

Composición y ciclo de pigmentos clorofílicos en las poblaciones del fitobentos del río Ter durante un período de nueve meses.

SERGI SABATER

Departament d'Ecologia. Facultat de Biologia. Universitat de Barcelona. Avda. Diagonal, 645. 08028 Barcelona.

Recibido: febrero 1988.

SUMMARY

Composition and seasonal variations of the chlorophyllic pigments in phytobenthos assemblages of the Ter river along a nine-month period. Dynamics of pigments were studied in eighteen sites in the Ter river basin during a nine-month period. Chlorophyll *a* has been revealed as the most abundant form of chlorophyllic pigments through an HPLC analysis. Highest chl *a* concentrations were observed downstream the reservoirs (around 300 mg/m²) and in some calcareous tributaries. Minimal values were recorded in the headwaters (20-50 mg/m²) and in some siliceous mountain tributaries. Spring and summer were the periods when the chl *a* concentration reached the highest values in the basin, with lower ones in winter. The phaeopigment concentration was important during summer and winter, but was near to zero during spring, suggesting chl *a* was completely active at this time. The D₄₃₀/D₆₆₅ ratio was around 2 always. Correlation analysis and PCA carried out between physico-chemical variables and chl *a* values suggested a clear arrangement with salinity and nutrient concentration. In fact, a stepwise regression analysis carried out with the five first principal components of PCA, pointed out that the pigment concentration is a result of the linear combination of river salinity (space) and water flow (time). The sites of the middle stretch in the axis of the river, seem to be the most favoured by this combination, mainly during spring and summer.

KEYWORDS: phytobenthos, chlorophyll *a*, phaeopigments, salinity, eutrophic conditions.

PALABRAS CLAVE: fitobentos, clorofila *a*, feopigmentos, mineralización, eutrofia.

INTRODUCCIÓN

Los principales productores primarios en el río Ter son las algas bentónicas que se desarrollan en su cauce. Los macrófitos que aparecen principalmente en la parte media del río (PEÑUELAS & SABATER, 1987), o el fitoplancton que se encuentra de forma modesta en su desembocadura (SABATER, 1988), tienen una importancia limitada en el balance total de la producción primaria en el río.

La clorofila *a* ha sido utilizada como representación de la concentración total de pigmentos de las poblaciones de algas. Este enfoque se ha utilizado para seguir las variaciones espaciales y temporales de la

concentración de clorofila *a* durante nueve meses en un buen número de estaciones del eje del río Ter, así como de algunos de sus afluentes.

Por otra parte, la acumulación de biomasa que se produce en el bentos, es decir, de células de algas muertas, comporta la existencia de feofitinas y otros productos que se mezclan con la clorofila *a* (TETT *et al.*, 1978). A fin de distinguir entre las distintas formas de clorofila y de sus productos de degradación, nosotros hemos utilizado la técnica de cromatografía líquida de alta presión (HPLC) en las muestras del río Ter. Paralelamente, también se ha seguido la dinámica de los feopigmentos en el mismo río durante nueve meses.

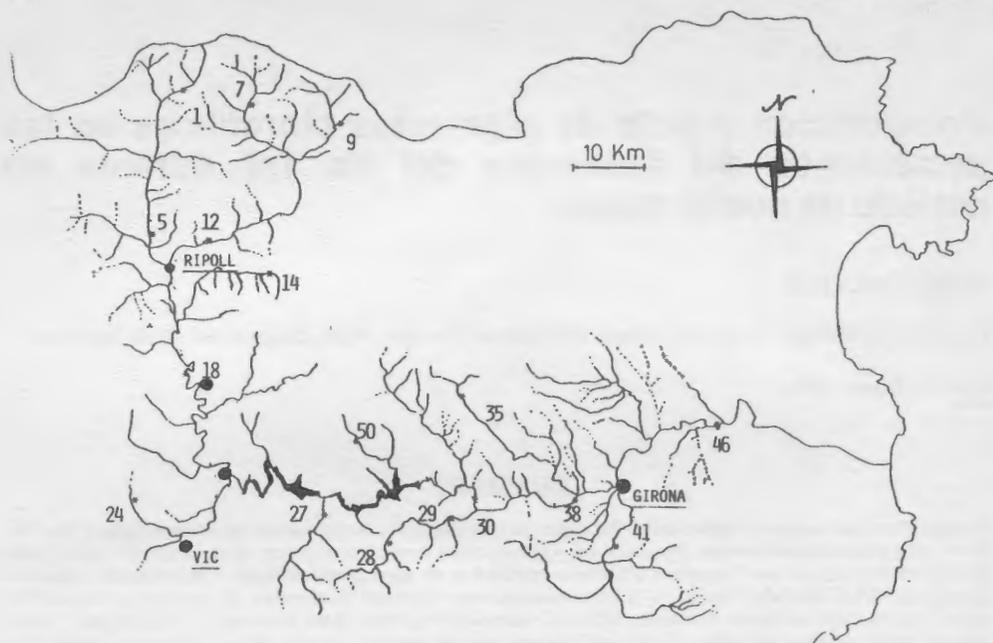


FIG. 1. Mapa de la cuenca del río Ter con la localización de los puntos de muestreo. *Sampling sites in the Ter river drainage basin.*

Es preciso señalar la falta de datos acerca de los pigmentos fotosintéticos en los ríos de España. Un estudio muy completo acerca de la dinámica de los pigmentos fitobentónicos de las aguas del río Manzanares (NIETO, 1967) destaca casi como único exponente. Aparte de medidas dispersas (MARGALEF, 1983) y de datos sobre briófitos acuáticos (PEÑUELAS, 1985), no es posible señalar más que otras observaciones más o menos puntuales.

ÁREA DE ESTUDIO

Dieciocho estaciones, repartidas por toda la cuenca del río Ter, fueron escogidas para estudiar la concentración y la variación espaciotemporal de la concentración de clorofila *a* y sus productos de degradación (fig. 1). Ocho de ellas están situadas en el eje del río, mientras que el resto fueron escogidas en los afluentes más importantes. Las principales características fisiográficas de cada una de ellas están definidas en la

tabla I. Una descripción de la fisicoquímica de sus aguas puede hallarse de forma detallada en SABATER (1987). La numeración de las estaciones corresponde a la que tenían en un programa más amplio de estudio del río Ter realizado simultáneamente al estudio de los pigmentos.

MATERIAL Y MÉTODOS

Las muestras fueron recogidas durante el período comprendido entre Enero y Setiembre de 1983. Otras muestras para el análisis de HPLC lo fueron de forma puntual del 8 al 10 de Julio de 1986. Los pigmentos se estimaron a partir de las algas que crecen sobre las piedras en el cauce del río. Para no infravalorar la presencia de las especies incrustantes, muy importantes en numerosos tramos, se tomaron las piedras enteras lo que, por otra parte, ha resultado en una cierta complicación metodológica. Las muestras se recogían por triplicado y

TABLA I. Localización y principales características fisiográficas de los puntos de la cuenca del río Ter en que se siguió la dinámica de los pigmentos durante nueve meses. *Location and main physiographical features of the sites in the river Ter watershed where the pigment dynamics was studied.*

