

## **Variación espacial y estacional en la estructura de las comunidades de diatomeas epilíticas de un arroyo andino. Su relación con factores abióticos**

**Patricia V. Gaglioti.**

*Centro Regional Universitario Bariloche, UNC. Casilla de Correo 1336, 8400 Bariloche, Argentina*

**Resumen.** *Se analizó la estructura de las comunidades de diatomeas epilíticas en distintos puntos a lo largo del curso de un sistema rítrónico andino. El estudio se llevó a cabo en el Arroyo Guillermo en diferentes momentos del año. Los resultados indican que la abundancia y la riqueza específica se ven afectados por las variaciones temporales de ciertos factores abióticos. El aumento de la temperatura y la disminución de la velocidad de corriente durante el verano y el otoño podrían contribuir a un mayor desarrollo algal. La mayor exposición a la luz junto con la profundidad determinaron las diferentes comunidades observadas a lo largo del curso del arroyo. Se aplicó un análisis de agrupamiento a una matriz cuantitativa (abundancia) y a otra cualitativa (presencia-ausencia). Los resultados de estos análisis muestran que, de los 42 taxa identificados, *Cocconeis placentula* y *Synedra ulna* estuvieron presentes en todas las situaciones en forma independiente de la variación espacial o temporal. Por su parte, *Achnanthes lanceolata*, *Melosira patagonica*, *Nitzschia frustulum* y *Rhoicosphenia curvata* resultaron importantes constituyentes de la comunidad por su elevada frecuencia como dominantes o subdominantes. En ambos análisis se diferenció el conjunto de especies afectado a una mayor exposición lumínica y menores profundidades.*

**Abstract.** *The community structure of epilithic diatoms was studied in Arroyo Guillermo, a South Andes rithron system, and related to the spatial and temporal variation of abiotic parameters. Temporal variation of these parameters affected abundance and species richness. The increasing temperature and the decrease in current velocity during summer and autumn would be responsible for high algal development during those seasons. Spatial differences in community structure could be accounted for by light exposure and stream depth. Cluster analysis of both quantitative (abundance) and qualitative data (presence-absence) showed that *Cocconeis placentula* and *Synedra ulna* were independent of spatial and temporal variations. On the other hand, *Achnanthes lanceolata*, *Melosira patagonica*, *Nitzschia frustulum*, and *Rhoicosphenia curvata* formed important assemblages of dominant or subdominant species. Both analyses clearly revealed the species assemblage associated to high light exposure and low depth.*

### **Introducción**

En ambientes lóticos rítrónicos, la comunidad de algas adheridas es un componente vital en la transferencia de energía (McIntire 1975), ya que es la única fuente de materiales orgánicos autóctonos y contribuye sustancialmente al ciclo biológico de los elementos (Paul y Duthie 1989) formando parte de un sistema eficiente en el reciclaje de nutrientes a un nivel microambiental (Hamilton y Duthie 1984). De todos los grupos de algas adheridas, las diatomeas son el más importante y simple para evaluar los cambios de acuerdo a las condiciones ambientales (Pryfogle y Lowe 1979, Patrick 1984). Esta comunidad alga se clasifica en relación al sustrato sobre el cual se desarrolla, asignándose el término epilíton o comunidad epilítica, si su desarrollo es sobre piedras.

La flora diatómica de comunidades epilíticas difiere considerablemente en varias partes de un

mismo arroyo (Patrick 1977) ya que las características físicas y químicas que se presentan aguas arriba pueden ser muy diferentes a las de aguas abajo (Kawecka 1974). Los factores abióticos más citados como determinantes de las comunidades de diatomeas epilíticas son la temperatura del cuerpo de agua, la incidencia de la luz y la velocidad de la corriente (Hynes 1976, Patrick 1977, Weitzel 1979, Eloranta 1982).

Si bien el alto grado de heterogeneidad espacio-temporal de los factores físicos y químicos que se establece en los ecosistemas lóticos (Ward 1989) afecta particularmente a la comunidad de algas adheridas, pueden presentarse determinadas especies constantes en su presencia, independientes de estas variaciones. El objetivo de este trabajo fue analizar la estructura y composición de la comunidad de diatomeas epilíticas en relación a la variación espacio-temporal en un arroyo andino-patagónico e identificar tanto a las especies capaces de establecerse en una amplia gama de ambientes y estaciones del año como a aquellas que están en condiciones ambientales más restringidas.

## Materiales y Métodos

El estudio se llevó a cabo en el Arroyo Guíllelmo situado a 72°31' W y 42°25' S dentro del Parque Nacional Nahuel Huapi. Tiene un recorrido Sur-Norte de 6 km y desemboca en la costa sur del Lago Guíllelmo. Su ancho varía desde 1 m, en los primeros tramos, hasta 7 m, cerca de la desembocadura. En el tramo medio su ancho es de 3 m. El lecho es típicamente rocoso del tipo canto rodado, cuyo diámetro varía progresivamente desde 3-4 cm hasta 20-25 cm. En parte de su recorrido, el arroyo atraviesa un bosque de ñires en galería (*Nothofagus antarctica*, (G. Forster) Osted), asociado con caña colihue (*Chusquea culeu*, Desvaux). En el tramo cercano a su nacimiento el ñirantal es más achaparrado.

