

**Tesis para optar por el título de Magister en Ciencias Biológicas, subárea
Ecología y Evolución
Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA)**

Implicancias de la hidrología en la presencia y biomasa de grupos formadores de floraciones algales nocivas en un sistema fluvial eutrófico (río Santa Lucía, Uruguay)

Lic. Andrea Somma

Director: Dr. Luis Aubriot

Co-directora: Dra. Sylvia Bonilla

**Sección Limnología, Facultad de Ciencias
Universidad de la República**

Tribunal

Dra. Claudia Piccini

Dr. Iván González-Bergonzoni

Dra. Inés O'Farrell



**Noviembre 2018
Montevideo, Uruguay**

Agradecimientos

Agradezco a mis orientadores Luis y Sylvia por enseñarme y acompañarme durante este proceso, por su tiempo y por sus grandes aportes al trabajo. Especialmente a Luis por haberme apoyado durante todo este tiempo, por la confianza depositada y por la buena onda de siempre.

A Claudia, Iván e Inés por haber aceptado ser parte del tribunal.

A mis amigos de la Sección Limnología, por todo el apoyo y por la alegría de todos los días, especialmente de los viernes de tarde. Especialmente a Fede, Bruno y Marianita por estar presentes en los muestreos y hacer de ellos una diversión y por “hacernos el aguante” hasta tarde procesando muestras. A los docentes de la sección por su disponibilidad y buena onda.

A Célia San't Anna y Andrea Tucci por habernos acogido en el Instituto de Botánica de San Pablo con mucho cariño y enseñarnos muchísimo. A Fati por ser la mejor compañera del mundo mundial, la pasantía sin ella no hubiese sido lo mismo.

A Manuel Texeira por la ayuda con el ADCP y a Virginia Fernández, Lizet de León y Pablo Riet por los aportes al trabajo. A Pepe y Lucía por el apoyo y por las muchas charlas sobre el río y el amor hacia él.

A mi familia sanguínea, de la vida y política. Especialmente a mi mamá, papá y Juli que me cuidan siempre y me apoyan en todo lo que hago. A mis abuelos por ser tan comprensivos. A las Pebetas por ser amigas incondicionales. A las Amis que nos acompañamos de cerquita durante todo este viaje, por las alegrías de siempre y por todas las terapias.

A Nacho, por su asesoramiento estadístico, por todo el amor y por estar siempre a mi lado apoyándome. A Nekito y a los 🐌 🦋 🐛 🐜 🐝 🐞 🐓 🕷️ por todos los desastres.

Este trabajo se enmarcó en el Convenio Facultad de Ciencias - OSE: “Implementación de medidas de detección temprana de cianobacterias planctónicas en el Río Santa Lucía” y fue parcialmente financiado por la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII, beca: POS_NAC_2015_1_109892).

Índice

Resumen	4
Introducción general.....	6
Área de estudio: Cuenca del río Santa Lucía.....	10
Objetivos.....	12
Objetivo General:.....	12
Objetivos específicos:.....	12
Hipótesis	12
Predicciones.....	12
Capítulo 1: Caracterización e incidencia de los factores abióticos en la estructura de la comunidad de fitoplancton	14
Introducción	14
Metodología	17
Área de estudio, muestreos y mediciones <i>in situ</i>	17
Análisis de Laboratorio	19
Análisis de datos	23
Resultados	27
Discusión.....	37
Capítulo 2: Mecanismos que explican la presencia y biomasa de grupos formadores de FANs ...	44
Introducción	44
Metodología.....	48
Base de datos.....	48
Análisis de datos	49
Resultados	55
Discusión.....	66
Discusión General y Conclusiones	74
Perspectivas.....	76
Bibliografía	776
Anexo I.....	86
Anexo II	87
Anexo III.....	89