PUNTO LOCALIZACION	U.T.M.	ALTURA s.n.m. km a la cabecera (m)		SUBSTRATO
1. Freser en Rialp	DG 323907	1300	8	grandes rocas
5. Freser a 1.5 km de Campdevàno	DG 314766	740	21	rocas y cantos
7. Ter en Setcases	DG 427933	1300	6.2	rocas
9. Tort, a 3 km de Camprodon	DG 514866	1000	7.5	rocas
12. Ter, a 6 km de S. Joan de les A.	DG 353745	720	37	cantos y limos
14. Vallfogona, entrada población	DG 445717	850	2.5	cantos
18. Ter, la Mambra	DG 363597	540	56	cantos y limos
24. Gurri, 7 km de Vic	DG 315423	580	5	limos
27. Major, Puente de la Malafogassa	DG 514430	470	15	cantos y rocas
28. Osor, Sant Miquel	DG 596409	590	9	cantos
30. Ter, La Cellera de Ter	DG 692467	160	119.5	cantos
33. Brugent, Amer	DG 676503	185	16	rocas y limos
35. Llémna, 3km de S. Aniol de F.	DG 674579	340	7.5	cantos
38. Ter, Bescanó	DG 799469	98	133	cantos
41. Onyar, Fornells de la Selva	DG 844118	85	20.5	cantos
46. Ter, Flaça	DG 965565	30	160	cantos y limos
49. Les Gorgues, l'Esquirol	DG 480531	620	--	limos
50. Rupit	DG 556533	840	4	cantos y losas

siempre en zonas de corriente, se envolvían inmediatamente en papel de aluminio y se congelaban. En este estado eran transportadas al laboratorio, donde se almacenaban hasta la extracción de los pigmentos. Las clorofilas pueden conservarse, sin extraerse y congeladas, hasta dos meses (HOLM-HANSEN & REIMAN, 1978).

Las concentraciones de pigmentos han sido referidas a unidades de superficie de piedra del río. En el laboratorio se ha medido la superficie funcional de cada piedra, es decir, la ocupada por algas, cubriéndolas con papel de aluminio, cuya superficie se calculaba posteriormente mediante un planímetro (Li-Cor 3100).

La extracción de los pigmentos se realizó en la oscuridad a 4 °C durante 24 horas. El medio de extracción utilizado fue metanol al 95 %, disolvente especialmente indicado con las algas filamentosas e incrustantes (MARKER 1972; JONES, 1977), y de eficacia similar con las diatomeas que la acetona (HOLM-HANSEN & RIEMANN, 1978; TOLSTOY, 1980). No se utilizó la abrasión, dado que la acidez natural del interior de las células puede descomponer la

clorofila *a* en sus productos de degradación (SESTAK, 1971). Contrariamente, se sumergía la piedra entera en metanol agitando suavemente. Una pequeña cantidad de carbonato magnésico se añadía a la muestra para tamponarla. Una vez finalizado el tiempo de extracción, para reducir la turbidez, la muestra se filtraba mediante un filtro de fibra de vidrio Millipore. Estos filtros pueden retener partículas de 0.5 µm, por lo cual son más apropiados que los Whatman GF/C, que tienen un poro de 0.7 µm (SHELDON 1972).

Los productos de degradación de la clorofila (clorofilidas, feofitinas, feofórbidos) representan una fracción importante en el bentos. Dado, por tanto, que allí la clorofila sólo es parcialmente activa, el método utilizado para el cálculo de las concentraciones ha sido el de LORENZEN (1967), modificado a partir de la adaptación que MARKER (1972), MARKER *et al.* (1980, 1980a) y RIEMANN (1978, 1982) han efectuado para el metanol al 95 %. En el caso del presente trabajo, la ecuación que se ha utilizado para la lectura espectrofotométrica ha sido la siguiente:

$$Cl a = \frac{A K (665a - 665d) V}{S l}$$

donde:

Cl a = concentración de clorofila a (en mg/m²).

A = coeficiente de absorción específica de la clorofila a (11.62).

K = coeficiente de acidez, constante calculada a partir de la relación máxima que existe entre la clorofila a antes y después de la acidificación en el caso de que no haya productos de degradación (2.69).

V = volumen de disolvente utilizado en la extracción.

S = superficie a la que se refiere el extracto.

l = longitud de la cubeta (1 cm).

665a = absorbancia a 665 nm antes de acidificar, corregida para la turbidez del extracto a 750 nm.

665d = absorbancia a 665 nm después de acidificar, corregida para la turbidez del extracto a 750 nm.

La lectura de las absorbancias se realizó en un espectrofotómetro Perkin-Elmer de doble haz, utilizando cubetas de cuarzo de un centímetro de recorrido óptico. La acidificación se realizó en la propia cubeta del espectrofotómetro con unas gotas de ácido clorhídrico 0.003 M durante tres minutos (MOED & HALLEGRAEF, 1978). A causa de la posterior caída de pH, se neutralizó el extracto con carbonato magnésico purificado, aproximadamente unos 25 mg (HOLM-HANSEN & RIEMANN, 1978). Aunque con su utilización se corre el riesgo de infravalorar las feofitinas, que podrían quedar adsorbidas (RAI, 1980; MARKER *et al.*, 1980), parece más eficaz que otros productos también utilizados para la neutralización, como la dimetil anilina (MARKER *et al.*, 1980).

La metodología aplicada a la técnica de cromatografía líquida de alta precisión (HPLC) proviene de FALKOWSKI & SUCHER (1981), y ha sido puesta a punto en el Servei d'Anàlisi de la Facultat de Biologia. El programa de elución utilizado tenía una duración de 15 minutos. En él, el espectrofotómetro leía a 655 nm, mientras que el fluorímetro tenía la excitación a 430 nm y la emisión a 655 nm. El tiempo de

aparición de las diversas formas de clorofila y de sus productos de degradación se determinó usando patrones estándar SIGMA.

RESULTADOS

VALORES Y DINÁMICA DE LA CLOROFILA a

A partir de los resultados de HPLC se comprobó que la forma predominante de clorofila era la a, aunque en algunos casos (como en el punto 30) la presencia de la forma b era importante. Por otro lado, la participación de la forma b es casi nula en las estaciones de cabecera. Parece, por tanto, adecuado considerar a la forma a como representativa del conjunto de pigmentos. A este respecto, la cantidad media de clorofila a en el Ter es de 168 mg/m² (superficie correspondiente a la cara superior de las piedras), con una dispersión estadística de 102 mg/m². En el río, las comunidades bentónicas tienen una distribución de contagio (TETT *et al.*, 1975), lo que comporta una marcada heterogeneidad en los extractos de las distintas réplicas de cada muestra. Por este motivo, los valores medios de cada muestra tienen asociada una elevada varianza, en algunos casos más elevada que la media. Hay que valorar los resultados de la concentración de clorofila a media para los diversos tramos del río en función de esta elevada varianza (tabla II).

Los valores máximos de clorofila a se observan en los puntos 30 y 38 del eje del río (del orden de 300 mg/m²) y en los afluentes Brugent (T33) y Llémena (T35), también con valores parecidos. Los valores mínimos se dan en la cabecera (con concentraciones del orden de 20-50 mg/m²) y en los afluentes silíceos (río Major, río Osor), donde se encuentran valores que oscilan entre 75 y 80 mg/m². Excepcionalmente, en el punto 9 (río Tort), la media de la concentración de clorofila es de 130 mg/m². En cuanto al eje principal del

TABLA II. Valores de la concentración de clorofila *a* en los diversos tramos de la cuenca del río Ter. Se indica de manera esquemática los tipos de poblaciones de algas presentes en cada segmento. *Chlorophyll a concentration in different stretches of the river Ter basin. The most important algal assemblages are pointed out.*

ESTACIONES	POBLACIONES DE ALGAS	SITUACIÓN	MEDIA	DESV. TIP.
1, 7, 9	incrustantes, <i>Hydrurus</i>	cabeceras altas	65.4	56.4
5, 12	<i>Cladophora</i> , diatomeas	cabeceras bajas	112.1	49.3
18	<i>Cladophora</i> , diatomeas	tramo medio antes de los embalses	133.0	--
30, 38	diatomeas	tramo medio después de los embalses	300.3	20.2
46	diatomeas	tramo final del río	247.2	--
14, 24, 50, 35	incrustantes, diatomeas	afluentes calcáreos	202.6	114.72
27.8	diatomeas	afluentes silíceos	81.1	0.14

río, la clorofila pasa progresivamente de valores del orden de 20 mg/m² a otros de 100-200 mg/m² y, en fin, a otros de 800-1000 mg/m² en las cercanías de la desembocadura. En general, se observa que la concentración de clorofila *a* aumenta aguas abajo en el río, dándose los valores más altos en los puntos situados después de los embalses.