Se delimitaron tres estaciones de muestreo desde la naciente hasta la desembocadura. Estas estaciones presentaron diferencias en cuanto a ubicación, características de sus márgenes y de su lecho, profundidad, velocidad de corriente, luminosidad, etc.

Estación 1 (E1): Situada a 2 km aproximadamente del nacimiento. Bosque cerrado de ñires en galería; zona muy sombreada. Tamaño del canto rodado: 3-4 cm. Ancho: 3.5 m.

Estación 2 (E2): Situada a 1 km de la Estación 1. Bosque más abierto. Zona moderadamente soleada. Tamaño del canto rodado: 7-8 cm. Ancho: 3 m.

Estación 3 (E3): Situada a 1 km de la Estación 2. Bosque muy abierto y ralo. Zona muy soleada. Tamaño del canto rodado: 20-25 cm. Ancho: 7.6 m.

Las muestras fueron tomadas mensualmente durante 8 meses (set.87 - abr.88). En cada estación de muestreo se estableció una transecta transversal al curso del arroyo, sobre la cual se tomaron muestras de diatomeas epilíticas. Se utilizó un cepillo adosado a jeringas (Stockner y Armstrong 1971) que permite realizar el cepillado y succión simultánea. La unidad de superficie de cepillado es de 1.32 cm<sup>2</sup>. Cada muestreo consistió en tomar 20 unidades a lo largo de la transecta transversal, con una equidistancia entre 15 y 30 cm (dependiendo del ancho del arroyo en cada estación). Estas colectas fueron reunidas en una sola muestra, cuya expresión final representa 26.4 cm<sup>2</sup> de superficie total muestreada.

En cada ocasión se registraron los siguientes parámetros físicos y químicos: temperatura del agua (termómetro de mercurio); conductividad (conductímetro YSH); velocidad de la corriente (flujómetro Hydrobios); profundidad; oxígeno disuelto (método de Winkler) y porcentaje diario de sombra. Este último parámetro fue estimado sobre la base del tiempo que permaneció en sombra un área de 3 m de ancho (1.5 m a cada lado de la transecta) a lo largo del día.

Las muestras extraídas fueron conservadas con formol al 5%. En el laboratorio se las llevó a volumen constante para su cuantificación, previa decantación durante 72 hs. El volumen final fue de 5 o 10 ml, dependiendo de la cantidad de material decantado.

Para la identificación de las diatomeas se realizaron muestreos paralelos, en los cuales el material obtenido fue sometido a combustión húmeda con peróxido de hidrógeno 100 vol. y montado en Naphrax<sup>TM</sup>. Las especies fueron identificadas bajo microscopio OLYMPUS BH2 (1250X), según Patrick y Reimer (1966), Ferrario (1975), Germain (1981) y Rivera et al. (1982).

El recuento del número de células por especie se realizó bajo microscopio usando objetivo de 40X con microcámaras delgadas del tipo Sedgwick-Rafter de  $8.5 \cdot 10^{-3} \text{ml}$  de capacidad. Cada cámara fue contada en su totalidad. El coeficiente de variación entre alícuotas fue  $\leq 10\%$ . Los resultados se expresan en número de células por  $\text{cm}^2$ .

Los parámetros abióticos relevados fueron analizados mediante la prueba no-paramétrica de Friedman de dos factores con asignación de rangos (Conover 1980), para verificar la existencia de diferencias estadísticamente significativas entre las estaciones de muestreo (variación espacial) y entre los meses de estudio (variación temporal).

Para determinar la existencia de grupos de especies de acuerdo a sus abundancias y frecuencias se realizó un análisis de agrupamiento. Para ello, se construyeron 2 matrices de datos con tres columnas (estaciones de muestreo) y n filas (especies). La primera matriz fue confeccionada a partir de promedios de rangos de abundancia. Se estableció un rango ascendente desde 1 hasta n para la abundancia de cada especie en cada fecha de muestreo en cada una de las estaciones. Por lo tanto a la especie más abundante en cada fecha y estación se le asignó el valor 1, mientras que el valor más alto correspondió a la especie de menor abundancia. Los 8 rangos asignados a cada especie en cada una de las 8 fechas de muestreo para una determinada estación, fueron promediados. Estos promedios fueron utilizados en la confección de la matriz. En la segunda matriz los elementos representaron el número de veces (frecuencia absoluta) que cada especie estuvo presente a lo largo del período estudiado en cada una de las estaciones. Se aplicó el índice de distancias absolutas para la construcción de la matriz de distancias florísticas. El análisis de agrupamiento fue realizado aplicando el método aglomerativo jerárquico de suma de cuadrados (Orlóci y Kenkel 1985, Programa SSA). Se consideró dominante a la especie más abundante siempre que ésta superase el 30 % de la densidad total de la muestra. Se consideró subdominante a la segunda especie más abundante siempre que superase el 15 % de la densidad total de la muestra.

