

## Caracterización limnológica, fitoplanctónica y batimétrica de un lago coloreado (Laguna Negra, Parque Nacional Tierra del Fuego, Argentina)

PATRICIA RODRÍGUEZ<sup>1,2,✉</sup>; GABRIELA GONZÁLEZ GARRAZA<sup>1,2</sup>; RAMIRO LÓPEZ<sup>1</sup>; ANDREA CORONATO<sup>1,2</sup>; GABRIELA MATALONI<sup>3</sup>; MARÍA GRANITTO<sup>1</sup>; ANDREA MALITS<sup>1</sup> & FLORENCIA VEIRA<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Centro Austral de Investigaciones Científicas (CADIC), Tierra del Fuego, Argentina. <sup>2</sup> Universidad Nacional de Tierra del Fuego, Instituto de Ciencias Polares, Ambiente y Recursos Naturales (ICPA), Tierra del Fuego, Argentina. <sup>3</sup> Instituto de Investigación e Ingeniería Ambiental (IIIA, CONICET), Universidad Nacional de Gral. San Martín, Gral. San Martín, Buenos Aires, Argentina.

**RESUMEN.** El 4% de la provincia de Tierra del Fuego se encuentra cubierto por agua. En la zona cordillerana son frecuentes los cuerpos de agua coloreados, como la Laguna Negra, en el Parque Nacional Tierra del Fuego. Se realizó una caracterización limnológica y batimétrica, se monitorearon mensualmente las principales variables fisicoquímicas y se tomaron muestras para cuantificar y estudiar la comunidad fitoplanctónica entre septiembre de 2016 y marzo de 2018, durante el período libre de hielo (n=15). La Laguna Negra resultó más profunda de lo que *a priori* se esperaba por estar emplazada en un turbal, con una profundidad máxima de 15.5 m. Esta profundidad máxima plantea un posible origen tectónico con posterior modelado glaciar, lo que permite clasificarla como un lago. El pH del agua fue  $7.5 \pm 0.55$ , con muy poca variación durante el período de estudio (coeficiente de variación, CV=8.3%). Las concentraciones de nitrógeno y fósforo disueltos y total resultaron, en general, bajas, con muy poca fluctuación a lo largo del año. Esta misma tendencia a la poca variabilidad temporal se detectó en la concentración de carbono orgánico disuelto (COD= $7.7 \pm 0.78$  mg/L, CV=10%). La riqueza de fitoplancton fluctuó entre 6 y 13 taxones a lo largo del estudio. El biovolumen algal correlacionó de manera inversa con el coeficiente de atenuación vertical de la luz, Kd. En general, la biomasa de fitoplancton fue baja tanto en concentración de clorofila-*a* como en abundancia y biovolumen, con dominancia de *Dinobryon divergens*, *Mallomonas* sp. y *Parvodinium* cf. *inconspicuum*. La Laguna Negra —cuerpo de agua coloreado— podría considerarse húmica o distrófica según la clasificación que se utilice, ya que su color se encuentra al límite de los valores empleados en las categorizaciones actuales.

[Palabras clave: lago, fitoplancton, turbal, Parque Nacional Tierra del Fuego]

**ABSTRACT.** Limnological, phytoplankton and bathymetry characteristics of a coloured lake (Laguna Negra, National Park Tierra del Fuego, Argentina). The 4% of the Argentinian sector from Tierra del Fuego is covered with water. Colored lakes are among the most conspicuous water bodies in the Andean area, and Laguna Negra, in the National Park Tierra del Fuego, is one of them. The main physical and chemical variables were monitored and phytoplankton samples were obtained with a monthly frequency during the ice-free period, between September 2016 and March 2018 (n=15). Laguna Negra was deeper than expected, with a maximum depth of 15.5 m. In addition, this lake has high pH values ( $7.5 \pm 0.55$ ), which were quite stable during the study (variation coefficient, VC=8.3%). These characteristics preclude us from considering this lake as a shallow peatland lake. Dissolved and total nutrients were low and did not show a temporal pattern of fluctuation during the study period. The same trend of no clear fluctuation was also shared by dissolved organic carbon concentration (DOC= $7.7 \pm 0.78$  mg/L). Taxa richness ranged between 6 and 13 throughout the study. The biovolume was inversely correlated with the vertical attenuation coefficient of light (Kd). Phytoplankton biomass (chlorophyll-*a* concentration, abundance, and biovolume) was generally low, with *Dinobryon divergens*, *Mallomonas* sp. and *Parvodinium* cf. *inconspicuum* being the dominant taxa. Depending on the classification used, Laguna Negra might be regarded as a humic or dystrophic lake because its color is at the edge of values used in the current literature to consider a lake as humic.

[Palabras clave: lake, phytoplankton, peatland, Tierra del Fuego National Park]

## INTRODUCCIÓN

El 4% del sector argentino de Tierra del Fuego se encuentra cubierto por ambientes acuáticos de distinto origen, tamaño y propiedades limnológicas; la mayor parte del volumen de agua se concentra en tres grandes lagos: Fagnano, Yehuin y Chepelmut (Figura 1). Gran parte de las cubetas en las que se alojan los ambientes acuáticos de Tierra del Fuego fueron moldeadas en mayor o menor medida por la actividad glaciar (Iturraspe and Urciulo 2010), mientras que otras, por procesos tectónicos (Onorato et al. 2017) o por deflación (Villarreal and Coronato 2017). En la zona cordillerana de Tierra del Fuego, los ambientes lénticos incluyen lagunas de altura (San Martín et al. 2021), grandes lagos transparentes, profundos y oligotróficos de fondo de valles (Conzonno and Ulibarrena 2010). También se encuentran estanques producto de la actividad del castor (*Castor canadensis*), comúnmente llamadas castoreras (Lizarralde 1993; Lizarralde et al. 1996), lagunas someras de ~1.5 m de profundidad como máximo, y pequeños ojos de agua (pozones o *pools*) emplazados en turberas, de aguas coloreadas (amarillo-marrón), pH ácido y elevada concentración de carbono orgánico disuelto (COD) (González Garraza et al. 2012). Estas características permiten clasificar a estos últimos ambientes, muy comunes en la zona, como 'distróficos' si son coloreados (con coeficientes de absorción a 320 nm mayores a 25 1/m) y poseen concentraciones de fósforo total menores a 10 µg/L, de acuerdo con una clasificación propuesta por Williamson et al. (1999). Existe en la zona cordillerana otro tipo de cuerpo de agua natural, de aguas visiblemente coloreadas o marrones, rodeados por bosque o turberas, pero con pH tendiente a la neutralidad o alcalinidad; este tipo de lago es más profundo que las lagunas o charcas de turbera (observación personal). La Laguna Negra, ubicada en el Parque Nacional Tierra del Fuego (54°50'29" S - 68°35'24" O) pertenece a este grupo.

Los lagos húmicos o marrones son comunes en zonas templadas y frías del paisaje boreal y austral. En general, el material húmico de origen terrestre que ingresa en los cuerpos de agua (fuentes alóctonas) es considerado la principal causa del color de esos ecosistemas (Solomon et al. 2015). También contribuye al color la materia orgánica producida dentro del mismo cuerpo de agua (fuentes autóctonas), ya sea por la descomposición incompleta de

los tejidos vegetales o por materiales exudados por los organismos (Kirk 2011; Kortelainen 1999).

En su revisión de las propiedades de los lagos húmicos, Jones (1992) menciona que el término distrófico fue originalmente introducido por Naumann (1921) para describir aquellos cuerpos de agua visiblemente teñidos de marrón por la materia orgánica disuelta que ingresa por el lavado desde las cuencas turbosas. Naumann los considera un caso particular de oligotrofia, dado que la productividad de estos ecosistemas es baja principalmente porque una fracción de la radiación incidente es absorbida por la materia orgánica y no queda disponible para los productores primarios (Jones 1992). Más tarde, Thienemann (1925, en Jones 1992) reconoce que la distrofia es una clasificación aparte ya que los lagos húmicos pueden ser desde oligotróficos a eutróficos en cuanto a la concentración de nutrientes, y propone diferenciar los 'lagos claros' de los 'lagos marrones'. Por su parte, Wetzel (2001) considera la distrofia como un caso de oligotrofia con altos aportes de materiales alóctonos. En general, hoy en día se consideran los términos distrófico, húmico y marrón como sinónimos (Drzymulska et al. 2013).