Resumen

Las floraciones algales nocivas (FANs) limitan el uso del agua en los ecosistemas límnicos y son una problemática en incremento a nivel mundial. La eutrofización, la temperatura y el tiempo de residencia del agua elevados son las principales causas del aumento en la frecuencia y duración de las FANs. En Uruguay, la cuenca del río Santa Lucía (33°42'18"S- 34°50'24"S y 54°59'24"W- 57°07'11"W) es una de las más afectadas por la eutrofización antrópica y es de gran importancia estratégica debido a que es la fuente de agua potable para más de la mitad de la población del país. En marzo de 2013 se produjo un evento de FAN que afectó el agua potable de Montevideo y área metropolitana, lo que provocó un gran impacto social y aceleró los planes de acción para la mitigación de la eutrofización. Sin embargo, hasta el presente se desconocen los factores que desencadenaron este fenómeno y el riesgo de ocurrencia de nuevos eventos. El objetivo de este trabajo fue determinar los factores ambientales que favorecen la ocurrencia y desarrollo de los grupos fitoplanctónicos capaces de generar FANs en la cuenca del río Santa Lucía y cuantificar su magnitud en la cuenca del río Santa Lucía. Para esto se realizaron muestreos mensuales durante un año (2014 - 2015) en ocho sitios de la cuenca (incluyendo embalses, arroyos y ríos) donde se midieron parámetros físicos, químicos y biológicos en un importante gradiente de variación hidrológica. Se realizó un análisis exhaustivo de la comunidad de fitoplancton y se evaluó su relación con las variables ambientales. Se aplicaron modelos lineales (GLM, GLMM y modelos de mezcla) para explicar la presencia y desarrollo de biomasa de los grupos formadores de FANs (cianobacterias y euglenofitas) en un gradiente hidrológico. Además, se evaluó el aporte de fitoplancton y grupos formadores de FANs en función del caudal de cada tributario (río Santa Lucía y arroyo Canelón Grande) a la altura de la usina potabilizadora de Aguas Corrientes en diferentes escenarios de régimen hidrológico. En este trabajo se encontró que la subcuenca del arroyo Canelón Grande favorece el desarrollo de altas biomásas de organismos fitoplanctónicos flagelados como Cryptophyta y los del género *Euglena* (potencialmente tóxicos) característicos de condiciones con alta materia orgánica,

nutrientes y mayores tiempos de residencia del agua. Luego de aplicar los modelos lineales se encontró que la presencia de cianobacterias en los cuerpos de agua lóticos de la cuenca se asoció a períodos de alto caudal, contrario a lo descripto en la literatura. De este modo, hipotetizamos que las cianobacterias se desarrollan en cuerpos de agua lénticos, eutrofizados y afluentes al cauce principal del río y que ingresan al cauce cuando aumenta su descarga como producto de la escorrentía provocada por precipitaciones. Los resultados de esta tesis sugieren que existe un aporte frecuente de organismos generadores de FANs de origen alóctono al sistema fluvial. Los sistemas acuáticos propicios para el desarrollo de FANs, así como su dinámica y control, no son contemplados en los sistemas de monitoreo actuales de la cuenca, lo que dificulta la prevención de los posibles eventos de FANs. El análisis del transporte de fitoplancton y grupos formadores de FANs evidenciaron que si bien el río Santa Lucía presenta mayor caudal que el arroyo Canelón Grande, y por ende mayor cantidad de fitoplancton, en condiciones de bajo caudal el arroyo aporta mayor cantidad relativa de cianobacterias y euglenofitas. Estos resultados remarcan la importancia del caudal como variable estructuradora de la comunidad de fitoplancton. Asimismo, esta tesis aporta información relevante sobre los factores físicos, químicos e hidrológicos que influyen en la dinámica de la comunidad fitoplanctónica contribuye a la predicción de la ocurrencia de grupos formadores de FANs y a la gestión ambiental de la cuenca.