## Resultados y Discusión

Los parámetros abióticos medidos en cada una de las estaciones de muestreo del Arroyo Guillermo (Tabla 1) presentaron variaciones temporales y, en algunos casos, espaciales durante el período estudiado.

La temperatura aumentó gradualmente desde E1 a E3 y desde setiembre a febrero, registrándose en este mes un máximo de  $11^\circ\text{C}$  en E3. Por el contrario, la profundidad disminuyó desde setiembre a abril. Los valores registrados en cada estación de muestreo revelan que E3 fue la menos profunda, luego E1 y por último E2. La velocidad de corriente presentó una tendencia a disminuir durante el período estudiado. En general, las velocidades más altas fueron registradas en E3. Por su parte, la conductividad aumentó desde setiembre a abril. El valor mínimo de  $50 \mu\text{S cm}^{-1}$  fue registrado en E1 (09/87) mientras que el máximo de  $85 \mu\text{S cm}^{-1}$  fue en E2 y E3 (04/88). La concentración de oxígeno disuelto siempre alcanzó valores cercanos o mayores al 100 % de saturación. La prueba no-paramétrica de Friedman aplicada a estos parámetros demostró que las variaciones en la temperatura y profundidad fueron estadísticamente significativas tanto en el sentido espacial como temporal (Tabla 2). Las presentadas por la velocidad de corriente y la conductividad sólo lo fueron en sentido temporal (Tabla 2).

La canopia de la vegetación terrestre aleadaña al curso del río provoca diferencias notorias en las tres estaciones de muestreo en cuanto al porcentaje diario de sombra estimado. En E1 la vegetación adyacente (bosque cerrado) cubre gran parte del curso del arroyo, estimándose un sombreado del 90 %. En E2 el bosque es más abierto con una sombra del 40 %. E3 está más expuesta a la luz debido al bosque abierto y ralo, por lo tanto la sombra que se produce está restringida a las orillas (10%). Las variaciones en los parámetros físicos y químicos en el período estudiado pueden relacionarse con los períodos de deshielo (primavera), estiaje (verano) y las primeras lluvias otoñales de la región. El aumento del caudal debido al deshielo produjo mayores velocidades de corriente y fluctuaciones en la profundidad. La creciente exposición a la radiación solar desde E1 a E3 determinaría el aumento de la temperatura del agua a lo largo del arroyo.

**Tabla 1.** Parámetros abióticos registrados en el Arroyo Guillermo en las tres estaciones de muestreo (E1, E2 y E3).**Table 1.** Abiotic parameters registered in Arroyo Guillermo at the three sampling stations (E1, E2 and E3).

Parámetro	Estación	Mes/Año							
		9/87	10/87	11/87	12/87	1/88	2/88	3/88	4/88
Temperatura (°C)	E1	5	5	6	8	6	9	8	5
	E2	6	5	7	9	8	9	9	5
	E3	3	7	8	10	9	11	9	6
Velocidad de corriente (cm/seg <sup>-1</sup> )	E1	48	53	58	56	49	53	43	29
	E2	77	67.2	57.5	66.3	50.6	36	42.4	41.2
	E3	129.2	124.6	120	81.3	94.7	30.2	42.8	77.8
Profundidad (cm)	E1	23	20	17	11	9	6	5	5
	E2	31.2	34	29	23.5	21.5	15.3	15.2	17.8
	E3	28	14.4	15	12.3	12.7	7.9	7.7	10
Conductividad (μS cm <sup>-1</sup> )	E1	50	55	60	70	65	75	75	75
	E2	60	62	65	70	70	73	75	85
	E3	55	58	60	70	70	80	75	85
O <sub>2</sub> disuelto (mgO <sub>2</sub> l <sup>-1</sup> )	E1	-	10.7	-	-	12.1	12.1	-	12.9
			95%			108%	116%		110%
% de saturación	E2	-	10.5	-	-	-	12.1	-	14.5
			95%				116%		120%
	E3	-	10.3	-	-	-	-	-	13.7
			96%						112%

La ficoflora epilítica del Arroyo Guillermo estuvo representada principalmente por diatomeas. Estas constituyeron el 99 % de la flora total, identificándose 42 especies durante el período estudiado (Apéndice). El número de especies varió desde 6 (E3) hasta 24 (E1) (Figura 1a). En E1 y E3 la máxima riqueza específica fue observada en febrero, mientras que en E2 se la registró en diciembre, marzo y abril. Durante el período estudiado E3 presentó, en general, un menor número de especies en comparación con las otras dos estaciones (Figura 1a).