Los valores de clorofila *a* experimentan importantes variaciones según las distintas épocas del año. La media de la concentración de clorofila *a* para cada campaña y todas las estaciones del eje del río es manifiestamente más elevada en primavera, así como, de manera más secundaria, en verano (fig. 2). Es en invierno cuando aparecen los valores más bajos. Sin embargo, la variabilidad espacial (representada por la desviación estándar) se estabiliza durante la primavera, sugiriendo una gran homogeneidad entre todas las estaciones durante esa época.

La distribución espaciotemporal de las concentraciones de clorofila *a* en los puntos del eje principal del río (incluyendo el río Freser) está representada en la fig. 3. En las cabeceras no se observaron máximos destacados durante el año, excepto en primavera, en que se alcanzaron valores cerca de 400 mg/m² en los puntos 9 y 12, durante el mes de Marzo. En invierno, las concentraciones de clorofila fueron las más

bajas del año, aunque se dieron máximos aislados (como en el punto 5, en Enero, donde se registraron 200 mg/m²). En el tramo medio y final del río los valores fueron máximos en primavera y verano, junto con otros más puntuales en invierno. Los puntos situados antes de los embalses (12 y 18) tuvieron máximos moderados, pero en los situados aguas abajo del embalse de Sau (30 y 38) se encontraron valores medios de 400-500 mg/m² en primavera y verano. En el punto 46, situado a unos pocos kilómetros de la desembocadura, en verano

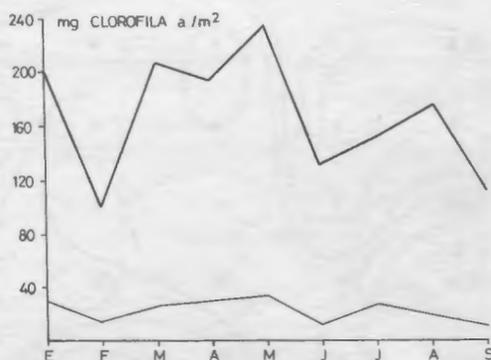


FIG. 2. Media (línea superior) y desviación típica (trazo inferior) de las concentraciones de clorofila *a*/m² para cada época de muestreo y todas las estaciones estudiadas. *Means (above) and standard deviation (below) of the chlorophyll *a*/m² concentrations for each sampling season and all the studied sites.*

se dieron concentraciones de 600-1000 mg/m^2 de clorofila *a*.

Por lo que respecta a los afluentes, los puntos 14, 27 y 28 (los dos últimos recorriendo substratos silíceos, el primero calcáreo) registraron un máximo de clorofila *a* en primavera, bastante más generalizado que en las cabeceras (valores de 100 mg/m^2), que se continuó con otro más suave en verano.

En otros afluentes calcáreos o que atraviesan áreas ricas en yesos, los valores de primavera fueron los más importantes (entre 350-450 y hasta 500 mg/m^2 en el punto 50 en Abril), mientras que en verano volvieron a ser notables, pero de forma más moderada.

VALORES DE FEOPIGMENTOS EN EL RÍO: SU DISTRIBUCIÓN EN EL ESPACIO Y EN EL TIEMPO

Como se pone de manifiesto a partir de los cromatogramas obtenidos mediante HPLC, los productos de degradación de las clorofilas no son, como podría esperarse, feofitinas. En todos los puntos estudiados durante el 8-10 de julio de 1986 este producto no fue detectable. En cambio, algunos productos de rápida aparición (presumiblemente atribuibles a clorofilidas) representaban entre un 12 y un 85 % en los cromatogramas (fig. 4). Por lo tanto, utilizamos el término feopigmentos en el sentido más amplio posible.

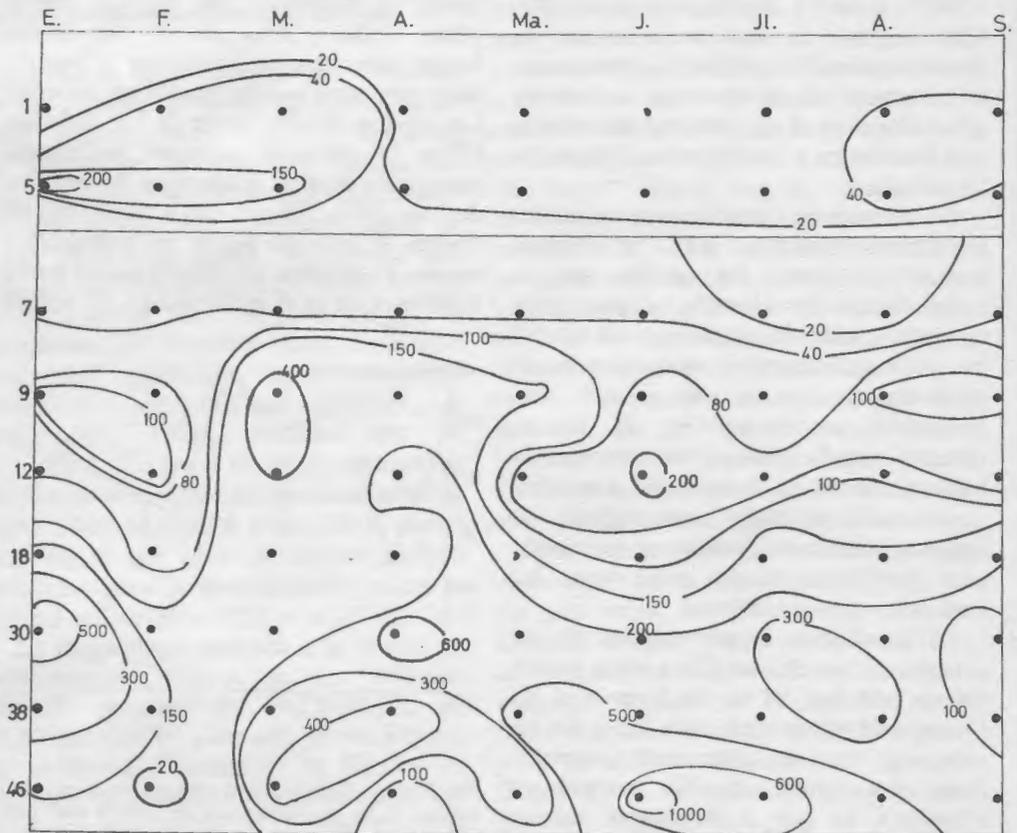


FIG. 3. Distribución espaciotemporal de la clorofila *a* en las estaciones del eje del río. *Distribution in space and time of the chlorophyll a concentrations in the sites along the main river.*

Los valores estimados mediante la ecuación espectrofotométrica de LORENZEN (1967) permiten observar una media de 14.8 mg/m^2 para todo el río, pero con una desviación estándar elevada a causa de la gran variabilidad entre unos y otros puntos (29.6 mg/m^2). Las concentraciones más elevadas aparecieron durante el invierno (fig. 5), llegando a 20 mg/m^2 en el punto 5 durante Enero, y a finales de verano, con valores del orden de 15 a 30 mg/m^2 . Exceptuando algunos otros máximos aislados (como el que puede observarse en el punto 12), los feopigmentos fueron poco importantes, en muchos casos indetectables, durante la primavera y el verano.