Introducción general

Las floraciones algales nocivas (FANs) se producen ante el crecimiento abrupto de una o unas pocas especies del fitoplancton en un corto período de tiempo, pudiendo alcanzar altas biomásas (Chorus & Bartram, 1999; Reynolds, 2006). Las FANs son uno de los mayores desafíos para la integridad ecológica y los distintos usos de los cuerpos de agua límnicos a nivel mundial. Este fenómeno tiene consecuencias negativas sobre el resto de la biota, y la calidad y el uso del agua como recurso múltiple (Zimba *et al.*, 2010; Paerl, Hall & Calandrino, 2011; Chorus, 2012). La biomasa acumulada durante los eventos de FANs puede provocar sombreamiento en la columna de agua (Reynolds, 2006) lo que afecta a otros organismos del fitoplancton y provoca cambios en la estructura comunitaria. A su vez, con frecuencia se generan condiciones de anoxia debido a la elevada tasa de respiración producida durante la noche y a los procesos de degradación microbiana, lo que puede llevar a mortandades masivas de peces (Paerl & Huisman, 2009) y a la liberación de nutrientes del sedimento (Glibert *et al.*, 2008). Las FANs, tanto eucariotas como procariotas, pueden generar olor y sabor característicos al agua debido a que pueden producir más de 200 compuestos volátiles (Watson, 2003). Por ejemplo, la geosmina, el compuesto aromático más conocido, ha dificultado los procesos de potabilización del agua a nivel mundial (AWWA, 2010). A su vez, algunas de las especies formadoras de FANs tienen la potencialidad de producir toxinas. Las cianotoxinas (toxinas producidas por cianobacterias) son las más conocidas, abarcando una amplia variedad de sustancias con efectos neurotóxicos, hepatotóxicos, dermatotóxicos y citotóxicos (Chorus & Bartram, 1999; Whitton & Potts, 2012). En el mundo existen varios registros de intoxicación de animales y humanos por cianotoxinas (Azevedo *et al.*, 2002; Codd, Morrison & Metcalf, 2005; Lips & Lips, 2008; Xu *et al.*, 2010; Haande *et al.*, 2011; Moradi, 2014). El fitoplancton eucariota, a pesar de ser menos estudiado, también es capaz de producir toxinas con diversos efectos como ictiotóxicos (ej. Euglenoficina, producida por euglenofitas del género *Euglena*) (Xavier, Mainardes-Pinto &

Takino, 1991; Zimba *et al.*, 2010) y neurotóxicos (ej. Neurotoxinas con actividad hemolítica producida por diatomeas marinas del género *Nitzschia*) (Rangel *et al.*, 1997).

En general, los principales factores reguladores de las FANs son la eutrofización, la temperatura, la disponibilidad de luz y el tiempo de residencia del agua (TR) (Moss, 2009). La eutrofización, definida como el aumento de la producción primaria de un sistema acuático provocado por un aporte excesivo de nutrientes en los cuerpos de agua (especialmente nitrógeno y fósforo), es uno de los principales factores que favorecen el incremento en la frecuencia y duración de las FANs (Reynolds, 2006; Paerl & Huisman, 2008; Heisler *et al.*, 2008; Paerl & Paul, 2012; O'Neil *et al.*, 2012; Carey *et al.*, 2012). La disponibilidad de la luz tiene efectos dispares sobre el desarrollo de FANs según el grupo fitoplanctónico del que se trate debido a las preferencias lumínicas de cada grupo (Richardson, Beardall & Raven, 1983). Las cianobacterias están adaptadas a ambientes con baja disponibilidad lumínica (Reynolds, 2006; Schwaderer *et al.*, 2011), mientras que las algas verdes y los dinoflagelados tienen mayores demandas lumínicas (Sandgren, 1988; Schwaderer *et al.*, 2011). Las diatomeas son organismos capaces de crecer con poca cantidad de luz (por ejemplo, *Asterionella* sp. presenta tasas de crecimiento mayores a 0.15 d^{-1} con fotoperiodos menores a 4 h d^{-1}) (Talling, 1957; Wehr, Sheath & Kociolek, 2015). Los grupos fitoplanctónicos mixótrofos, como algunas especies de los filos Dinophyta, Cryptophyta, Chrysophyta y Euglenophyta compensan sus altos requerimientos lumínicos para realizar fotosíntesis con la obtención de energía de la materia orgánica particulada (Schwaderer *et al.*, 2011), lo que les permite alcanzar altas tasas de crecimiento en ambientes turbios y ricos en materia orgánica (Berón, 1990; Granéli, Carlsson & Legrand, 1999; Tell, O'Farrell & Lombardo, 2005; Reynolds, 2006). La biomasa de fitoplancton está fuertemente relacionada con el TR, particularmente en los ecosistemas lóticos (Phlips *et al.*, 2007). El flujo de agua transporta la biomasa fitoplanctónica aguas abajo y, adicionalmente, aumenta los sólidos en suspensión lo que limita la disponibilidad de luz e impide la formación y acumulación de FANs (Reichwaldt & Ghadouani, 2012). De este modo, el crecimiento y proliferación del fitoplancton en los