La variación temporal de la riqueza específica está determinada por la sustitución constante de especies. Sin embargo, existen determinadas especies que estuvieron presentes durante todo el período estudiado. El número de estas especies fue variable para cada estación de muestreo. En E1 fueron siete (*Achnanthes lanceolata*, *Cocconeis placentula*, *Gomphonema angustatum*, *Melosira patagonica*, *Nitzschia frustulum*, *Rhoicosphenia curvata* y *Synedra ulna*), en E2 fueron cuatro (*C. placentula*, *Navicula* sp2, *R. curvata* y *S. ulna*), mientras que en E3 sólo lo fueron *S. ulna* y *C. placentula*.

El número de células totales presentó amplias variaciones durante el período estudiado (Figura 1b). Esta amplitud es particularmente evidente en E2 y E3.

Las variaciones temporales en los parámetros abióticos determinaron, seguramente, los cambios observados en la comunidad de algas adheridas durante la primavera, verano y otoño. Durante el deshielo se establece un determinado número de especies (Figura 1a) que no desarrollan poblaciones numéricamente importantes (Figura 1b). Sin embargo, durante el verano y el otoño las poblaciones

**Tabla 2.** Prueba no-paramétrica de Friedman de dos factores de los parámetros abióticos entre las estaciones de muestreo (variación espacial) y entre los meses de estudio (variación temporal).

**Table 2.** Friedman two-way non-parameteric test of &biotic parameters among sampling stations (spatial variation) and among sampling months (temporal variation).

Parámetro	VARIACION					
	Espacial			Temporal		
	T <sub>2</sub>	g.l.	P	T <sub>2</sub>	g.l.	P
Temperatura	8.22	2,14	<0.05	38.00	7,14	<0.05
Profundidad	30.3	2,14	<0.05	33.86	7,14	<0.05
Velocidad de corriente	1.78	2,14	>0.05 *	3.66	7,14	<0.05
Conductividad	2.60	2,14	>0.05 *	184.70	7,14	<0.05

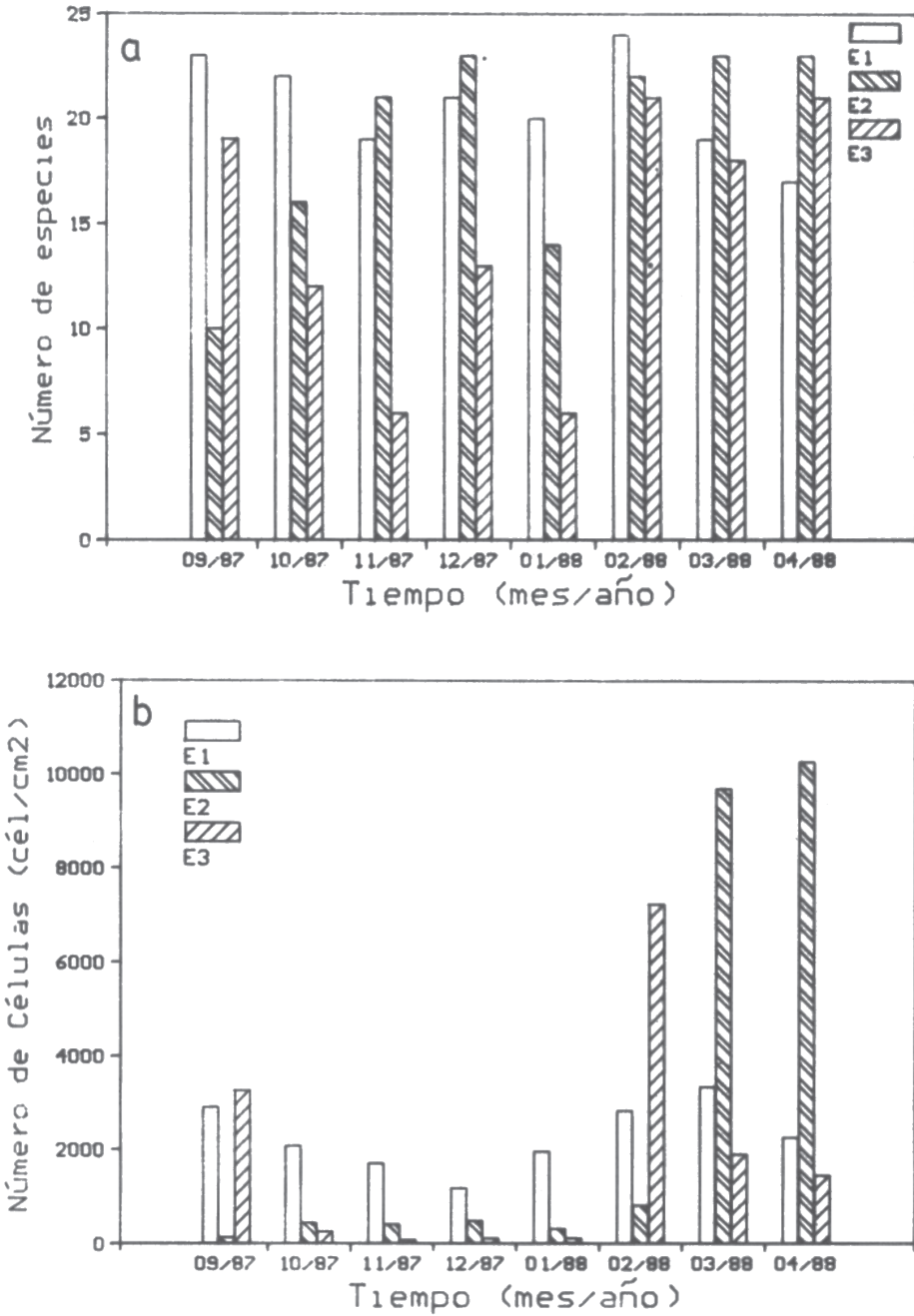
T<sub>2</sub>: valor de la prueba; g.l.: grados de libertad; P: nivel de probabilidad; \*: no significativo