Poco se ha estudiado acerca de la dinámica temporal de los lagos marrones en Patagonia Austral. Se trata de cuerpos de agua que, por lo general, presentan capa de hielo durante el invierno, por lo que podrían considerarse lagos polimícticos fríos (Wetzel 2001). En general, se han realizado relevamientos de cuerpos de agua, pero sin incluir este tipo de lagos (Conzonno and Uribarrena 2010; Mariazzi et al. 1987), y quienes incluyeron Laguna Negra en sus trabajos se enfocaron en la comunidad fitoplanctónica estival (Mataloni 1999; Saad et al. 2013; Tell et al. 2011). El objetivo de este trabajo es describir las principales características limnológicas y su variación temporal. Durante el período libre de hielo comprendido entre septiembre de 2016 y marzo de 2018 se relevaron las principales variables ambientales, se cuantificó el fitoplancton y se realizó el estudio batimétrico de un cuerpo de agua ubicado en el Parque Nacional Tierra del Fuego, conocido como Laguna Negra en alusión a sus aguas coloreadas. La Laguna Negra se encuentra rodeada de turbera y bosque de lenga (*Nothofagus pumilio*) y es visitada por miles de turistas todos los años.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

La Laguna Negra está emplazada en el lado oeste del turbal homónimo, en el Parque Nacional Tierra del Fuego (PNTF), al pie del Cerro Esfinge, a 21 m s. n. m. ( $54^{\circ}50'29''$  S -  $68^{\circ}35'24''$  O) (Figura 1). Su superficie y perímetro son  $0.14 \text{ km}^2$  y  $2.51 \text{ km}$ , respectivamente. El cuerpo de agua se asienta en el ámbito de la Cordillera Fueguina, cuyo rumbo general es este-oeste, en el área conocida como el paleofiordo lago Roca-bahía Lapataia (Gordillo et al. 1993). En base a la posición altitudinal de las playas marinas originadas por la Transgresión Holocena en este sector, se ha interpretado que esta región presenta mayor actividad tectónica posglacial respecto a otros sectores (Bujalesky et al. 2004).

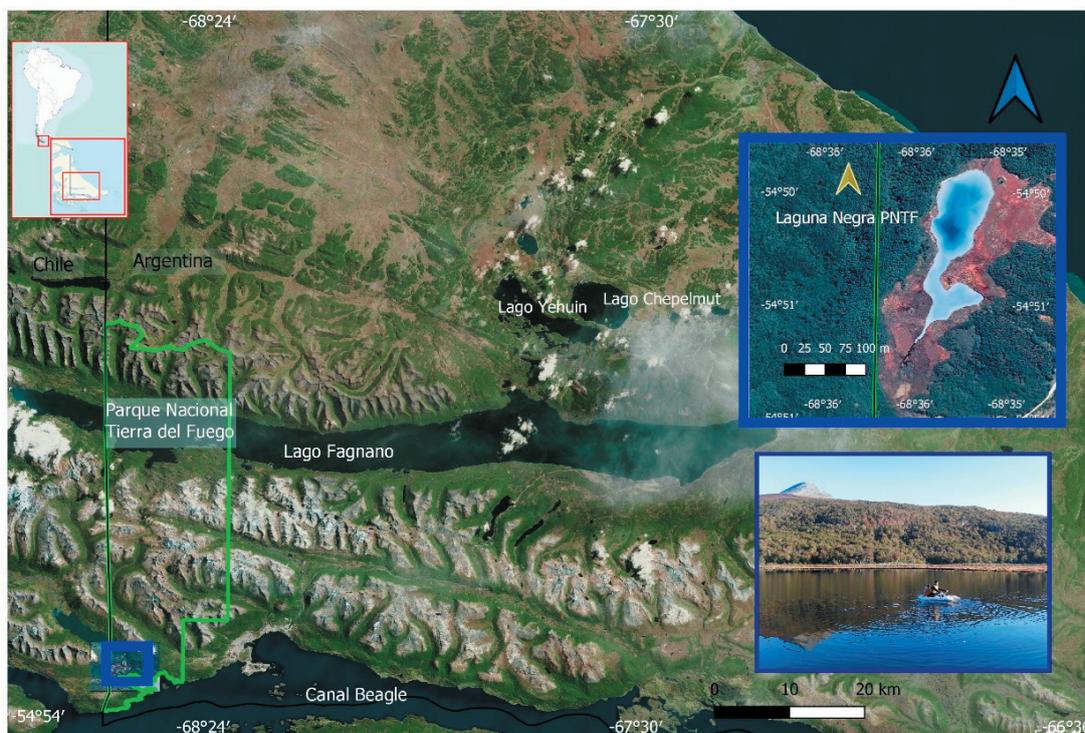
La Laguna Negra se alimenta sobre todo de precipitación y fusión nival, aunque en su margen oeste, la escorrentía superficial —encauzada y en manto— aporta materiales inorgánicos y orgánicos desde el pie de ladera. Tiene un emisario de forma rectilínea en sus primeros metros y con dirección coincidente con el eje mayor de la laguna que actúa como afluente del río Ovando en cercanías a su

desembocadura en el canal Beagle. El cuerpo de agua se congela superficialmente durante los meses de invierno (junio-septiembre).

El clima de la zona fue descrito como frío húmedo oceánico por Coronato et al. (2017), con temperatura media anual menor a  $10 \text{ }^{\circ}\text{C}$ . En el área de estudio se registró un valor de temperatura media anual para el período de estudio de  $6.7 \text{ }^{\circ}\text{C}$ , con una mínima absoluta de  $-5.1 \text{ }^{\circ}\text{C}$ , una media de  $2.5 \text{ }^{\circ}\text{C}$  en invierno, una máxima absoluta de  $21.6 \text{ }^{\circ}\text{C}$  y una media de  $9.7 \text{ }^{\circ}\text{C}$  en verano, mientras que la precipitación acumulada para el mismo período fue  $771 \text{ mm}$  (según datos meteorológicos tomados en la estación meteorológica Davis Instruments modelo Vantage Pro 2 Plus en el PNTF).

### Batimetría

La batimetría de la laguna se efectuó durante una campaña realizada en febrero de 2016, a bordo de un bote de remos y utilizando una ecosonda Navman Fish Finder 5000 de doble frecuencia (50 y 200 kHz), que ejecuta una emisión de señales mediante un pulso ultrasónico en forma de cono que viaja hacia el fondo a una velocidad aproximada de  $1463 \text{ m/s}$ . La topografía subacuática de Laguna Negra se obtuvo a través del relevamiento batimétrico



**Figura 1.** Ubicación de la Laguna Negra en el Parque Nacional Tierra del Fuego. Fotografía: Patricia Rodríguez.  
**Figure 1.** Location of Laguna Negra in the National Park Tierra del Fuego. Picture: Patricia Rodríguez.

y posterior elaboración de un modelo digital de la superficie que contiene el cuerpo de agua y relevamiento de su perímetro. El modelado se elaboró mediante el uso de herramientas del *software open source* Q-gis, tomando los atributos de profundidad obtenidos por la ecosonda por transmisión del dato mediante protocolo de comunicación NMEA a un GPS Garmin modelo 76 Csx. En cuanto al perímetro y nivel superficial se realizó un levantamiento con GPS diferencial, marca Trimble, antena R8s. Tomando las coordenadas X, Y, y el atributo de profundidad Z de ambos levantamientos, se realizó una interpolación RIT (red irregular triangulada). Se optó por el método de interpolación lineal, tamaño de píxel 2.2 m, tanto para X como para Y.

#### *Caracterización limnológica*

Los muestreos se realizaron mensualmente entre septiembre de 2016 y marzo de 2018 durante el período libre de hielo (septiembre-junio). Las mediciones, subsuperficiales, se realizaron en el centro de la laguna, trabajando desde un bote. Las mediciones de pH, temperatura y conductividad se realizaron con un sensor portátil marca HANNA HI 98129, y el oxígeno disuelto se registró con un oxímetro Lutron DO 5510. Se midió la intensidad de la irradiancia visible cada 5 cm de profundidad en los primeros 50-80 cm con un radiómetro marca Li-Cor equipado con un sensor esférico Li-193SA (Li-Cor, Lincoln). Se estimó el coeficiente de atenuación vertical de la luz ( $K_d$ ) como la pendiente de la relación entre el logaritmo de la irradiancia y la profundidad (Kirk 2011).

Para determinar la concentración de clorofila-*a* fitoplanctónica, carbono orgánico disuelto (COD), nutrientes y realizar mediciones de absorbancia se colectó una muestra de agua integrando el primer metro de profundidad con una botella tipo Van Dorn. La muestra se colocó en un bidón de PVC previamente enjuagado con HCl 2%, agua ultrapura y muestra en el campo. Las muestras se transportaron en frío y oscuridad y se filtraron en el día través de filtros de fibra de vidrio de 0.7  $\mu\text{m}$  Whatman GF/F de 47 mm de diámetro previamente calcinados a 500 °C durante 3 horas. Al agua filtrada se le realizaron mediciones de absorbancia a 250, 320 y 365 nm con un espectrofotómetro Cintra-e. Con las absorbancias se calculó el coeficiente de absorción a 320 nm ( $a_{320}$ ) como estimador de color del agua y el cociente entre

las absorbancias a 250 y 365 nm (E2/E3) que está inversamente relacionado con el tamaño y la aromaticidad de la materia orgánica (Peuravuori and Pihlaja 1997; Williamson et al. 1999). Durante los muestreos incluidos en el período libre de hielo diciembre 2016 a junio 2017, un volumen de la muestra filtrada se acidificó ( $\text{pH} < 2$ ) y se preservó en frío y oscuridad hasta su análisis en el analizador Shimadzu TOC-N (Columbia, USA) de la Universidad Nacional de General San Martín. Para el acondicionamiento y la preservación de la muestra se siguieron las indicaciones de APHA (2017).

