrógeno.

Agradecimientos. Agradecemos las sugerencias realizadas por Guillermo Tell, Alfredo Salibián, Leonardo Malacalza, Claudia Feijoó, Alicia Poi de Neiff y Fernando Momo, así como las del editor y las de un revisor anónimo. Este estudio fue apoyado en parte por el subsidio otorgado al PIEA por el Departamento de Ciencias Básicas (UNLu) período 95-96.

Bibliografía

- American Public Health Association (APHA) 1992. Standard methods for the examination of water and waste water. APHA, Washington DC, pp. 1269.
- Aminot, A. 1983. Dosage de la chlorophylle et des phéopigments par spectrophotometrie. En: Manuel des analyses chimiques en milieu marin. Aminot, A. y M. Chaussapied (Eds.). pp 177-189. Centre National pour L' Exploitation des Océans, Quebec.
- Bronmark, Ch. 1989. Interactions between epiphytes, macrophytes and freshwater snails: a review. J. Moll. Stud. 55:299-311.
- Brown, K.W., K.R. Carman y V. Inchausti. 1994. Density-dependent influences on feeding and metabolism in a freshwater snail. *Oecologia* 99:158-165.
- Carrillo, P., I. Reche y L. Cruz-Pizarro, 1996. Intraespecific stoichiometric variability and the ratio of nitrogen to phosphorus resupplied by zooplankton. *Fresh. Biol.* 36:363-374.
- Cummins, K.W. y M.J. Klug 1979. Feeding ecology of stream invertebrates. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10:147-172.
- Fernandez Giuliano, S., G. Ferreyra, A. Giorgi, I. Schloss y A. Curtosi. 1994. Estudios preliminares sobre estrategias de pastoreo del anfípodo bentónico *Pontogeneia antarctica* (Chevreux, 1906). Contribución del Instituto Antártico Argentino 419:60-65. Instituto Antártico Argentino.
- Giorgi, A y L. Malacalza, 1994. Biomass variation of microphytobenthos in a plain stream. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25:1883-1887.
- Giorgi, A., G. Poncio, F. Duttweiler, F. Martinelli y C. Feijoó 1996. Variación estacional de la abundancia de moluscos y anfípodos en un arroyo de llanura. VI Jornadas Pampeanas de Ciencias Naturales 1:36-37.
- Hill, W.R. y A.W. Knight 1988. Concurrent grazing effects of two stream insects on periphyton. *Limnol. Oceanogr.* 33:15-26.
- Jones, J.I., J.W. Eaton, K. Hardwick, B. Moss, y J.O. Young 1995. Plants and snails; mutualism or merely coexistence?. Abstracts XXVI SIL Congress 1:23.
- Luchini, L. 1975. Estudio ecológico preliminar de las diatomeas perifíticas y bentónicas como alimento de anfípodos lacustres (Lago Cardiel, Prov. Santa Cruz). *Physis* 34:85-97.
- Mc Cormick, P.V. 1994. Evaluating the multiple mechanisms underlying herbivore-algal interactions in streams. *Hydrobiologia* 291:47-59.
- Meulemans, J.T. 1988. Seasonal changes in biomass and production of periphyton growing upon reed in Lake Maarsseveen I. *Arch. Hydrobiol.* 12:21-42.
- Roos, P.J. 1983. Dynamics of periphytic communities. En: *Periphyton of freshwater ecosystems*. Wetzel, R.G. (Ed.). pp 5-10. Dr. W. Junk Publishers, The Hague.
- Steinman, A.D., C.D. McIntire, S.V. Gregory, G.A. Lamberi y L.R. Ashkenas 1987. Effects of herbivore type and density on taxonomic structure and physiognomy of algal assemblages in laboratory streams. *J.N. Am. Benthol. Soc.* 6:175-188.
- Steinman, A. 1991. Effects of herbivore size and hunger level on periphyton communities. *J. Phycol.* 27:54-59.
- Sterner, R.W. y D.O. Hessen 1994. Algal nutrient limitation and the nutrition of aquatic herbivores. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25:1-29.
- Wetzel, R. 1983. *Limnología*. Omega. Barcelona. pp 767 .

Recibido: Febrero 16, 1999

Aceptado: Enero 22, 2000