resultan más densas. El aumento de la temperatura y la disminución de la velocidad de corriente desde setiembre a abril pueden contribuir sustancialmente al desarrollo alga, ya que ambos factores resultan de importancia en el control y regulación en la estructuración de la comunidad epilítica (Weitzel et al. 1979). Un aumento en la temperatura del agua ( $\geq 8$  °C) para estos fríos ambientes andino-patagónicos puede favorecer el desarrollo de grandes poblaciones. La disminución de la velocidad de corriente, por otra parte, ejercería un efecto positivo para el crecimiento alga (Horner y Welch 1981). En E3 el efecto de la velocidad de corriente es más evidente a lo largo del período estudiado. La abundancia y la riqueza específica máximas en esta estación fueron registradas en febrero (Figuras 1a y 1b), cuando la velocidad de corriente fue mínima (30.2 cm seg<sup>-1</sup>, Tabla 1). De todos modos, durante la mayor parte del período estudiado las menores abundancias fueron observadas en E3 (Figura 1b). La alta irradiancia a la que estuvo expuesta pudo haber sido un factor influyente en el pobre desarrollo de la comunidad.

Para evidenciar a grupos de especies en relación a su constancia de aparición en la composición microalgal se realizó un análisis de agrupamiento a partir de la matriz de frecuencias absolutas (Figura 2). Nótese que los números en el dendrograma corresponden a las especies del Apéndice. El grupo A incluye a las especies más frecuentes en todas las estaciones. El nodo A, resulta de mayor interés para caracterizar a esta comunidad en su conjunto, ya que estas especies estuvieron presentes la mayor parte del tiempo (entre 6 y 8 veces). De todas ellas, *C. placentula* y *S. ulna* están presentes durante todo el período analizado en las tres estaciones delimitadas. Las especies agrupadas en A<sub>2</sub>, con frecuencias intermedias (entre 4 y 6 veces) y similares entre las tres estaciones (Apéndice), amplían la lista de especies más comunes de esta comunidad. El grupo B (Figura 2) está constituido por 2 subgrupos, B<sub>1</sub> y B<sub>2</sub>. El primero de ellos incluye 14 especies presentes 1 o 2 veces en E1 y/o E2 pero, en general, ausentes en E3. B<sub>2</sub> comprende a especies con frecuencias intermedias en E1, bajas en E2 (entre 1 y 3 veces) y muy bajas (1 vez) o nulas en E3. La ausencia o la muy baja frecuencia de un conjunto de diatomeas en esta última estación refleja la variabilidad espacial.

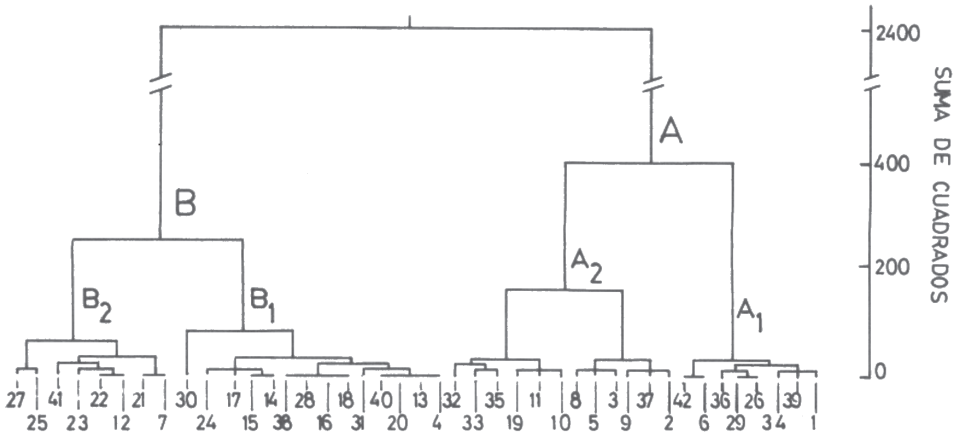
Para determinar las especies de importancia cuantitativa en la estructuración de la comunidad de diatomeas epilíticas se utilizó un análisis de agrupamiento del promedio de rangos de abundancia (Figura 3). El dendrograma demuestra la existencia de 2 grupos bien diferenciados: A' y B'. El grupo A' comprende aquellas especies que resultaron dominantes o subdominantes y, en general, presentes en todas las estaciones. El grupo B' reúne a aquellas especies con abundancias relativas  $\leq 3$  % y que resultaron exclusivas de 1 o 2 estaciones.