Por lo que respecta a los afluentes, las concentraciones de los feopigmentos siguieron un comportamiento análogo al descrito para el eje del río, con máximos en invierno (hasta 9 mg/m^2 en el punto 24 durante Enero) y otros valores menos elevados durante el verano.

Según estos resultados, los feopigmentos son abundantes cuando la clorofila *a* registra sus valores más bajos (en invierno) o cuando las poblaciones de algas envejecen (en verano). En cambio, la clorofila es

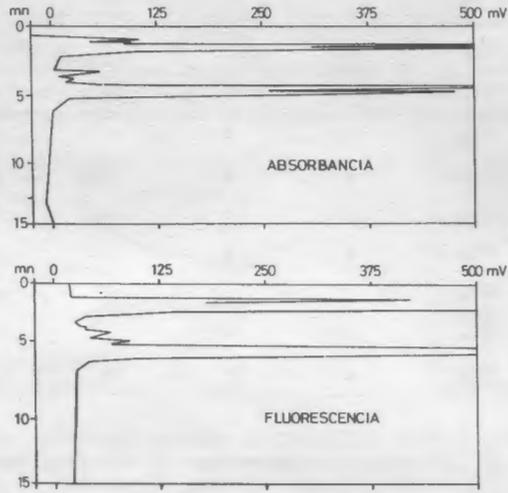


FIG. 4. Cromatograma del extracto metanólico del punto 30 (aguas abajo de los embalses) obtenido mediante el detector de fluorescencia (abajo) y con el detector de absorbancia (arriba). *Chromatogram of the methanol extract of the site 30 (downstream of reservoirs) from the fluorescence (down) and absorbance (top) detectors.*

mayoritariamente activa en primavera, cuando las poblaciones registran su máximo crecimiento.

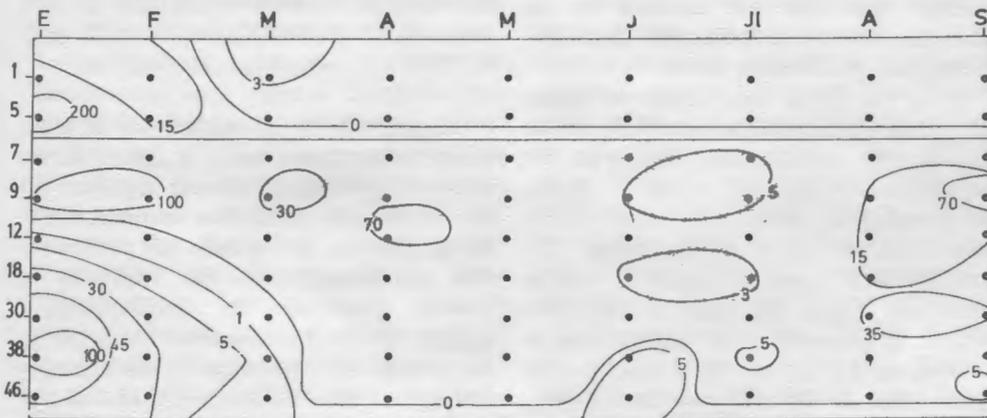


FIG. 5. Distribución espaciotemporal de la concentración de feopigmentos en las estaciones del eje del río. *Distribution in space and time of the pheopigments concentration along the main river.*

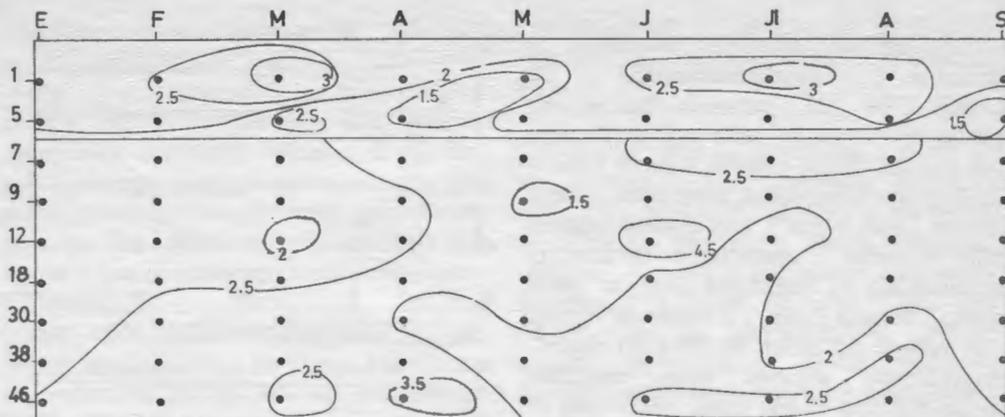


FIG. 6. Distribución espaciotemporal del índice D_{430}/D_{665} en las estaciones del eje del río. *Distribution in space and time of the D_{430}/D_{665} ratio along the main river.*

VALORES DEL ÍNDICE D_{430}/D_{665} : SU DISTRIBUCIÓN EN EL ESPACIO Y EN EL TIEMPO.

Este índice, debido a MARGALEF (1954) es uno de los más adecuados para identificar el estado fisiológico de las poblaciones de algas. NIETO (1967) lo compara favorablemente con otros índices (como el cociente clorofila *b*/clorofila *a*, o el clorofila *c*/clorofila *a*). Sus valores son bajos en los momentos en que existe un crecimiento más activo en la población, mientras que son más elevados en las poblaciones menos juveniles (MARGALEF, 1954, 1963; ESTRADA, 1978).

En el río Ter el valor medio del índice D_{430}/D_{665} fue siempre bajo en el eje del río (fig. 6) y en sus afluentes (media de 2.1, desviación estándar de 0.18). Ocasionalmente, aparecieron valores de 3 o más; el más elevado (e insólito) fue de 4.5 y corresponde al punto 12 durante el mes de Junio. Los valores más bajos se observaron durante la primavera y el verano, con un mínimo de 1.5 en las estaciones situadas aguas abajo de los embalses (puntos 30 y 38). En cambio, en el punto 46, fueron frecuentes los valores más altos, posiblemente a causa del estancamiento de sus aguas. En el río Freser los valores también fueron bajos, pero hacia el final de

la primavera y verano aparecieron algunos más elevados (2.5-3).

En los afluentes el índice tiene un comportamiento parecido. Mientras que en los ríos Vallfogona (14), Rupit (50) y Gurri (24) casi no existió variación respecto del valor 2, en el río Major (27) y en el Brugent (33) el índice disminuyó suavemente en primavera. En el Llémena los valores fueron siempre muy bajos (media de 1.76), llegando a un mínimo de 1.4 en Abril.