Las concentraciones de nutrientes disueltos se midieron en agua filtrada con un espectrofotómetro HACH y los reactivos correspondientes, empleando los siguientes métodos analíticos: para amonio azul de indofenol, para nitritos diazotización, para nitratos + nitritos reducción con cadmio y para fosfato ácido ascórbico (APHA 2017). Las concentraciones de nitrógeno total (NT) y fósforo total (PT) se midieron en agua sin filtrar luego de una digestión ácida (Valderrama 1981) y se determinaron como nitratos y fosfatos. Para estimar la concentración de sólidos en suspensión, se filtró un volumen conocido de muestra a través de filtros de fibra de vidrio Whatman GF/C de 47 mm de diámetro y 1.2  $\mu\text{m}$  de tamaño de poro, de peso conocido previamente secados en estufa. El filtro con el material retenido se volvió a secar en estufa hasta peso constante y se obtuvo la concentración por diferencia de pesos entre los filtros con y sin material (APHA 2017).

#### *Fitoplancton*

Para determinar la concentración de clorofila-*a*, se extrajo el pigmento presente en el filtro Whatman GF/F de 0.7  $\mu\text{m}$  de tamaño de poro nominal 47 mm de diámetro y previamente almacenado en el *freezer* a -20 °C, con 8 mL de etanol caliente, y se determinó la absorbancia a 665 y 750 nm en un espectrofotómetro Cintra-e, con y sin acidificar con HCl 0.1N (Jespersen and Christoffersen 1987). Se tomaron muestras para el análisis cuantitativo del nano y microfitoplancton que se fijaron en el campo con Lugol 1%. Los recuentos se realizaron en un microscopio invertido Leica DMi1 a 400x de magnificación de acuerdo al método de Utermhöl (1958). Se aceptó un error menor al 20% de la especie dominante y se trabajó al nivel de resolución taxonómico más bajo posible (género o morfoespecie en la mayoría

de los casos). Se calcularon los biovolúmenes de acuerdo a Hillebrand et al. (1999) y Sun y Liu (2003). Para ello, se midieron al menos 10 individuos de cada taxa.

*Análisis de datos*

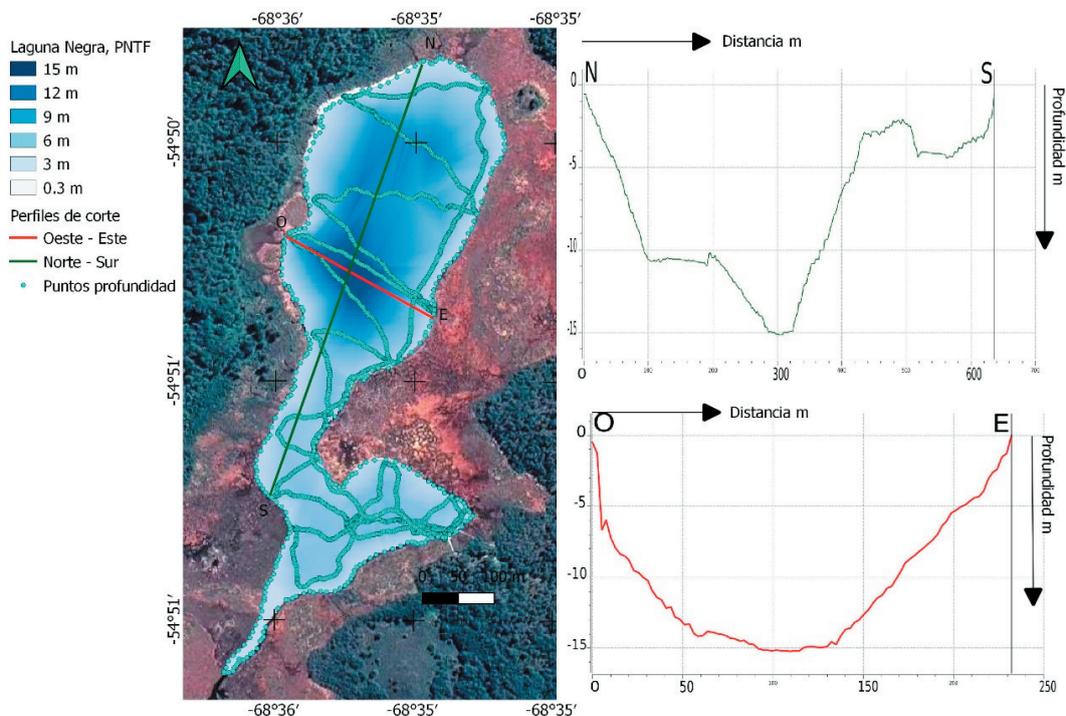
Se calculó el desarrollo de línea de costa (DCL), un parámetro morfométrico que da una idea de la regularidad del contorno del cuerpo de agua; es decir, su mayor o menor semejanza a la forma circular. Se calcula a partir de los datos de perímetro y superficie; cuando el valor resultante es cercano a 1, permite asignar una forma circular al cuerpo de agua (Wetzel 2001). Se calculó el porcentaje de saturación de oxígeno de acuerdo a las fórmulas que figuran en Wetzel y Likens (2000), corrigiendo por la presión barométrica. Se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) basado en la abundancia de fitoplancton en el programa R-studio. Los datos de biovolumen de la comunidad fitoplanctónica y las variables ambientales se exploraron mediante un análisis de correspondencia canónica (ACC) en el programa CANOCO 4.5. Las variables

incluidas fueron temperatura, conductividad, pH, Kd, a320, NT y PT. La significancia de los ejes canónicos se evaluó a través de la prueba de Monte Carlo (Lepš and Šmilauer 2003). Finalmente, se realizaron correlaciones no paramétricas de Spearman entre las variables estudiadas.

**RESULTADOS**

*Batimetría y morfometría*

La disposición de las isobatas denota una cuenca con una profundidad máxima ( $Z_{max}$ ) de 15.5 m (Figura 2). El cuerpo de agua posee forma irregular, con un desarrollo de línea de costa de 1.89. A efectos de su descripción, el lago podría subdividirse en dos unidades o cubetas paralelas entre sí y unidas mediante un canal transversal. La cubeta norte tiene una longitud máxima de 640 m y un rumbo N206°, mientras que la longitud máxima de la cubeta sur es 370 m y su rumbo es N370°; las una un canal de 60 m de longitud, 80 m de ancho y rumbo N147°. La cubeta norte adopta una forma elíptica mientras que la sur, asemeja una forma triangular (Figura 2).



**Figura 2.** Mapa batimétrico de la Laguna Negra. Se muestra el recorrido de la embarcación durante la toma de datos para realizar el mapa batimétrico.

**Figure 2.** Bathymetric map of the Laguna Negra. The boat route is shown.

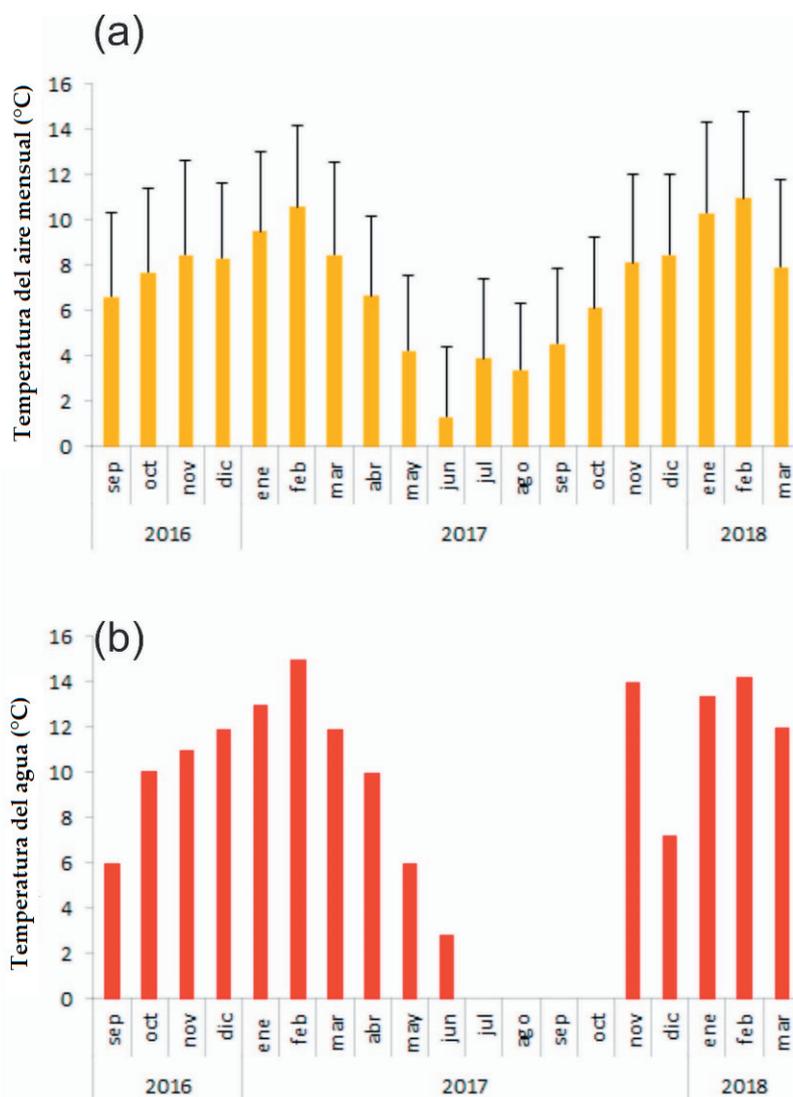
### Variabes ambientales

La temperatura del agua se correlacionó con la temperatura del aire ( $r_s=0.79$ ,  $P=0.0004$ ) (Figuras 3a y b), con una máxima de 15 °C en febrero 2017 y una mínima de 2.8 °C en junio del mismo año (Tabla 1, Figura 3b). El pH fue poco variable durante los períodos de estudio, con un coeficiente de variación (CV) de 8.3%. En la Tabla 1 se puede apreciar que casi todos los registros resultaron entre neutro y ligeramente alcalino. La conductividad del agua varió entre 56 y 139  $\mu\text{S}/\text{cm}$ , con un CV de 26% (Tabla 1). La concentración de oxígeno disuelto fue, en general, alta y poco variable (CV=8.7%), y los sólidos en suspensión fueron no detectables en la mayor parte del estudio (Tabla 1). En cuanto a las propiedades ópticas del agua, el  $K_d$  correspondiente a la radiación visible y el coeficiente de absorción a 320 nm