ecosistemas lóticos dependerá de la relación entre la tasa de crecimiento y el TR (Reynolds, Descy & Padisák, 1994; Wetzel, 2001). El aumento en el TR sumado a la disminución del régimen turbulento favorece el desarrollo de FANs (Romo *et al.*, 2013), por ejemplo, ante eventos de sequía (Padisák, Köhler & Hoeg, 1999; Bowling *et al.*, 2013; Brasil *et al.*, 2016) o por la construcción de embalses (Chalar *et al.*, 2014; Leigh, Watkinson & Burford, 2015). Muchas veces, los embalses son construidos para acopiar agua para potabilizar, sin embargo, la ocurrencia de FANs por el aumento del TR dificulta los procesos de potabilización, y hace que el manejo de los caudales de las represas tengan un papel central en la potabilización del agua (Mitrovic, Hardwick & Dorani, 2011; Li *et al.*, 2013a; Bowling *et al.*, 2013).

En los ecosistemas de agua dulce, las FANs más frecuentes son producidas por cianobacterias planctónicas (Hudnell, 2008). Las cianobacterias presentan características ecofisiológicas como la capacidad de fijar nitrógeno atmosférico, regular su posición en la columna de agua y su alta afinidad y habilidad para incorporar y almacenar fósforo, que les permite dominar la biomasa del fitoplancton (Carey *et al.*, 2012). Además, las cianobacterias presentan una alta plasticidad fenotípica, permitiéndoles ser eficientes en un amplio gradiente lumínico (Reynolds, 2006) y en condiciones variables de nutrientes (Reynolds, 2006; Bonilla *et al.*, 2016; Aubriot & Bonilla, 2018). Algunas cianobacterias son favorecidas por una columna de agua estable y altos tiempos de residencia, lo que permite la generación y acumulación de grandes biomásas (Paerl & Huisman, 2009; Romo *et al.*, 2013; Michalak *et al.*, 2013). Otras floraciones se producen en condiciones de mezcla de la columna de agua, generalmente en ecosistemas someros polimícticos (Scheffer *et al.*, 1993).

Algunos grupos del fitoplancton eucariota también pueden formar floraciones, como por ejemplo los dinoflagelados (Dinophyta) (Sandgren, 1988), las diatomeas (Bacillariophyta) (Reynolds, 1984, 2006), las clorofitas (Chlorophyta) (Jyothi, Sudhakar & Venkateswarlu, 2013) y las euglenofitas (Euglenophyta) (Khan & Bhat, 2000; Duttagupta, Gupta & Gupta, 2004). Los dinoflagelados son los responsables de generar las mareas rojas (floraciones) en ambientes

estuarinos y marinos. En los ecosistemas dulceacuícolas las floraciones de dinoflagelados se dan fundamentalmente durante el verano en climas templados, y en el invierno y primavera, en los subtropicales (Sandgren, 1988; AWWA, 2010). Estas floraciones están principalmente influidas por factores físicos como por ejemplo: viento, fotoperiodo, temperatura del agua, estratificación en ecosistemas lénticos y regímenes de descarga en ecosistemas lóticos (AWWA, 2010). Las euglenofitas pueden encontrarse en cuerpos de agua con un amplio rango de pH y condiciones tróficas (desde oligotróficas a eutróficas) (AWWA, 2010). Generalmente se ven favorecidas en ambientes ricos en materia orgánica (Tell *et al.*, 2005; Padulles *et al.*, 2017), ya que son mixótrofas facultativas, capaces de absorber y asimilar la materia orgánica particulada simple (Reynolds, 2006). Las floraciones de diatomeas y clorofitas son frecuentes durante la primavera y están reguladas por los nutrientes nitrógeno, fósforo y sílice (en el caso de las diatomeas) y por la luz (AWWA, 2010). Las floraciones de eucariotas son menos conocidas y estudiadas que las de las cianobacterias.