RELACIONES EXISTENTES ENTRE LOS PARÁMETROS PIGMENTARIOS Y LAS VARIABLES FÍSICOQUÍMICAS DE LAS AGUAS

La dinámica de las poblaciones de algas y, en consecuencia, la de la concentración de clorofila, depende, en cada segmento del río, de diversos parámetros ambientales. A fin de dilucidar los factores que pueden ser más determinantes, se ha realizado un análisis estadístico de correlaciones y regresiones (ACP), tomando un grupo de parámetros fisicoquímicos de las aguas, y los pigmentarios. Entre los primeros se han utilizado: temperatura, pH, conductividad, alcalinidad, concentraciones de oxígeno, nitratos, nitritos, amonios, fosfatos, sulfatos, silicatos, cloruros, así como los iones de calcio, magnesio, sodio, potasio y hierro, el

TABLA III. Correlaciones de la clorofila *a* con las variables fisicoquímicas según el coeficiente de Pearson. * = p.1, ** = p.05 y *** = p.001, n= 12 para cada estación, n= 131 para las correlaciones globales. Los puntos 1, 12, 14, 30, 35, 38, 46 y 50 no tenían ninguna correlación significativa y han sido excluidos. *Chlorophyll a and physico-chemical variable correlations (Pearson coefficient). * = p.1, ** = p.05 and *** = p.001, n= 12 for each sampling site, n= 131 for the global correlations. Sampling points 1, 12, 14, 30, 35, 38, 46 and 50 are not included because correlation were not significative there.*

	5	7	9	18	24	27	33	GLOBAL
Campaña	-0.73**	-0.66*	-	-	-	-	-	-
Alcalinidad	-	-	-	-	-	-	-	0.51***
Oxígeno	-	-	0.66*	-	-	-	-	-
Nitrógeno	-	-	-0.79**	-	-	-0.64*	-	-
Amonio	-	-	-	-	-	-	0.69*	0.32***
Fosfato	-0.68**	-0.66**	-	-	0.71	-	-	0.36***
Silicato	-	-0.66**	-	-	-	-	-	-
Caudal	0.61*	0.66**	-	-0.89**	-	-	-	0.21**
Altitud	-	-	-	-	-	-	-	-0.55***

caudal, la altitud del punto de estudio, la distancia del punto a la desembocadura, el área del punto y el área propia. Como parámetros pigmentarios se ha utilizado la concentración de clorofila *a* y de feopigmentos por metro cuadrado de piedra colonizada, y el índice D₄₃₀/D₆₆₅.

Unos pocos parámetros fisicoquímicos aparecen significativamente correlacionados con la concentración de clorofila *a* (Tabla III). Así existe una correlación positiva con los fosfatos en los puntos 24 (Gurri) y 33 (Brugent), mientras que es negativa con esta variable en las cabeceras del Ter (7) y del Freser (1). La correlación con el oxígeno es positiva en el punto 9, lugar que junto con el 27 aparece negativamente correlacionado con los nitratos.

Correlaciones globales significativas pueden observarse entre la clorofila *a* y la alcalinidad, los amonios, fosfatos y caudal (positivas) y con la altura (negativa) (tabla III). Estos resultados se han explorado mediante un análisis de regresiones, tomando los pigmentos como variable dependiente y todas las demás como independientes. Los resultados aparecen representados en la fig. 7. Cabe observar que la regresión con la alcalinidad (fig. 7A) y con la altura señalan un importante componente espacial, donde las estaciones se disponen de arriba a abajo en el río. En la regresión con el amonio (fig. 7C), las estaciones de cabecera ocupan una posición inferior a la recta, mientras que las aguas después de los embalses, junto con algunos

afuentes, quedan desplazadas en la parte superior de la misma. Una separación parecida se observa en la regresión con los fosfatos (fig. 7B). En cambio, la regresión con el caudal (fig. 7D) sólo es significativa en las estaciones del eje del río (puntos 12, 18, 30, 38 y 46), pareciendo las demás independientes de este parámetro. Por lo que respecta a las correlaciones entre las variables fisicoquímicas y los demás parámetros pigmentarios, cabe destacar únicamente un valor significativo entre la temperatura y los feopigmentos ($r = -0.344$, $p < 0.001$), y en menor medida con el cociente D₄₃₀/D₆₆₅ ($r = -0.354$, $p < 0.01$).

La ordenación conjunta de los parámetros fisicoquímicos y de la clorofila *a*, se estudió mediante un ACP. Se obtuvieron cinco ejes interpretables (en conjunto el 73.4% de la varianza), aunque sólo en el primero (38% de la varianza) y cuarto (5% de la varianza) la clorofila ocupaba una posición significativa. La representación de los ejes I y II, y III y IV aparece en la fig. 8. El primer eje puede caracterizarse por el conjunto de variables que definen la mineralización de las aguas del río (conductividad; alcalinidad, aniones, cationes); la clorofila aparece cercana a este grupo de variables fisicoquímicas. El cuarto eje aparece definido por la oposición silicatos-hierro, y separa un grupo de variables entre las que se encuentran los silicatos, el amonio, el pH, la clorofila *a* y los nitratos. Respecto del segundo eje -el caudal del río-, y del tercero -el factor tiempo- la clorofila no tiene peso

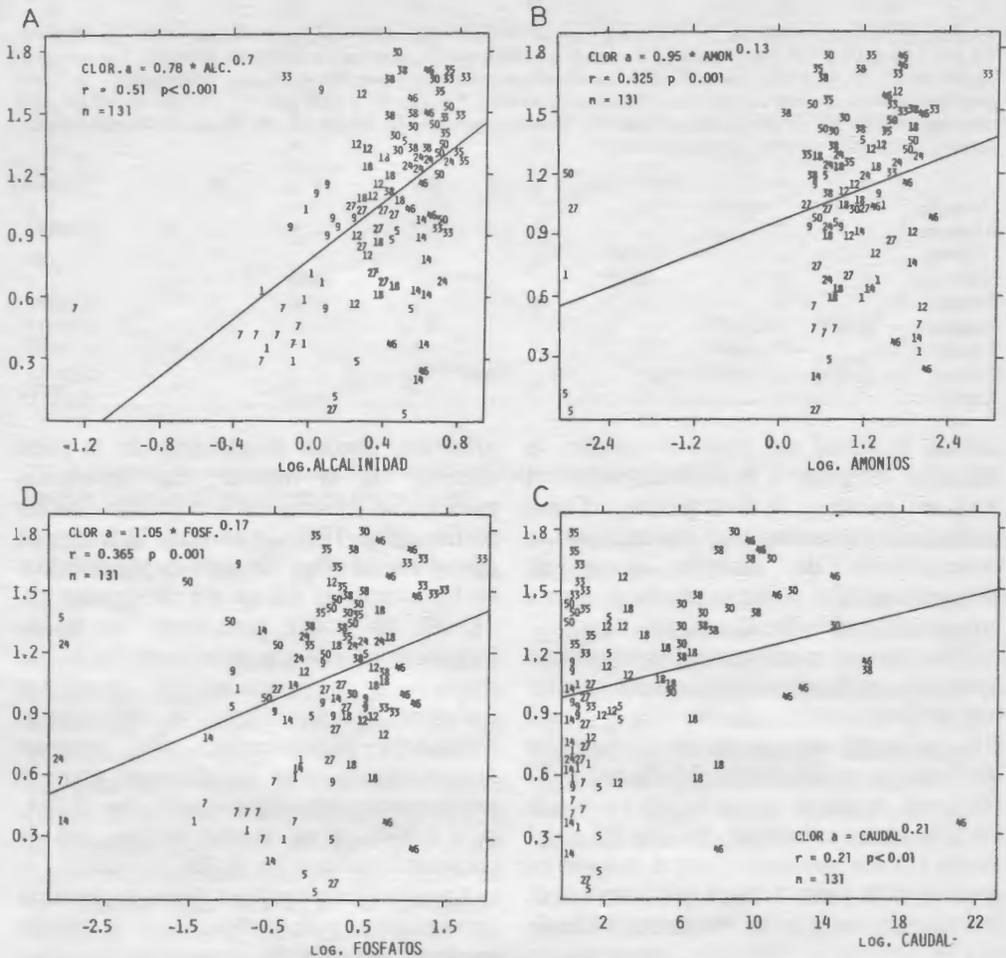


FIG. 7. Regresión lineal entre los valores transformados logarítmicamente de la clorofila *a* y: A) log. alcalinidad; B) log. amonio; C) log. fosfatos; D) log. caudal. *Linear regression analysis between logarithmic values of chlorophyll a concentration and: A) log. alkalinity; B) log. ammonia; C) log. phosphate; D) log. flow.*

relevante. Parece, por tanto, que el factor espacio en el río (el primer eje del análisis) influye marcadamente en la distribución de la clorofila *a*. La representación de los *scores* de los ejes I y IV permite observar la disposición de las estaciones del eje, desde la cabecera a la desembocadura (fig. 9). En cuanto a los afluentes, las muestras del punto 24 (Gurri) tienen un peso destacado en la parte positiva del eje I, de manera similar al punto 33. El resto, no pesa de forma notable en este eje. En cambio los puntos 35 y 33, y en menor medida el 27, tienen una importancia destacable en el eje