tendieron a mostrar valores en promedio más altos después del descongelamiento de la capa de hielo (Tabla 1, Figuras 4a,b). El cociente E2/E3 fue bastante estable durante el estudio (CV=22.5%), con dos picos en abril y junio 2017 (Tabla 1, Figura 4c). La concentración de COD también fue poco variable (CV=10%), con un valor medio de 7.71 mg/L y se correlacionó inversamente con la temperatura del agua ( $r_s=-0.81$ ,  $P=0.03$ ) (Tabla 1, Figura 4d). Los nutrientes disueltos y totales no mostraron una tendencia temporal clara, con valores máximos de 0.03 mg/L para fósforo total (noviembre 2017 y febrero 2018) y 0.35 mg/L para nitrógeno total (junio 2017) (Tabla 1).

### Fitoplancton

La concentración de clorofila-*a* fue no detectable la mayor parte del estudio, con



**Figura 3.** a) Temperatura del agua en la Laguna Negra durante los muestreos. b) Temperatura media mensual del aire en el Parque Nacional Tierra del Fuego durante el período de estudio. Entre los meses de julio y octubre no se tomaron datos de temperatura del agua por congelamiento estacional.

**Figure 3.** a) Water temperature in Laguna Negra during samplings. b) Monthly mean temperature during the study period in the National Park Tierra del Fuego. No samples were taken during winter.

**Tabla 1.** Valores máximos y mínimos de cada una de las variables físicas y químicas del agua en Laguna Negra (Parque Nacional Tierra del Fuego) durante el período de estudio. A los fines de esta tabla, se subdividió el período de estudio en períodos libres de hielo. OD: concentración de oxígeno disuelto; % sat OD: porcentaje de saturación de oxígeno; SS: sólidos en suspensión; Kd: coeficiente de atenuación vertical de la luz; a320: coeficiente de absorción a 320 nm; E2/E3: cociente de las absorbancias a 250 y 365 nm; COD: concentración de carbono orgánico disuelto; NID: nitrógeno inorgánico disuelto; NT: nitrógeno total; PT: fósforo total; nd: no detectable.

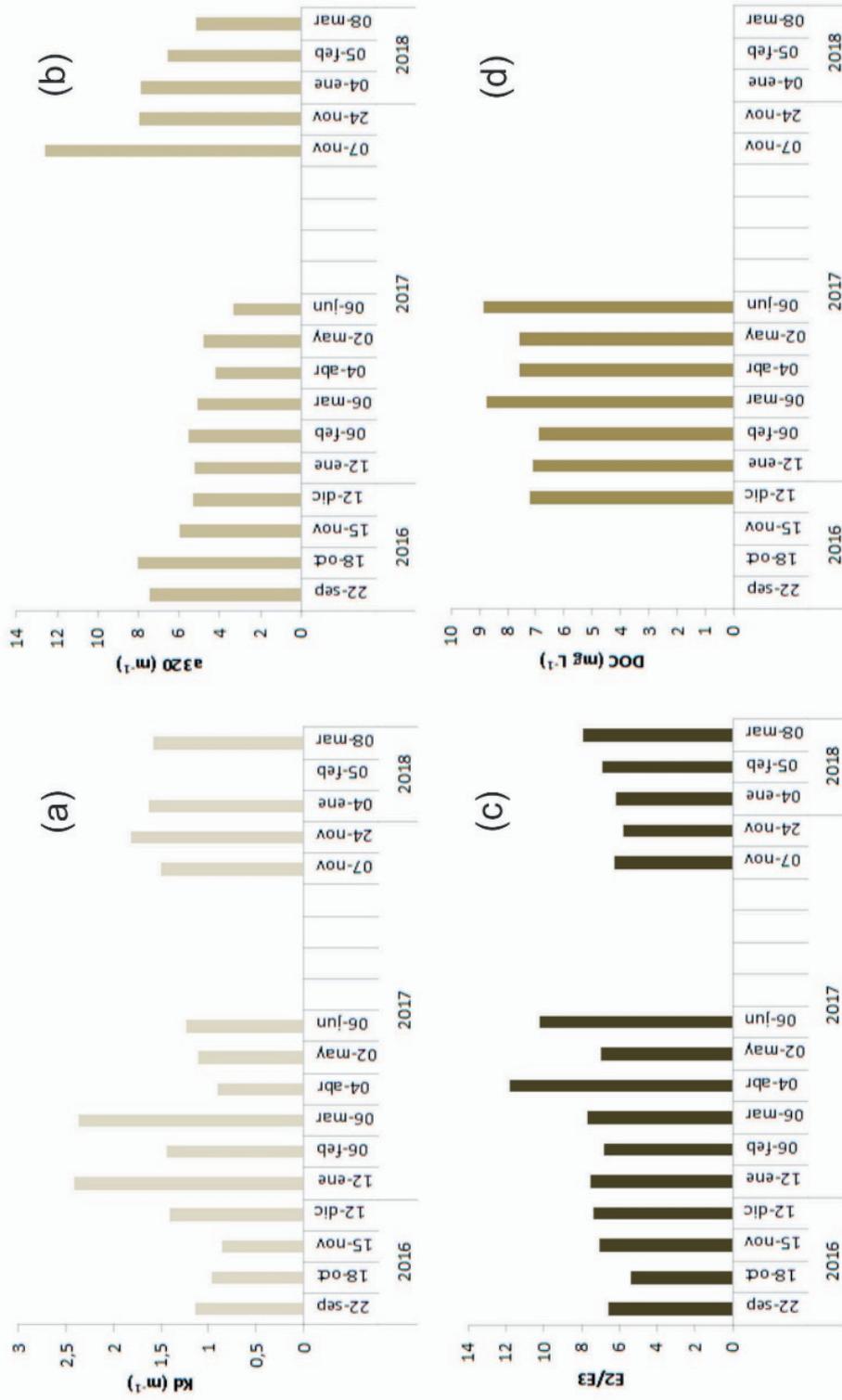
**Table 1.** Minimum and maximum values for physical and chemical values registered at Laguna Negra (National Park Tierra del Fuego) during the studied ice-free seasons. OD: dissolved oxygen; % sat OD: dissolved oxygen percentage of saturation; SS: suspended solids; Kd: vertical attenuation coefficient; a320: absorption coefficient at 320; E2/E3: quotient between absorbance at 250 and 365 nm; COD: dissolved organic carbon concentration; NID: dissolved inorganic nitrogen; NT: total nitrogen; PT: total phosphorus; nd: non detectable.

	Septiembre 2016 - Junio 2017	Noviembre 2017 - Marzo 2018
Temperatura (°C)	2.8-15	7.2-14.2
pH	6.9-8.9	7.25-8.20
Conductividad (µS/cm)	65-139	66-95
OD (mg/L)	10.1-12.6	9.3-10.8
% sat OD	90-118	84-107
SS (mg/L)	nd-1	nd-1.04
Kd (m <sup>-1</sup> )	0.9-2.4	1.50-1.82
a320 (1/m)	3.31-8.04	5.17-12.6
E2/E3	5.39-10.2	5.80-7.92
COD (mg/L)	6.87-8.84	-
NID (mg/L)	0.01-0.06	0.02-0.09
P-PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup> (mg/L)	nd-0.02	nd-0.01
NT (mg/L)	0.14-0.35	0.09-0.15
PT (mg/L)	0.01-0.04	0.02-0.03
Clorofila- <i>a</i> fitoplancton (µg/L)	nd-1.20	nd-1.13

**Tabla 2.** Lista de taxa registrados durante en el período de estudio en Laguna Negra (Parque Nacional Tierra del Fuego) y abreviaturas empleada para al análisis de correspondencia canónica (ACC).

**Table 2.** Taxa list from Laguna Negra (National Park Tierra del Fuego) and abbreviations used in the canonical correspondence analysis.