Área de estudio: Cuenca del río Santa Lucía

El río Santa Lucía es uno de los ríos más importantes del sur de Uruguay debido a que es la única fuente de agua potable para el 60% de la población del país (Achkar, Dominguez & Pesce, 2012; Bonilla & Meerhoff, 2013). La cuenca del río Santa Lucía (entre 33°42'18"- 34°50'24" de latitud sur y 54°59'24"- 57°07'11" de longitud oeste) tiene un área de 13.480 km² y cuenta con 3 embalses: San Francisco, Canelón Grande y Paso Severino, construidos sobre el arroyo San Francisco, el arroyo Canelón Grande y el río Santa Lucía Chico, respectivamente (Figura 1.1). El embalse Paso Severino, el más grande, tiene un área de 20 km² y un volumen de 70 x10⁶ m³, mientras que el embalse Canelón Grande cuenta con un área de 8.38 km² y un volumen de 22.5 x 10⁶ m³ de agua (Arocena *et al.*, 2008). De este modo, podría definirse a la cuenca del río Santa Lucía como un sistema mixto que contiene tanto cuerpos de agua lóticos como lénticos. A su vez, la dinámica de apertura y cierre de las compuertas del embalse de Paso Severino, y en menor medida del Canelón Grande, regula el caudal del río Santa Lucía que abastece a la planta potabilizadora agua, ubicada en la localidad de Aguas Corrientes (34°31'00"S 56°24'00"O), aguas abajo de la desembocadura del arroyo Canelón Grande en el río Santa Lucía (Achkar *et al.*, 2012). Las precipitaciones medias de la cuenca del río Santa Lucía oscilan entre 1200 y 1300 mm al año (DINAMA, 2016) y la temperatura promedio del aire en primavera es de 17°C, en verano de 23°C, en otoño 18°C y 12°C en invierno (DINAMA, 2016).

Los cursos de agua de la cuenca del río Santa Lucía han evidenciado un aumento de su estado trófico provocado por la intensificación productiva ocurrida en los últimos años (agropecuaria e industrial) (De Leon & Hill, 2015; Aubriot *et al.*, 2017), encontrándose en estado eutrófico-hipereutrófico (Aubriot *et al.*, 2017). En los últimos 15 años se produjeron modificaciones en el uso del suelo de la cuenca, en particular, se incrementó la superficie destinada a la plantación de cultivos de secano, y en menor medida, la forestación industrial, lo que se suma a la importante producción lechera y ganadera extensiva, tanto bovina como ovina (DINAMA, 2016). Estos cambios significaron un aumento del área terrestre cultivada (cultivos regados, de secano y

frutales) del 20% en el periodo 2008-2011 y del 40% en el periodo 2011-2015 en la subcuenca del río Santa Lucía (máximo en la subcuenca hasta Paso Pache: 132% de aumento), y con más del 80% de la superficie cultivada en la subcuenca del arroyo Canelón Grande (Aubriot *et al.*, 2017). Estas modificaciones en el uso del suelo se asocian generalmente al aumento en la contaminación de los recursos hídricos debido al uso excesivo fertilizantes y agrotóxicos fitosanitarios (Achkar *et al.*, 2012, Aubriot *et al.*, 2017).

En la cuenca del río Santa Lucía se han reportado floraciones de cianobacterias (Viak, 1990; Arocena *et al.*, 2012), de las cuales se destaca la que se produjo en marzo del 2013 y que provocó mal olor y sabor al agua potable de Montevideo y la zona metropolitana (www.ose.com.uy). Este evento generó un alto impacto en la sociedad y en los tomadores de decisión, lo que resultó en la implementación de planes de manejo urgentes (“Plan de Acción para la protección de la calidad ambiental y la disponibilidad de las fuentes de agua potable”, www.mvotma.gub.uy/). También dejó en evidencia la necesidad de profundizar en la investigación sobre el funcionamiento del curso fluvial y los factores que favorecen el desarrollo de FANs con la finalidad de contribuir a la predictibilidad del fenómeno y a la gestión del recurso acuático. Como consecuencia, en los últimos años se ha dedicado un gran esfuerzo por parte de los tomadores de decisión para mejorar la calidad del agua de la cuenca del río Santa Lucía (URSEA, 2017). Sin embargo, existen pocos estudios de la influencia de los factores físicos y químicos sobre la biota acuática a nivel comunitario y ecosistémico. Se destacan los estudios sobre el mejillón invasor *Limnoperna fortunei* (Brugnoli *et al.*, 2005; Langone, 2005), la comunidad bentónica (Chalar *et al.*, 2011), la comunidad de peces (Teixeira de Mello, 2007; Chalar *et al.*, 2013) y la de anfibios (Langone, 2017).