Los subgrupos A'<sub>1</sub> y A'<sub>2</sub> (Figura 3), se caracterizan por la frecuencia en que son dominantes o subdominantes las distintas especies en las estaciones de muestreo. Las especies agrupadas en el nodo A'<sub>1a</sub> (Figura 3): *A. lanceolata*, *C. placentula*, *M. patagonica*, *N. frustulum*, *R. curvata* y *S. ulna*

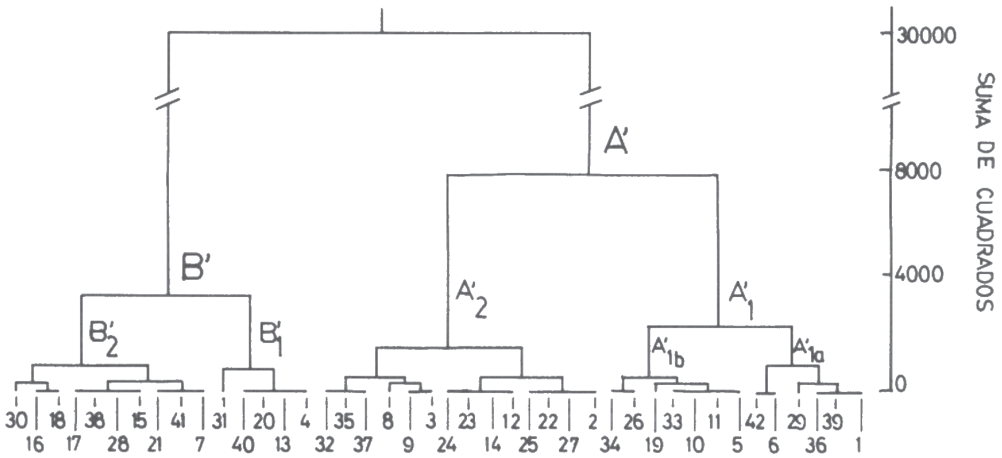


**Figura 1.** Riqueza específica (a) y densidad (b) (células cm<sup>-2</sup>) de las diatomeas epilíticas, registradas en el Arroyo Guillermo en cada una de las estaciones de muestreo.

**Figure 1.** Species richness (a) and density (b) (cells cm<sup>-2</sup>) of epilithic diatoms recorded at the three sampling stations in Arroyo Guillermo.



**Figura 2.** Resultados del análisis de agrupamiento de las diatomeas epilíticas por método aglomerativo jerárquico de suma de cuadrados basado en la frecuencia absoluta de presencia a lo largo del período de muestreo. Especies como en el Apéndice.  
**Figure 2.** Results of a sum of squares cluster analysis of epilithic diatoms based on the absolute frequency in the sampling period. Species as in the Appendix.



**Figura 3.** Resultados del análisis de agrupamiento de las diatomeas epilíticas por método aglomerativo jerárquico de suma de cuadrados basado en el promedio de rangos de abundancia de cada especie a lo largo del período de muestreo. Especies como en el Apéndice.  
**Figure 3.** Results of a sum of squares cluster analysis of epilithic diatoms based on the average ranks of each species abundance in the sampling period. Species as in the Appendix.

presentan una alta frecuencia en la dominancia o subdominancia en los tres puntos del arroyo.

La variación espacial dada por la temperatura, la profundidad y la irradiación junto con la variación temporal pueden afectar a la composición de la comunidad. Sin embargo existen especies independientes de esta variabilidad espacio-temporal. En el Arroyo Guillermo, *C. placentula* y *S. ulna* resultaron constituyentes importantes de la comunidad de algas epilíticas ante distintas condiciones ambientales. El nodo A'<sub>1b</sub> incluye especies que en algunos meses fueron dominantes o subdominantes,

especialmente en E3. Especies tales como *Ceratoneis arcus*, *Diatoma hiemale*, *Fragilaria virescens*, *G. angustatum* y *Navicula spl* pueden alcanzar altas densidades en las condiciones ambientales propias de E3. Es evidente que el subgrupo A<sub>1</sub> quedó conformado por un conjunto de especies que resultan de importancia en la constitución de esta comunidad.

El subgrupo A<sub>2</sub> (Figura 3) está conformado por especies poco frecuentes y abundancias ≤ 5 %, pero que en algún momento llegaron a ser subdominantes (Apéndice). Por ejemplo, *A. minutissima* (E1) estuvo presente a partir de enero con bajas abundancias, sin embargo en abril resultó subdominante (16%). Estas especies con frecuencias y abundancias bajas que en determinadas condiciones pueden florecer son consideradas, según Hynes (1976), especies oportunistas.