Taxa	Abreviatura para el ACC
Cyanobacteria	
Cyanobacteria	Cyan
Bacillariophyceae	
<i>Tabellaria flocculosa</i> (Roth) Kützing 1844	Tabfl
Chrysophyceae	
<i>Dinobryon divergens</i> O.E. Imhof 1887	Dindi
<i>Mallomonas</i> sp.	Malsp
<i>Ochromonas</i> sp. 1	Ochrsp1
<i>Ochromonas</i> sp. 2	Ochrsp2
<i>Synura</i> sp.	Synsp
Chrysophyceae	Chrys
Chlorophyceae	
<i>Gregiochloris lacustris</i> (Chodat) Marvan, Komárek and Comas 1984	Grelac
Cryptophyceae	
<i>Cryptomonas</i> sp.	Crypsp
<i>Plagioselmis</i> sp.	Plagisp
Cryptophyceae	Crypto
Dinophyceae	
<i>Gymnodinium</i> sp.	Gymnsp
<i>Parvodinium</i> cf. <i>centenniale</i> (Playfair) Carty 2008	Parvce
<i>Parvodinium</i> cf. <i>inconspicuum</i> (Lemmermann) Carty 2008	Parvin
Zygnematophyceae	
<i>Cosmarium</i> sp.	Cosmsp
<i>Staurastrum</i> cf. <i>tetracerum</i> Ralfs ex Ralfs 1848	Staurte
<i>Staurastrum</i> cf. <i>lapponicum</i> (Schmidle) Grönblad 1926	Staurla
<i>Staurodesmus</i> cf. <i>patens</i> (Nordstedt) Croasdale 1957	Staupa
<i>Staurodesmus triangularis</i> (Lagerheim) Teiling 1948	Stautri
<i>Teilingia granulata</i> (J. Roy and Bisset) Bourrelly 1964	Teilgra



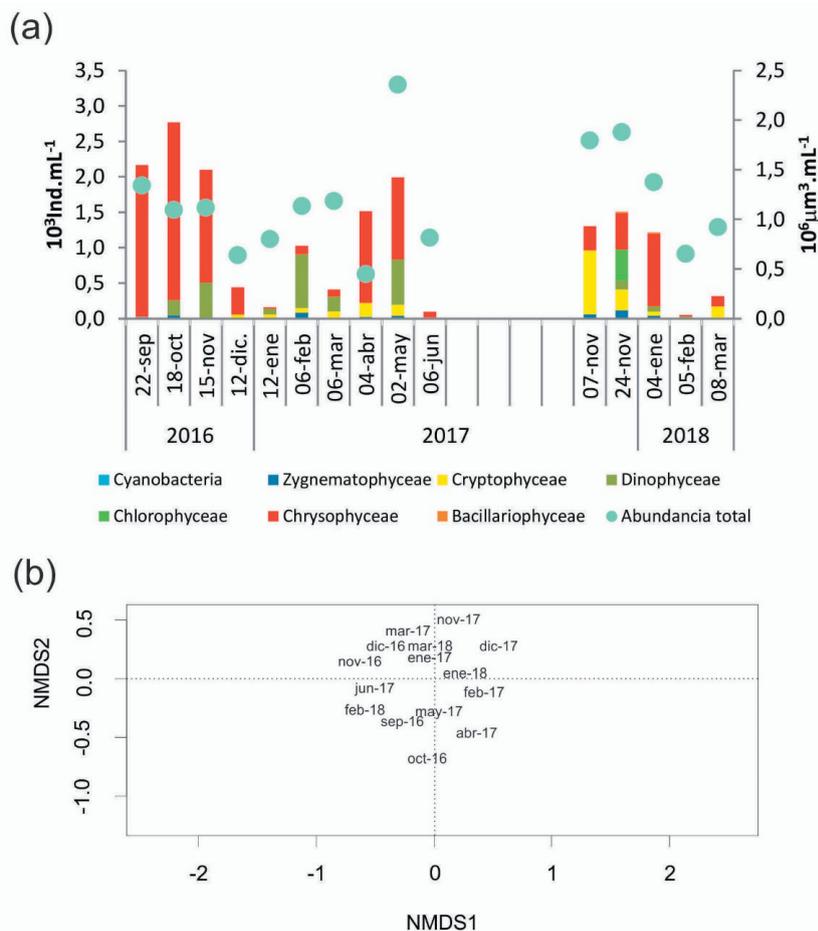
**Figure 4.** a) Vertical attenuation coefficient of light, K<sub>d</sub>. b) Coefficient of absorption of water at 320 nm, a<sub>320</sub>. c) Cociente de las absorbancias a 250 y 2365 nm, E<sub>2</sub>/E<sub>3</sub>. d) Concentración de carbono orgánico disuelto (COD) en la Laguna Negra durante el período de estudio. Entre los meses de julio y octubre no se tomaron datos por congelamiento estacional. Para COD no se tomaron muestras durante la segunda parte del estudio. No se pudo tomar dato para K<sub>d</sub> en febrero 2017 por las condiciones de viento.

**Figure 4.** a) Vertical attenuation coefficient, K<sub>d</sub>. b) Absorption coefficient at 320 nm, a<sub>320</sub>. c) Absorbance quotient between 250 and 365 nm, E<sub>2</sub>/E<sub>3</sub>. d) Dissolved organic carbon concentration in Laguna Negra during the study period. No samples were taken during winter. COD was analyzed only during the first part of the study. It was not possible to estimate K<sub>d</sub> in February 2017.

un valor máximo de 1.20 µg/L en noviembre 2016 (Tabla 1). El análisis cuantitativo del fitoplancton reveló 21 taxa (Tabla 2). La riqueza de taxa osciló entre 6 (diciembre 2017, noviembre 2017, febrero y marzo 2018) y 13 (enero 2018). Los taxa dominantes en abundancia fueron las Chrysophyceae *Dinobryon divergens* y *Ochromonas* spp. (Tabla 2). La abundancia de fitoplancton varió entre 629 individuos/mL en abril 2017 y 3302 individuos/mL en mayo 2017 (círculos en Figura 5a), y no mostró un patrón temporal definido; esto se aprecia en el ordenamiento de las fechas del NMDS en base a la abundancia del fitoplancton, ya que se entremezclan fechas verano con las de primavera y otoño de los distintos años (Figura 5b). El biovolumen algal osciló entre  $6.9 \times 10^5 \mu\text{m}^3/\text{mL}$  en junio 2017 y  $1.98 \times 10^6 \mu\text{m}^3/\text{mL}$  en octubre 2016, y se correlacionó de manera inversa con el Kd ( $r_s = -0.65$ ,  $P = 0.018$ ) (barras en Figura 5a). Los taxa con mayor biovolumen fueron, en general, los mixótrofos *Dinobryon divergens*, *Mallomonas* sp., *Cryptomonas* sp. y *Parvodinium* cf. *inconspicuum* (Tabla 2).

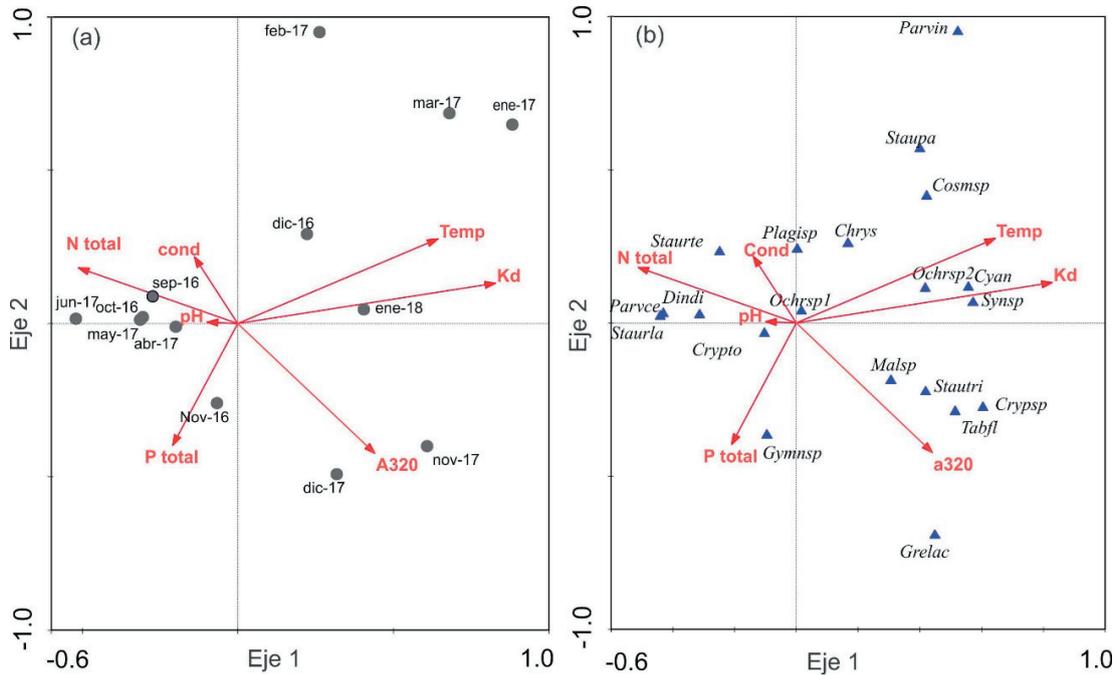
Los dos primeros ejes del análisis de correspondencia canónica (ACC) basado en los biovolúmenes, y las variables ambientales explicaron el 62.2% de la varianza (eje 1=36%, eje 2=26.2%) (Figura 6). La prueba de Montecarlo fue significativa para el primer eje canónico y para todos los ejes ( $P = 0.034$  y  $P = 0.002$ , respectivamente). El primer eje estuvo correlacionado principalmente con la temperatura y el Kd (coeficientes de correlación especies-ambiente para el eje 1: 0.79 y 0.61, para Kd y temperatura, respectivamente), separando los muestreos de los meses estivales (diciembre, enero, febrero y marzo) del resto (septiembre, octubre, noviembre, abril y mayo) (Figura 6a). Con respecto al fitoplancton, la mayoría de los muestreos de verano estuvieron correlacionados con un mayor biovolumen de *Parvodinium* cf. *inconspicuum*.