IV, que de este modo separa las estaciones de sustrato silíceo en que se observan elevadas concentraciones de clorofila. Los puntos 30, 33, 38 y 46, así como el 24, registraron elevadas alcalinidades y valores importantes de nutrientes, a la vez que concentraciones notables de clorofila *a*. Los puntos en que se encontraban valores importantes de clorofila, pero baja alcalinidad, son separados por el cuarto eje.

Con el fin de definir las relaciones preferentes entre las variables pigmentarias y las fisicoquímicas, se ha realizado un análisis de regresión lineal múltiple paso a

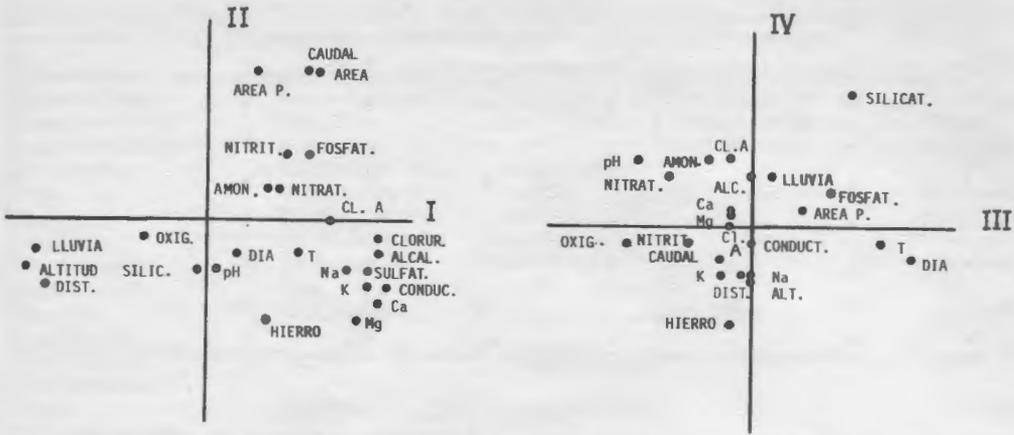


FIG. 8. Representación de los ejes I y II (izquierda) y III y IV (derecha) del análisis de componentes principales realizado conjuntamente con las variables ambientales y los valores de clorofila a del río Ter. *Plot of the principal components analysis (axis I and II, left; axis III and IV, right) carried out with the environmental variables and the chlorophyll a concentration of the river Ter.*

paso, tomando la concentración de clorofila como variable dependiente. Las variables independientes fueron los cinco primeros ejes de un ACP realizado, esta vez, sin el concurso de la clorofila. Estos cinco ejes tienen una interpretación casi idéntica a la que hemos descrito anteriormente y, en conjunto, resumen el 74.5% de la varianza (50.7%, 19.6%, 15%, 8.5% y 7%, respectivamente). De este análisis resulta la siguiente recta de regresión:

$$Cl_a = 1.064 + 0.206 F1 + 0.137 F2 + 0.053 F4 + 0.063 F5 - 0.034 F3 \quad (\text{recta 1})$$

La comparación entre los valores reales y los esperados a partir de la ecuación es significativa ($r = 0.619, p < 0.001, n = 131$). La significación baja escasamente ($r = 0.582, p < 0.001, n = 131$) cuando se eliminan de la ecuación sus tres últimos elementos, todos con coeficientes cercanos a cero:

$$Cl_a = 1.06 + 0.206 F1 + 0.137 F2 \quad (\text{recta 2})$$

Por tanto, la concentración de los pigmentos resulta de la combinación lineal de la mineralización (espacio) y del caudal (tiempo). La representación de las diferencias entre los valores esperados y los

reales es muy ilustrativa (fig. 10). Las diferencias son muy importantes en las cabeceras del Ter y del Freser (puntos 1 y 7). Por campañas, la de Febrero es la que aparece más diferenciada. En cambio, se observan diferencias mínimas en el tramo medio del eje del río durante la primavera y el verano. Es en estos puntos y situaciones en que la combinación de los dos factores logra un punto óptimo.

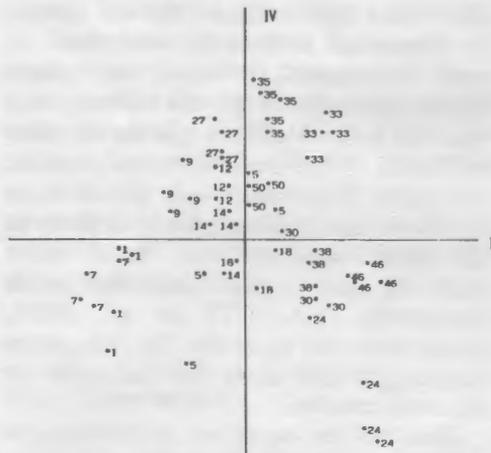


FIG. 9. Representación de los casos correspondientes a los ejes I y IV del ACP, en los cuales la concentración de clorofila a tiene un peso destacado. *Plot of the scores from axis I and IV of the PCA, where chlorophyll a concentration reaches an important load.*

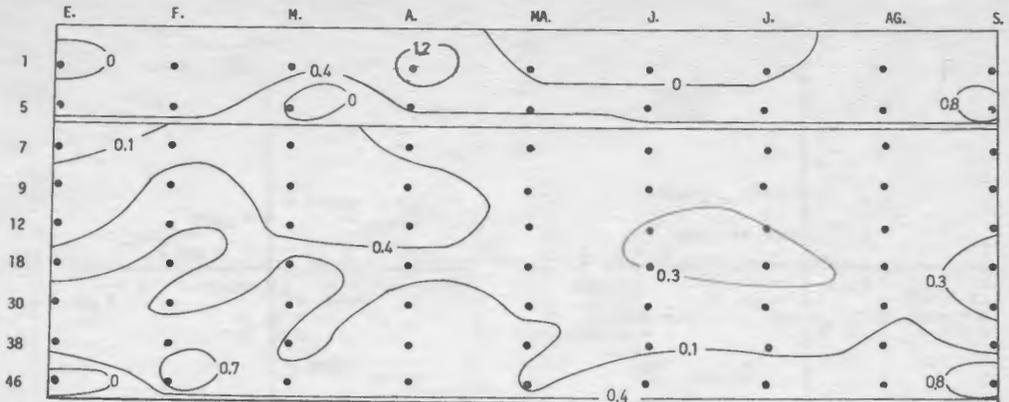


FIG 10. Representación espaciotiempo de las diferencias absolutas registradas entre los valores reales y los esperados en la aplicación del modelo de funcionamiento de la concentración de clorofila *a* en el río en función de los parámetros fisicoquímicos. *Absolute differences in space and time between the observed and the expected values derived from the model of chlorophyll *a* respect to physico-chemical variables in the river Ter.*

DISCUSIÓN

Los valores de clorofila *a* que se encuentran en las poblaciones fitobentónicas del río Ter son muy parecidas a las que existen en otros sistemas lóticos del hemisferio norte (tabla IV). Los altos valores de clorofila que se observan en el Ter no concuerdan con la idea extendida en tiempos recientes y que tiende a infravalorar la trascendencia de las algas como base alimentaria del ecosistema fluvial. Aunque no disponemos de datos del metabolismo de estos productores primarios, los valores encontrados sugieren que nos hallamos muy lejos del pobre 11-27 % que les reconoce NAIMAN (1983) en ecosistemas boreales. Asimismo, la aseveración de que el río es un sistema que actuaría como heterótrofo en su tramo superior, más tarde como autótrofo, para acabar finalmente en la heterotrofia (VANOTTE *et al.*, 1980), parece poco útil en el río Ter, que parece comportarse casi en su totalidad como un sistema autótrofo.