El grupo B'' (abundancias ≤ 3 %) comprende los subgrupos B'<sub>1</sub> y B'<sub>2</sub> (Figura 3). El primero de ellos reúne a especies que están presentes sólo en E1. Mientras que B'<sub>2</sub> está comprendido por especies que están presentes en E1 y/o E2. Estas especies que se mantienen en la comunidad con abundancias muy bajas son consideradas por Patrick (1967, 1968) como especies raras.

En los análisis de agrupamiento se observó que E3 se diferencia por la ausencia de un grupo de diatomeas. El conjunto de factores que determinaron la variación en sentido espacial pueden interactuar dando como resultado una inhibición tanto en la adhesión como en el desarrollo algal. La interacción entre una baja profundidad y una alta irradiación pueden causar fotoinhibición celular. La radiación ultravioleta que se atenúa rápidamente con la profundidad, causa efectos inhibitorios directos sobre los sistemas fotoquímicos y puede, además, dañar las estructuras celulares (Reynolds 1986). Para las diatomeas planctónicas la fotoinhibición en la superficie es relativamente rápida (Reynolds 1986). Sin embargo los datos son escasos para diatomeas de ambientes lóticos de tipo ritrónicos.

El efecto de la luz puede manifestarse en la presencia y desarrollo de determinadas especies. *A. lanceolata* y *C. placentula* son afectadas positivamente en el desarrollo por la deficiencia de luz (Kawecka 1986). Ambas especies estuvieron presentes durante todo el período estudiado en E1, donde el porcentaje de sombra fue del 90%. Además, *C. placentula*, fue la especie dominante o subdominante la mayor parte del tiempo.

Es posible que en el Arroyo Guillermo la irradiación lumínica junto con la profundidad sean los factores que determinan las distintas comunidades de diatomeas epilíticas que se establecen en el sentido espacial. En consecuencia es necesario abordar futuras investigaciones para establecer los rangos de tolerancia de cada especie en relación a cada uno de los factores ambientales que regulan a esta comunidad.

**Agradecimientos.** Agradezco a la Dra. Beatriz Modenutti y al Dr. Esteban Balseiro por las sugerencias aportadas durante el desarrollo de este trabajo. Este trabajo fue financiado por subsidios de la Universidad Nacional del Comahue.

## Bibliografía

- Conover, R.J. 1980. Practical Nonparametric Statistics, 2ª Ed. John Wiley Sons, Inc. USA. 493 pp.
- Eloranta, P.V. 1982. Periphyton growth and diatom community structure in a cooling water pond. *Hydrobiologia* 96:253-266.
- Ferrario, M.E. 1975. Diatomeas del lago Puelo (Prov. del Chubut, Argentina), I. *Darwiniana* 19:207-284.
- Germain, H. 1981. Flore des diatomees, eaux douces et saumâtres. Société Nouvelle des Éditions Boubée, Paris, 441 pp.
- Hamilton, P. y H. Duthie. 1984. Periphyton colonization of rock surface in a boreal forest stream studied by scanning electron microscopy and track autoradiography. *J. Phycol.* 20:525-532.
- Homer, R.R. y E.B. Welch. 1981. Stream periphyton development in relation to current velocity and nutrients. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38:449-457.
- Hynes, H.B. 1976. *The Ecology of Running Waters*. University of Toronto Press, Toronto, 555 pp.
- Kawecka, B. 1974. Vertical distribution of algae communities in Maljovica Stream (Rilc-Bulgaria). *Pol. Arch. Hydrobiol.* 21:211-228.
- Kawecka, B. 1986. The effect of light deficiency on communities of sessile algae in the Olezyski Stream (Tatra Mts-Poland). *Acta Hydrobiol. (Cracow)* 28:379-386.
- McIntire, C.D. 1975. Periphyton assemblages in laboratory streams. 403-430 pp. En Whitton. B.A. (Ed.), *River Ecology*. Blackwell Scientific Publications, 725 pp.
- Orloci, L. y N.C. Kenkel. 1985. *Introduction to data analysis*. Internacional Co-operative Publishing House, USA, 339 pp.