Por otro lado, los muestreos de diciembre y noviembre 2017 estuvieron asociados con un alto contenido de materia orgánica dado que se ubican en la zona de mayor a 320 nm y se



**Figura 5.** a) Abundancia total (círculos, eje izquierdo) y biovolumen de fitoplancton por grupo algal (barras, eje derecho) en Laguna Negra durante el período de estudio. b) Análisis de escalamiento dimensional no métrico (NMDS por sus siglas en inglés) basado en las abundancias de fitoplancton. Entre los meses de julio y octubre no se tomaron muestras.

**Figure 5.** a) Total phytoplankton abundance (circles, left axis) and biovolume per algal group (bars, right axis) during the study period. b) NMDS (non-metric dimensional scaling) analysis based on phytoplankton abundance. No samples were taken during winter.



**Figura 6.** Análisis de correspondencia canónica (ACC) basado en datos de biovolumen de fitoplancton en la Laguna Negra. Se muestra el biplot de variables ambientales y a) meses de muestreo, y b) taxones. Los códigos de los taxa se especifican en la Tabla 2.

**Figure 6.** Canonical correspondence analysis (CCA) with phytoplankton from the Laguna Negra as input data. The biplots shown are of environmental variables and a) sampling months, and b) taxa. Taxa codes as in Table 2.

correlacionaron con un mayor biovolumen de *Cryptomonas* sp., *Mallomonas* sp. y *Staurodesmus triangularis* (Figura 6b).

## DISCUSIÓN

Los cuerpos de agua húmicos o de color marrón son un elemento conspicuo en el paisaje de fondos de valle de la zona cordillerana de Tierra del Fuego, ubicados a baja elevación. Se pueden encontrar formando parte de turberas, con profundidades de entre pocos centímetros hasta 1.5 m, y también constituyendo lagos más profundos. La profundidad del cuerpo de agua estudiado, Laguna Negra, conocida a efectos del presente trabajo, excede ampliamente en varios metros la profundidad de los cuerpos de agua someros que ocupan la superficie de turberas en Tierra del Fuego, que suelen alcanzar una profundidad menor a 1.5 m (González Garraza et al. 2012). La configuración batimétrica obtenida (Figura 2) desestima la supuesta condición del cuerpo de agua como charca de turbera y plantea interrogantes sobre su origen. Dadas las características geomorfológicas del emplazamiento, se interpreta a la depresión que contiene al lago como resultado de erosión

glacial y controlada estructuralmente por actividad tectónica reciente.

Las cubetas que conforman este cuerpo de agua se desarrollan de forma perpendicular a los afloramientos de rocas aborregadas, de rumbo NW-SE, que dan forma a una sucesión de colinas rocosas originadas por erosión subglacial y separadas entre sí por depresiones, por lo general alargadas, aunque paralelas al sistema rocoso. Las cubetas que alojan al cuerpo de agua podrían haberse originado como hoyadas de sobreexcavación en un ambiente rocoso subglacial, en cuyas costas se formaron turberas como respuesta a condiciones de anegamiento o drenaje deficiente (Gordillo et al. 1993). El sector deprimido en el cual se desarrolla Laguna Negra, en el pie de ladera del Cerro Cóndor, estaría afectado por control tectónico, evidenciado por la forma alargada del cuerpo de agua y del río emisario y paralelo al lineamiento de rumbo NW-SE en el que se alojan los cauces de los ríos Ovando y Lapataia, y otras depresiones cercanas.

En la literatura limnológica, los términos húmico, distrófico y lagos de aguas marrones

son usualmente considerados como sinónimos. Si bien los lagos húmicos, en general, poseen sus aguas coloreadas de color negro o marrón y esta característica suele estar asociada a bajas concentraciones de nutrientes (nitrógeno y fósforo), las denominaciones mencionadas hacen referencia a distintas propiedades de los ecosistemas acuáticos. El término distrófico —‘sin un estado trófico definido’— hace hincapié en la característica de los cuerpos de agua húmicos o coloreados de no variar en un eje de concentración de nutrientes que va de la oligotrofia a la hipereutrofia del tradicional esquema de Carlson (1977). La distrofia hace referencia a la variación de la concentración de COD, tal como plantean Williamson et al. (1999) y Górnaiak (2017) en sus respectivos esquemas de clasificación. También Wetzel (2001) ubica los sistemas distróficos en un eje de contenido de materia orgánica alóctona creciente. Williamson et al. (1999) proponen un esquema que va de la oligotrofia a distrofia en un eje de  $a_{320}$  variable y concentraciones de PT menores a 10  $\mu\text{g/L}$ , en tanto que para mayores concentraciones de PT, la clasificación va de la eutrofia a la mixotrofia en condiciones de  $a_{320}$  mayor a 25  $1/\text{m}$ . Así, de acuerdo a esta clasificación, Laguna Negra se correspondería con un lago oligotrófico, ya que la  $a_{320}$  es menor a 12.6  $1/\text{m}$  durante todo el estudio y el valor umbral que proponen los autores para el color es 25  $1/\text{m}$ , a pesar de las relativamente altas concentraciones de COD medidas. ¿Es entonces la Laguna Negra una laguna húmica?

La característica de color o ‘humicidad’, ligada a la contención de sustancias amarillas o húmicas (Kirk 2011), es inseparable del estado de distrofia. Sin embargo, existen otras características asociadas a los lagos húmicos en general, tales como bajo pH (4.5-6.0), baja concentración de calcio, sedimento poco compacto y presencia de turba en las cuencas (Drzymulska et al. 2013), que no son necesariamente compartidas por todos los lagos húmicos. En este sentido, en la Laguna Negra se registró un pH mayor a 7 y poco variable durante todo el período de muestreo. De todas maneras, la característica de bajo pH no es obligada en lagos húmicos, ya que se encontraron varios ejemplos de lagos con altas concentraciones de COD y pH alcalino (Padisák and Naselli Flores 2021).

Los lagos húmicos poseen características ópticas que le son propias y que condicionan la vida de los organismos que los habitan (Keskitalo and Eloranta 1999). El color

marrón que caracteriza estos cuerpos de agua es producto de concentraciones elevadas de COD coloreado que se debe en gran parte a los aportes de sustancias húmicas del medio circundante, además de la producción interna del lago. En el caso de Laguna Negra, los mayores aportes de COD al cuerpo de agua provendrían de la vegetación circundante; en particular, el musgo *Sphagnum magellanicum* y el bosque de *Nothofagus pumilio*. La presencia de COD coloreado en el agua, que absorbe longitudes de onda corta, proporciona fotoprotección contra la radiación ultravioleta dañina; por esto, ciertos organismos comunes en cuerpos de agua coloreados no se encuentran en lagos transparentes. Un ejemplo lo constituyen las algas de la clase Cryptophyceae, ricas en ficocianina y ficoeritrina, lo que les posibilita aprovechar la radiación prevalente en este tipo de ambientes, con longitudes de onda cercanas al rojo (Arvola et al. 1999; Kirk 2011). En nuestro trabajo se encontraron cryptofíceas (*Cryptomonas* sp.) y otros mixótrofos (*Ochromonas*, *Mallomonas*) que ya habían sido reportados previamente en Laguna Negra (Mataloni 1999; Saad et al. 2016). Sin embargo, la variación temporal en las abundancias y biovolúmenes de fitoplancton no habían sido estudiadas hasta el momento. Uno de los taxa con mayor biovolumen entre los meses de enero y marzo en Laguna Negra —*Parvodinium* cf. *Inconspicuum*— no fue registrado antes por Saad et al. (2013, 2016), quienes muestrearon en enero 2010 y abril 2012: esto pone de manifiesto la importancia de incluir la variabilidad temporal en el análisis. *Parvodinium* cf. *inconspicuum* mostró mayores valores de biovolumen en los muestreos asociados a mayores temperaturas del agua, como se observó previamente para dinoflagelados en otros lagos húmicos del hemisferio norte (Graham et al. 2004). Por su parte, *Dinobryon divergens* dominó el biovolumen en los meses más cercanos al invierno (abril a junio). Este último taxón ya había sido registrado antes en este lago (Mataloni 1999; Saad et al. 2016).