En el río Ter, los valores de clorofila son más elevados en los afluentes que circulan por encima de sustratos calcáreos (Rupit, 50 o Gurri, 24), que en los silíceos (Major, 27). Este hecho parece ser una constante

(ODUM, 1957; MARKER & CASEY, 1981; MARGALEF, 1983; ELORANTA & KUNNAS, 1979; JOHANSSON, 1979). Análogamente, la tendencia observada en el Ter es que la concentración de clorofila *a* está en estrecha relación con la mineralización de las aguas, lo que parece ser generalizable en los ríos. NAIMAN & SEDELL (1981) observan que el 64% de la producción total en una cuenca se da en los ríos de orden 7 a 9, lo que estaría relacionado con la mayor mineralización y arrastre de nutrientes de las partes bajas de los ríos.

Las diferencias espaciales dentro de la cuenca hay que explicarlas a partir de un buen número de factores que actúan conjuntamente, afectando a las poblaciones del fitobentos. Entre estos factores se encuentran, además del tipo y naturaleza del sustrato, la temperatura, la cantidad de luz y nutrientes (HYNES, 1975), así como la velocidad de la corriente y la cantidad de flujo (ANTOINE & BENSON-EVANS, 1982; TETT *et al.*, 1978). Sobre sustrato arenoso se encuentran concentraciones mucho más bajas de clorofila que en otros tramos de sustrato más duro (DUFFER & DORRIS, 1966). Hay diferencias importantes entre tramos forestados y que,

TABLA IV. Valores de clorofila *a* (en mg/m^2) observados en distintos ecosistemas lóticos del hemisferio norte. *Chlorophyll a values (mg/m^2) recorded in different lotic ecosystems of the northern hemisphere.*

Pequeños ríos	British Columbia, USA	STOCKNER & SHORTREED (1976)	1,6-2,3
Camation Estuary	British Columbia, USA	STOCKNER & SHORTREED (1976)	10,7
Logan River, cañón	Utah, USA	Mc CONNELL & SIGLER (1959)	150-300,0
Logan River, abierto	Utah, USA	Mc CONNELL & SIGLER (1959)	750,0-1400
Silver Springs	Florida, USA	ODUM (1957)	2950
Wye	Gales, Inglaterra	ANTOINE & BENSON-EVANS (1985)	0,06-18,96
Pequeños ríos	Pacífico NW, USA	BOTT et al (1985)	8,0-18,96
McKenzie	Pacífico NW, USA	BOTT et al. (1986)	34-107
Ríos del desierto	USA, oeste	BUSCH & FISCHER (1981)	30-334
Salmon River	USA	BOTT et al. (1985)	16-134
Blue River	USA, centro	DUFFER & DORRIS (1966)	260-390
Pequeños ríos, áreas forestadas	NE, USA	NAIMAN (1983)	0,6-19,1
Ríos caudalosos abiertos	NE, USA	NAIMAN (1983)	1,3-117,6
Ríos que atraviesan regiones agrícolas	SE, USA	HORNBERGER et al. (1977)	60-500
Raba	Polonia	BOMBOWNA (1972)	300-1600
Tamagawa River	Japón	AIZAKI (1978)	100-700
Bere Stream	Inglaterra	MARKER (1976)	75
Río calcáreo experimental	Inglaterra	MARKER & CASEY (1981)	500-600
Verkean y Trydean	Suecia	MÜLLER (1978)	6,1-74,3
Tourujoki	Finlandia	ELORANTA & KUNNAS (1979)	45.5-13,8
Pequeños ríos de montaña	Suecia	JOHANSSON 1979)	0,8-23,1
Ríos de montaña media	Catalunya	MARGALEF (1983)	113-350 (1000)
Ríos polucionados	España	NIETO (1967)	112-803

por tanto, reciben poca iluminación, con otros más descubiertos (KOBAYASI, 1961). Algunas veces, esta diferencia puede ser de 2 a 5 veces superior (McCONNELL & SIGLER, 1959). La polución es otro factor que parece ser determinante en el incremento de clorofila; HORNBERGER *et al.* (1977), en el río Mechums (Virginia, USA), observan valores de hasta 600 mg/m^2 en áreas polucionadas por actividades agrícolas. BOMBOWNA (1972) encuentra en el río Raba (Polonia) hasta 1600 mg/m^2 de clorofila *a* en lugares polucionados en que crecían *Cladophora*, *Stigeoclonium* y *Oedogonium*. AIZAKI (1978) encuentra en ríos polucionados de Japón una regresión significativa entre los fosfatos y la concentración de clorofila *a*.

Como se pone de manifiesto por los análisis de regresión realizados, la concentración de clorofila *a* en el río Ter puede básicamente explicarse por la mineralización de las aguas y por un importante efecto temporal. Existen dos

máximos destacados en la concentración de clorofila *a* en el río, en primavera y en verano, y unos valores mínimos, en invierno. Asimismo, es en aquellas épocas cuando la clorofila se encuentra en forma principalmente activa (por la escasez de feopigmentos). Es fácil observar diferencias entre diversas épocas del año en un mismo tramo del río (PATRICK, 1970; MARKER, 1976). Las razones de la diferencia estacional se encontrarían, principalmente, en la longitud del fotoperíodo, la intensidad de la luz y de la temperatura, que son muy distintas en estas épocas.

Agradecimientos

Agradecemos a J. Piñol e I. Casals la puesta a punto de la técnica de HPLC. Este trabajo ha sido financiado por la Comisión Asesora de Investigación Científica y Técnica (proyecto 478/81).