- Patrick, R. 1967. The effect of invasion rate, species pool, and size of area in the structure of the diatom community. Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 58:1335-1342.
- Patrick, R. 1968. The structure of diatom communities in similar ecological conditions. Amer. Natur. 102:173-183.
- Patrick, R. 1977. Ecology of freshwater diatoms and diatom community. 284-332 pp. En Dietrich, W. (Ed.). The Biology of Diatoms. Blackwell Scientific Publications, London, 484 pp.
- Patrick, R. 1984. Diatoms as Indicators of Changes in Water Quality. 759-766 pp. En 8th. Diatoms Symposium 1984.
- Patrick, R. y CH. W. Reimer. 1966. The Diatoms of the United States. Vol. I, 11 (Part 1). Monographs of The Academy of Natural Sciences of Philadelphia. N° 13, Philadelphia.
- Paul, B.J. y H.C. Duthie. 1989. Nutrient cycling in the epilithon of running waters. Can. J. Bot. 67:2302-2309.
- Pryogle, P.A. y R.L. Lowe. 1979. Sampling and Interpretation of Epilithic Lotic Diatom Communities. 77-89 pp. En R.L. Weitzel, (Ed.), Methods and Measurements of Periphyton Communities: A Review. American Society for Testing and Materials, Philadelphia, 183 pp.
- Reynolds, C.S. 1986. The Ecology of Freshwater Phytoplankton. Cambridge Univ. Press. Londres. 365 pp.
- Rivera, P.; O.O. Parra; M. Gonzalez; V. Dellarossa y M. Orellana. 1982. IV. Bacillariophyceae. Manual Taxonómico de] Fitoplancton de Aguas Continentales. Universidad de Concepción, Chile, 97 pp.
- Stockner, J.G. y F.A.J. Armstrong. 1971. Periphyton of experimental lakes area, North Western Ontario. 1. Fish. Bd. Canada 28:215-229.
- Ward, J.V. 1989. The four-dimensional nature of lotic ecosystems. J. N. Am. Benthol. Soc. 8:2-8.
- Weitzel, R.L. 1979. Periphyton Measurements and Applications. 3-33 pp. En R.L. Weitzel (Ed.), Methods and Measurements of Periphyton Communities: A Review. American Society for Testing and Materials, Philadelphia, 183 pp.
- Weitzel, R.L.; S.L. Sanocki y H. Holecek. 1979. Sample Replication of Periphyton Collect from Artificial Substrates. 90-115 pp. En R.L. Weitzel (Ed.), Methods and Measurements of Periphyton Communities: A Review. American Society for Testing and Materials, Philadelphia, 183 pp.

Recibido: 4/3/92

Aceptado: 18/8/92

**Apéndice.** Diatomeas presentes en el Arroyo Guillermo en las tres estaciones de muestreo. El número indica la frecuencia absoluta de la especie sobre un total de 8 muestras; +, indica que fue dominante al menos una vez; \*, indica que fue subdominante al menos una vez.

**Appendix.** Diatoms present at the three sampling stations in Arroyo Guillermo. The value indicates the absolute frequency of the species over a total of 8 sampling dates; + indicates that the species was dominant at least once; \* indicates that the species was subdominant at least once.

ESPECIE	ESTACIONES		
	E1	E2	E3
1- <i>Achnanthes lanceolata</i>	8	6	4
2- <i>A. minutissima</i>	4*	2	4
3- <i>Amphora fontinalis</i>	3	6	4+
4- <i>A. ovalis</i>	1	-	-
5- <i>Ceratoneis arcus</i>	4	6*	5+
6- <i>Cocconeis placentula</i>	8+*	8+*	8+*
7- <i>Cyclotella planctonica</i>	4	3	-
8- <i>Cymbella cistula</i>	3	7+	5
9- <i>C. minuta</i>	2	4	4*
10- <i>Diatoma elongatum</i>	5	6	6
11- <i>D. hiemale</i>	6*	6*	7+*
12- <i>Diploneis subovalis</i>	3	2	1
13- <i>Epithemia sores</i>	1	-	-
14- <i>Epithemia</i> sp1	2	1	1
15- <i>Epithemia</i> sp2	2	1	-
16- <i>Epithemia</i> sp3	4*	1	-

ESPECIE	ESTACIONES		
	E1	E2	E3
17- <i>Eunotia lunaris</i>	2	2	-
18- <i>E. polydentula</i>	-	1	-
19- <i>Fragilaria virescens</i>	6	3	6*
20- <i>Fragilaria</i> sp1	1+	-	-
21- <i>Fragilaria</i> sp2	3	3+*	-
22- <i>Fragilaria</i> sp3	4*	2*	1
23- <i>Frustulia rhomboides</i>	3	1	1
24- <i>Gomphoneis</i> sp1	1	2	2
25- <i>Gomphonema acuminatum</i>	6	2	1
26- <i>G. angustatum</i>	8	7*	7+*
27- <i>G. gracile</i>	6	2	3
28- <i>Gomphonema</i> sp1	1	1	-
29- <i>Melosira patagonica</i>	8+	7*	6+*
30- <i>Melosira</i> sp1	-	6+	-
31- <i>Meridion circulare</i>	-	-	1
32- <i>Navicula radiosa</i>	6	7	3
33- <i>Navicula</i> sp1	7	5	5+
34- <i>Navicula</i> sp2	7	8	5
35- <i>Nitzschia acicularis</i>	5	5	4
36- <i>N. frustulum</i>	8	7	5
37- <i>N. linearis</i>	4	4	5
38- <i>Pinnularia gibba</i>	1	1	-
39- <i>Rhoicosphenia curvata</i>	8+*	8	4
40- <i>Suirella linearis</i>	2	-	-
41- <i>S. ovalis</i>	4	1	-
42- <i>Synedra ulna</i>	8+	8+	8*