La riqueza de taxa registrada durante este estudio es baja cuando se la compara con otros lagos de Europa con características húmicas (Arvola et al. 1999), y también en comparación con los cuerpos de agua de la turbera de Rancho Hambre, en Tierra del Fuego, ubicada 50 km al NE, en el valle Lasifashaj (Mataloni et al. 2015). En su estudio, Mataloni (1999) encontró que los taxa más abundantes eran 15, valor que se acerca más a la riqueza máxima detectada en este trabajo. En general, los lagos húmicos

poseen especies de fitoplancton adaptadas a bajas intensidades lumínicas; abundan los organismos flagelados y mixótrofos capaces de suplementar su nutrición ingiriendo presas o incorporando moléculas (Holopainen et al. 2003; Jones 1992, 2000). Por su parte, Deininger et al. (2017) observaron en lagos de Suecia una alternancia de formas no flageladas a bajas concentraciones de COD a formas a flageladas en lagos con altas concentraciones de COD. En Laguna Negra, 12 de 21 taxa hallados son flagelados mixótrofos —en general, las formas dominantes—, característica compartida con el fitoplancton de lagos húmicos de otros sitios.

En lagos húmicos, en general, se encuentra mayor respiración que producción primaria acuática, lo que los convierte en sistemas heterotróficos (Jones 1992). En este sentido, se vio recientemente que existiría una concentración umbral de COD (4.8 mg/L) por debajo de la cual la producción primaria es estimulada por la liberación de nutrientes a través de la fotólisis del COD; por encima de ese umbral, el COD inhibiría la producción primaria por incremento de la atenuación lumínica (Seekell et al. 2015a, b). En la Laguna Negra, el COD estuvo por encima de este valor umbral durante el período de estudio, lo que podría explicar la baja biomasa de fitoplancton, tanto en abundancia como en biovolumen. A su vez, el biovolumen se relacionó de forma inversa con el Kd. El Kd representa todos los componentes que absorben la luz: el agua, el fitoplancton, las sustancias coloreadas (como los ácidos húmicos) y las partículas inorgánicas o que no entran en los grupos anteriores (que Kirk [2011] denomina tripton). A medida que el Kd aumenta, la atenuación de la irradiancia es mayor y, por ende, es esperable que esto afecte negativamente al fitoplancton. Por otro lado, la tendencia a mayor concentración de COD durante los meses de menor temperatura puede tener relación con la menor actividad microbiana y el consiguiente consumo de COD durante los meses más fríos, ya que existe una dependencia de los procesos microbianos con la temperatura (Kirchman et al. 2009). Esta observación estaría soportada por el hecho que el cociente E2/E3 arrojó mayores valores en junio, lo cual sugiere una mayor cantidad de materia orgánica de menor peso molecular disponible.

Entonces, retomando la pregunta planteada al inicio de esta discusión acerca de la inclusión del cuerpo de agua conocido como Laguna Negra dentro de la categoría de sistema

húmico... ¿es Laguna Negra un lago húmico? Drzymulska et al. (2013) sostienen que los lagos se pueden clasificar como húmicos si la vegetación circundante y la acuática se relacionan con turberas de *Sphagnum* y si las variables limnológicas son típicas de lagos húmicos (e.g., bajo pH, bajas concentraciones de calcio, de Mg, etc.). De acuerdo con el esquema de Håkanson y Boulion (2001), la Laguna Negra podría considerarse un lago oligo-húmico teniendo en cuenta el color estimado en unidades de platino, empleando la conversión entre absorbancia y unidades de platino de Cuthbert y del Giorgio (1992) para 440 nm (datos no mostrados). Es decir que la inclusión o no de la Laguna Negra dentro de la categoría lago húmico depende de la clasificación que se use, lo que, a su vez, indica que está al límite de la condición de lago húmico, a pesar de tener al agua coloreada y de estar rodeada por *Sphagnum magellanicum*. La estructura de la comunidad fitoplanctónica en composición y la abundancia/biovolumen apoyarían su inclusión dentro de este tipo de ecosistemas, aunque esta característica particular no es diagnóstica de cuerpos de agua húmicos en la literatura consultada para este trabajo.

## CONSIDERACIONES FINALES

En este trabajo se describe la comunidad fitoplanctónica y las principales propiedades del agua de un lago de la zona cordillerana de Tierra del Fuego. Desde el punto de vista de su génesis, Laguna Negra no es una laguna de turbera, sino un lago de pequeño perímetro, de hasta 15.5 m de profundidad, contenido en dos cubetas resultantes de erosión glacial, emplazado en un sector montañoso con evidencias de actividad tectónica. Se considera que este lago tendría algunas características que permitirían clasificarlo como húmico (e.g., color, presencia de *Sphagnum magellanicum* en sus márgenes), aunque no se ajusta por completo a la tradicional clasificación de cuerpo de agua distrófico, que incluye bajo pH y alta absorbancia a 320 nm. Su caracterización limnológica en base a datos colectados durante año y medio aporta al conocimiento general del funcionamiento de cuerpos de agua coloreados de pH no ácido, información relevante si se considera el contexto actual de tendencia al incremento de COD de los lagos boreales (Finstad et al. 2016; Kritzberg et al. 2020).

AGRADECIMIENTOS. Son muchas las personas que han colaborado en el trabajo de campo

a lo largo de estos años, entre ellas: Victoria García, Paula Sotelano, Olga Florentín y Jacobo Martín (CADIC, CONICET), Ryne Flanagan, Alex Anzar y Anna Gorman (Northern Arizona University), Lino Condori (Estación Vag Ushuaia) y Alex Di Caro (Universidad de Tierra del Fuego). Se agradece a la Lic. Guillermina Massaccesi (PNTDF) por la provisión de los datos meteorológicos y al personal del PNTF y APN por su colaboración. Este estudio fue financiado por el PICT 2015 1152, y PICT 2017-0164, PIDUNTdF y el subsidio por el Proyecto de Investigación de Unidad Ejecutora 2016 PUE-CADIC.

## REFERENCIAS

- APHA. 2017. Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater. 23rd Edition. Washington D.C., USA. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00672.x>.
- Arvola, L., P. Eloranta, M. Järvinen, J. Keskitalo, and A. L. Holopainen. 1999. Phytoplankton. Pp. 137-171 *en* J. Keskitalo and P. Eloranta (eds.). Limnology of Humic Lakes. Backhuys Publishers, Leiden.
- Bujalesky, G., S. Aliotta, and F. Isla. 2004. Facies del subfondo del canal Beagle, Tierra del Fuego. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 59(1):29-37.
- Carlson, R. E. 1977. A trophic state index for lakes. *Limnology and Oceanography* 22:361-369. <https://doi.org/10.4319/lo.1977.22.2.0361>.
- Conzonno, V. H., and J. Ulibarrena. 2010. Hydrochemistry of Lakes of the Patagonian Province of Tierra del Fuego (Argentina). *Environmental Earth Sciences* 59(7):1431-1436. <https://doi.org/10.1007/s12665-009-0129-y>.
- Coronato, A., E. Mazzoni, M. Vázquez, and F. Coronato. 2017. Patagonia. Una síntesis de su Geografía Física. Editorial UNPA. Río Gallegos.
- Cuthbert, I. D., and P. Del Giorgio. 1992. Toward a standard method of measuring color in freshwater. *Limnology and Oceanography* 37(6):1319-1326. <https://doi.org/10.4319/lo.1992.37.6.1319>.
- Deininger, A., C. L., Faithfull, J. Karlsson, M. Klaus, and A. K. Bergström. 2017. Pelagic food web response to whole lake N fertilization. *Limnology and Oceanography* 62(4):1498-1511. <https://doi.org/10.1002/lno.10513>.
- Drzymulska, D., S. Kłosowski, P. Pawlikowski, P. Zieliński, and E. Jabłońska. 2013. The historical development of vegetation of foreshore mires beside humic lakes: different successional pathways under various environmental conditions. *Hydrobiologia* 703(1):15-31. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1334-3>.
- Finstad, A. G., T. Andersen, S. Larsen, K. Tominaga, S. Blumentrath, H. A. De Wit, H. Tømmervik, and D. O. Hessen. 2016. From greening to browning: Catchment vegetation development and reduced S-deposition promote organic carbon load on decadal time scales in Nordic lakes. *Scientific Reports* 6(1):1-8. <https://doi.org/10.1038/srep31944>.
- González Garraza, G., G. Mataloni, R. Iturraspe, R. Lombardo, S. Camargo, and M. V. Quiroga. 2012. The limnological character of bog pools in relation to meteorological and hydrological features. *Mires and Peat* 10:1-14.
- Gordillo, S., A. Coronato, and J. Rabassa. 1993. Late Quaternary evolution of a subantarctic paleofjord, Tierra del Fuego. *Quaternary Science Reviews* 12(10):889-912. [https://doi.org/10.1016/0277-3791\(93\)90027-J](https://doi.org/10.1016/0277-3791(93)90027-J).
- Górnica, A. 2017. A new version of the Hydrochemical Dystrophy Index to evaluate dystrophy in lakes. *Ecological Indicators* 78:566-573. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.03.030>.
- Graham, J. M., A. D. Kent, G. H. Lauster, A. C. Yannarell, L. E. Graham, and E. W. Triplett. 2004. Seasonal dynamics of phytoplankton and planktonic protozoan communities in a northern temperate humic lake: diversity in a dinoflagellate dominated system. *Microbial Ecology* 48(4):528-540. <https://doi.org/10.1007/s00248-004-0223-3>.
- Hillebrand, H., D. Claus-Dieter, D. Kirschtel, U. Pollinger, and T. Zohary. 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology* 35:403-424. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.1999.3520403.x>.
- Holopainen, A. L., R. Niinioja, and A. Rämö. 2003. Seasonal succession, vertical distribution and long term variation of phytoplankton communities in two shallow forest lakes in eastern Finland. *Hydrobiologia* 506:237-245. <https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000008555.92238.91>.
- Håkanson, L., and V. V. Boulion. 2001. Regularities in primary production, Secchi depth and fish yield and a new system to define trophic and humic state indices for lake ecosystems. *International Review of Hydrobiology* 86:23-62. [https://doi.org/10.1002/1522-2632\(200101\)86:1<23::AID-IROH23>3.0.CO;2-4](https://doi.org/10.1002/1522-2632(200101)86:1<23::AID-IROH23>3.0.CO;2-4).
- Iturraspe, R., and A. Urciulo. 2000. Clasificación y caracterización de las cuencas hídricas de Tierra del Fuego. XVIII Congreso Nacional del Agua-Termas de Río Hondo, Santiago del Estero.
- Jespersen, A. M., and K. Christoffersen. 1987. Measurements of chlorophyll-*a* from phytoplankton using ethanol as extraction solvent. *Archiv für Hydrobiologie* 109:445-454.
- Jones, R. I. 1992. The influence of humic substances on lacustrine planktonic food chains. *Hydrobiologia* 229(1):73-91. <https://doi.org/10.1007/BF00006992>.
- Jones, R. I. 2000. Mixotrophy in planktonic protists: an overview. *Freshwater Biology* 45(2):219-226. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00672.x>.
- Keskitalo, J., and P. Eloranta. 1999. Limnology of humic waters. Backhuys Publishers, Leiden.
- Kirchman, D. L., X. A. G. Morán, and H. Ducklow. 2009. Microbial growth in the polar oceans - role of temperature and potential impact of climate change. *Nature Reviews Microbiology* 7(6):451-459. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2115>.