BIBLIOGRAFÍA

- AIZAKI, M. 1978. Seasonal changes in standing crop and production of periphyton in the Tamagawa river. *Jap. J. Ecol.*, 28: 123-134.
- ANTOINE, S.E. & BENSON-EVANS, K. 1982. The effect of current velocity on benthic algae. *Int. Revue Ges. Hydrobiol.*, 67 (4): 575-583.
- BOMBOWNA, M. 1972. Primary production in a montane river. In: Kajak, Z. & Hillbricht-Ilkowska (eds.). *Productivity problems of freshwaters*. Proc. of the IBP-UNESCO Symposium on Productivity problems of Freshwaters.
- BOTT, T.L., BROCK, J.T., DUNN, C.S., NAIMAN, R.J., OVNIK, R.W. & PETERSEN, R.L. 1985. Benthic community metabolism in four temperate stream systems: an inter-biome comparison and evaluation of the river continuum concept. *Hydrobiologia*, 123: 3-45.
- DUFFER, W. & DORRIS, T.C. 1966. Primary production in a southern Great Plains stream. *Limnol. Oceanogr.*, 11: 143-151.
- ELORANTA, P. & KUNNAS, S. 1979. The growth and species communities of the attached algae in a river system in Central Finland. *Arch. f. Hydrobiol.*, 86: 27-44.
- ESTRADA, M. 1978. Estudios sobre poblaciones de algas sometidas a gradientes continuos en la concentración de nutrientes. *Oecol. aquat.*, 3: 133-151.
- ESTÉVEZ, A. 1982. Dinámica de las comunidades de algas en un río contaminado. Tesis de licenciatura. Universidad Complutense. Madrid.
- FALKOWSKI, P.G. & SUCHER, J. 1981. Rapid quantitative separation of chlorophylls and their degradation products by high-performance liquid chromatography. *J. Chromatogr.*, 213 (2): 349-352.
- HOLM-HANSEN, O. & RIEMANN, B. 1978. Chlorophyll *a* determination: improvements in methodology. *Oikos*, 30: 438-447.
- HORNBERGER, G.M., KELLY, M.G. & COSBY, B.J. 1977. Evaluating eutrophication potential from river community productivity. *Wat. Res.*, 11: 65-69.
- HYNES, H.B.N. 1975. The stream and its valley. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19: 1-15.
- JONES, R.I. 1977. A comparison of acetone and methanol as solvents for estimating the chlorophyll *a* and phaeophytin *a* concentrations in phytoplankton. *Ann. Bot. Fennici*, 14: 65-69.
- JOHANSSON, C. 1979. Biomass of the periphytic algal vegetation in some stony mountain streams in NW Jämtland, Sweden. *Medd. Vaxtbiologiska Inst. Uppsala*, 3.
- KOBAYASHI, H. 1961. Chlorophyll content in sessile algal community of Japanese mountain river. *Bot. Mag. Tokyo*, 74: 228-235.
- LORENZEN, C.J. 1967. Determination of chlorophyll and phaeopigments; spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.*, 12: 343-346.
- MARGALEF, R. 1954. Consideraciones sobre la determinación cuantitativa del fitoplancton por la valoración de pigmentos solubles y los factores que afectan a la relación entre la cantidad de pigmentos y peso seco. *P. Inst. Biol. Apl.*, 16: 71-84.
- MARGALEF, R. 1963. Modelos simplificados del ambiente marino para el estudio de la sucesión y la distribución del fitoplancton y del valor indicador de sus pigmentos. *Inv. Pesq.*, 23: 11-52.
- MARGALEF, R. 1983. *Limnología*. Ediciones Omega. Barcelona. 1010 pp.
- MARKER, A.F.H. 1972. The use of acetone and methanol in the estimation of chlorophyll in the presence of phaeophytin. *Freswat. Biol.*, 2: 361-385.
- MARKER, A.F.H. 1976. The benthic algae of some streams in Southern England. I. Biomass of the epilithon in some small streams. II. The primary productivity of the epilithon in a small chalk stream. *Jour. ecol.*, 64 (1): 343-358, 359-373.
- MARKER, A.F.H., CROWTHER, C.A. & GUNN, R.J.M. 1980. Methanol and acetone as solvents for estimating chlorophyll *a* and phaeopigments by spectrophotometry. *Arch. Hydrobiol. Beih.*, 14: 52-69.
- MARKER, A.F.H., NUSCH, E.A., RAI, H. & RIEMANN, B. 1980a. The measurements of photosynthetic pigments in freshwaters and standardization of methods: conclusions and recommendations. *Arch. Hydrobiol. Beih.*, 14: 91-106.
- MARKER, A.F.H. & CASEY, H. 1982. The population and production dynamics of benthic algae in an artificial recirculating hard-water stream. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, 298: 265-308.
- McCONNELL, W.J. & SIGLER, W.F. 1959. Chlorophyll and productivity in mountain rivers. *Limnol. Oceanogr.*, 4: 335-351.
- MOED, J.R. & HALLEGRAEFF, G.M. 1978. Some problems in the estimation of chlorophyll *a* and phaeopigments from pre- and post-acidification spectrophotometric measurements. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 63 (6): 787-800.
- MÜLLER, Ch. 1978. On the productivity and chemical composition of some benthic algae in hard-water streams. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 20: 1457-1462.
- NAIMAN, R.J. 1983. A geomorphic approach for examining the role of periphyton in large watersheds. In: Wetzel, R.G. (ed.). *Periphyton of freshwater ecosystem*: 191-198. Dr. W. Junk Publishers. The Hague.
- NAIMAN, R.J. & SEDELL, J.R. 1981. Stream ecosystem research in a watershed perspective. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 21: 804-811.
- NIETO, M. 1967. *Los pigmentos como indicadores ecológicos en las aguas corrientes del centro de España (Madrid)*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense. Madrid. 292 pp.
- ODUM, H.T. 1957. Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida. *Ecol. Monogr.*, 27: 55-112.
- PATRICK, R. 1970. Benthic stream communities. *Amer. Sci.*, 58: 546-549.
- PEÑUELAS, J. 1985. *Briófitas i fanerógames com a invasors de les aigües dolces. Distribució, pigments, font de carboni i l'obstacle dels espais aeris*. Tesis Doctoral. Facultat de Biologia. Universitat de Barcelona.

- PEÑUELAS, J. & SABATER, F. 1987. Distribution of macrophytes in relation to environmental factors in the river Ter, NE Spain. *Int. Revue Ges. Hydrobiol.*, 72 (1): 41-58.
- RAI, H. 1980. Some problems in determination of photosynthetic planktonic pigments and their decomposition products. *Arch. Hydrobiol. Beih.*, 14: 3-13.
- RIEMANN, B. 1978. A note on use of methanol as an extraction solvent for chlorophyll *a* determination. *Arch. Hydrobiol. Beih.*, 14: 70-78.
- RIEMANN, B. 1982. Measurement of chlorophyll *a* and its degradation products: a comparison of methods. *Arch. Hydrobiol. Beih.*, 16: 19-24.
- SABATER, F. 1987. *Estudi integrat del riu Ter i de la seva conca*. Tesi Doctoral. Facultat de Biologia. Universitat de Barcelona. 321 pp.
- SABATER, S. 1988. Phytoplankton composition in a mediterranean river (the Ter) (submitted).
- SESTAK, Z. 1971. Determination of chlorophylls *a* and *b*. In: Sestak, Z., Catsky, J. & Jarvis, P.G. (eds.). *Plant photosynthetic production: a manual of methods*. Dr. W. Junk publishers. The Hague: 672-701.
- SHELDON, R.W. 1972. Size separation of marine seston by membrane and glass fibre filters. *Limnol. Oceanogr.*, 17: 494-498.
- STOCKNER, J.G. & SHORTREED, K.R.S. 1976. Autotrophic production in Carnation Creek, a coastal rainforest stream on Vancouver island, British Columbia. *J. Fish. Res. Board Canada*, 33 (7): 1553-1563.
- TETT, P., KELLY, M.G., HORNBERGER, G.M., COSBY, B.J. 1978. Relationships among substrate, flow and benthic microalgal pigment density in the Mechums river, Virginia. *Limnol. Oceanogr.*, 23 (4): 785-797.
- TOLSTOY, A. 1980. Information on the standardization of pigment methodology in nordic countries. *Arch. Hydrobiol. Beih.*, 14: 81-87.
- VANNOTE, R.L., MINSHALL, G.W., CUMMINS, K.W., SEDELL, J.R. & CUSHING, C.E. 1980. The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37: 130-137.