- Kirk, J. T. O. 2011. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Second edition. Cambridge University Press, Cambridge, UK. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511623370>.
- Kortelainen, P. 1999. Source of aquatic carbon. Pp. 41-57 *en* J. Kesitalo and P. Eloranta (eds.). Limnology of Humic Lakes. Backhuys Publishers, Leiden.
- Kritzborg, E. S., E. M. Hasselquist, M. Škerlep, S. Löfgren, O. Olsson, J. Stadmark, S. Valinia, L. A. Hansson, and H. Laudon. 2020. Browning of freshwaters: Consequences to ecosystem services, underlying drivers, and potential mitigation measures. *Ambio* 49(2):375-390. <https://doi.org/10.1007/s13280-019-01227-5>.
- Lepš, J., and P. Šmilauer. 2003. Multivariate analysis of ecological data using CANOCO. Cambridge University Press, Cambridge. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511615146>.
- Lizarralde, M. S. 1993. Current status of the introduced beaver (*Castor canadensis*) population in Tierra del Fuego, Argentina. *Ambio* 22(6):351-358.
- Lizarralde, M. S., G. A. Deferrari, S. E. Álvarez, and J. M. Escobar. 1996. Effects of beaver (*Castor canadensis*) on the nutrient dynamics of the Southern Beech forest of Tierra del Fuego (Argentina). *Ecología Austral* 6(2):101-105.
- Mariuzzi, A. A., V. H. Conzonno, J. Ulibarrena, J. C. Paggi, and J. L. Donadelli. 1987. Limnological investigation in Tierra del Fuego, Argentina. *Biología Acuática* 10:1-80.
- Mataloni, G. 1999. Ecological studies on algal communities from Tierra del Fuego peat bogs. *Hydrobiologia* 391(1): 157-170. <https://doi.org/10.1023/A:1003593513413>.
- Mataloni, G., G. González Garraza, and A. Vinocur. 2015. Landscape-driven environmental variability largely determines abiotic characteristics and phytoplankton patterns in peat bog pools (Tierra del Fuego, Argentina). *Hydrobiologia* 751(1):105-125. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2175-7>.
- Onorato, M. R., A. Coronato, L. P. Perucca, J. Rabassa, and R. López. 2017. Morpho-bathymetry and surficial morphology of Udaeta Lake, along the Magallanes-Fagnano fault system, Tierra del Fuego, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 76:1-10. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2017.02.001>.
- Padisák, J., and L. Naselli-Flores. 2021. Phytoplankton in extreme environments: importance and consequences of habitat permanency. *Hydrobiologia* 848(1):157-176. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04353-4>.
- Peuravuori, J., and K. Pihlaja. 1997. Molecular size distribution and spectroscopic properties of aquatic humic substances. *Analytica Chimica Acta* 337(2):133-149. [https://doi.org/10.1016/S0003-2670\(96\)00412-6](https://doi.org/10.1016/S0003-2670(96)00412-6).
- Rabassa, J., C. Heusser, and R. Stuckenrath. 1986. New Data on Holocene Sea Transgression in the Beagle Channel: Tierra del Fuego, Argentina. Pp. 291-309 *en* J. Rabassa (ed.). Quaternary of South America and Antarctic Peninsula. CRC Press, London. <https://doi.org/10.1201/9781003079316-15>.
- Saad, J. F., M. R. Schiaffino, A. Vinocur, I. O'Farrell, G. Tell, and I. Izaguirre. 2013. Microbial planktonic communities of freshwater environments from Tierra del Fuego: dominant trophic strategies in lakes with contrasting features. *Journal of Plankton Research* 35(6):1220-1233. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbt075>.
- Saad, J. F., F. Unrein, P. M. Tribelli, N. López, and I. Izaguirre. 2016. Influence of lake trophic conditions on the dominant mixotrophic algal assemblages. *Journal of Plankton Research* 38(4):818-829. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbw029>.
- San Martín, C. N., J. F. Ponce, and A. Coronato. 2021. Lakes and glaciers from Fuegian Andes. Morphology, distribution and origin. Pp. 173-188 *en* R. D. Acevedo (ed.). Geological resources of Tierra del Fuego. Springer Geology, Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-60683-1\\_10](https://doi.org/10.1007/978-3-030-60683-1_10).
- Seekell, D. A., J. F. Lapierre, J. Ask, A. K. Bergström, A. Deininger, P. Rodríguez, and J. Karlsson. 2015a. The influence of dissolved organic carbon on primary production in northern lakes. *Limnology and Oceanography* 60(4):1276-1285. <https://doi.org/10.1002/lno.10096>.
- Seekell, D. A., J. F. Lapierre, and J. Karlsson. 2015b. Trade-offs between light and nutrient availability across gradients of dissolved organic carbon concentration in Swedish lakes: implications for patterns in primary production. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 72(11):1663-1671. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2015-0187>.
- Solomon, C. T., S. E. Jones, B. C. Weidel, I. Buffam, M. L. Fork, J. Karlsson, and J. E. Saros. 2015. Ecosystem consequences of changing inputs of terrestrial dissolved organic matter to lakes: current knowledge and future challenges. *Ecosystems* 18(3):376-389. <https://doi.org/10.1007/s10021-015-9848-y>.
- Sun, J., and D. Liu. 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 25:1331-1346. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbg096>.
- Tell, G., I. Izaguirre, and L. Allende. 2011. Diversity and geographic distribution of Chlorococcales (Chlorophyceae) in contrasting lakes along a latitudinal transect in Argentinean Patagonia. *Biodiversity and conservation* 20:703-727. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9955-1>.
- Utermöhl, H. 1958. Zur vervollkommnung der quantitativen phytoplankton-methodik: Mit 1 Tabelle und 15 abbildungen im Text und auf 1 Tafel. Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Mitteilungen 9: 1-38. <https://doi.org/10.1080/05384680.1958.11904091>.
- Valderrama, J. C. 1981. The simultaneous analysis of total nitrogen and total phosphorus in natural waters. *Marine Chemistry* 10(2):109-122. [https://doi.org/10.1016/0304-4203\(81\)90027-X](https://doi.org/10.1016/0304-4203(81)90027-X).
- Villarreal, M. L., and A. Coronato. 2017. Characteristics and nature of pans in the semiarid temperate-cold steppe of Tierra del Fuego. Pp. 203-224 *en* J. Rabassa (ed.). Advances in Geomorphology and Quaternary Studies in Argentina. Selected papers of the VI Argentine Congress of Geomorphology and Quaternary Studies. Springer Verlag, The Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-54371-0>.
- Wetzel, R. G. 2001. *Limnology, Lake and River Ecosystems*. Academic Press, San Diego.
- Wetzel, R. G., and Likens, G. 2000. *Limnological analyses*. Springer Science and Business Media. <https://doi.org/10.1007/>

978-1-4757-3250-4.

Williamson, C. E., D. P. Morris, M. L. Pace, and O. G. Olson. 1999. Dissolved organic carbon and nutrients as regulators of lake ecosystems: Resurrection of a more integrated paradigm. *Limnology and Oceanography* 44:795-803. [https://doi.org/10.4319/lo.1999.44.3\\_part\\_2.0795](https://doi.org/10.4319/lo.1999.44.3_part_2.0795).