Objetivos

Objetivo General:

Determinar los factores ambientales que favorecen la presencia y biomasa de los grupos fitoplanctónicos capaces de generar FANs en la cuenca del río Santa Lucía y cuantificar su magnitud.

Objetivos específicos:

- i. Determinar las principales variables ambientales que inciden en la estructura de la comunidad de fitoplancton en un gradiente hidrológico.
- ii. Estimar el efecto de dichas variables ambientales en los grupos formadores de FANs en los sistemas lóticos.
- iii. Evaluar el aporte de los grupos formadores de FANs provenientes de cada tributario en la usina potabilizadora (Aguas Corrientes).

Hipótesis

La cuenca del río Santa Lucía es un sistema hídrico mixto con características lóticas y lénticas debido a la presencia de embalses y con elevadas concentraciones de nutrientes. Por lo tanto, los cambios en el régimen hidrológico y en la disponibilidad de luz condicionan el desarrollo de FANs y la estructura de la comunidad de fitoplancton.

Predicciones

- 1) Con altos tiempos de residencia, la turbidez será la principal variable que explique la biomasa y estructura de la comunidad de fitoplancton.
- 2) El tiempo de residencia del agua se correlacionará de forma positiva con el biovolumen de fitoplancton y de los grupos formadores de FANs.

La presente tesis consta de dos capítulos. En el primer capítulo se muestra el análisis de las condiciones abióticas y bióticas con frecuencia quincenal (en el verano) y mensual (en el

invierno) en ocho sitios de la cuenca del río Santa Lucía durante un año de muestreos (2014 – 2015). Se realizaron análisis descriptivos de las variables abióticas que favorecen al desarrollo de FANs según la bibliografía y se analizó la estructura de la comunidad fitoplanctónica.

En el segundo capítulo de la tesis se determinaron cuáles variables abióticas son las que explican la dinámica de la biomasa de fitoplancton total y de los grupos de fitoplancton en los cuerpos de agua lóticos y lénticos de la cuenca. Se cuantificó el efecto de los factores ambientales involucrados en la dinámica de los grupos formadores de FANs. Además se realizó una evaluación de los aportes de fitoplancton y grupos formadores de FANs de cada tributario (río Santa Lucía y arroyo Canelón Grande) y en diferentes escenarios de régimen hidrológico a la altura de Aguas Corrientes.

Capítulo 1

Caracterización e incidencia de los factores abióticos en la estructura de la comunidad de fitoplancton

Introducción

En los ríos, la temperatura, la disponibilidad de luz, los nutrientes y el tiempo de residencia del agua (TR) son variables claves que determinan la frecuencia y duración de las floraciones algales nocivas (FANs) (Paerl *et al.*, 2001; Sabater *et al.*, 2008). El bajo TR afecta negativamente a la comunidad de fitoplancton debido a que transporta su biomasa aguas abajo y genera un régimen turbulento que limita el acceso a la luz (Reynolds *et al.*, 1994; Reichwaldt & Ghadouani, 2012). En este sentido, Reynolds (2000) plantea que para que exista fitoplancton autóctono del río aguas abajo, este tendría que haber estado el tiempo suficiente para crecer en él, por lo que únicamente ríos lentos y largos (mayores a orden 3) tendrían la potencialidad de desarrollar fitoplancton autóctono verdadero (“paradoja del potamoplancton”) (Reynolds & Descy, 1996; Reynolds, 2000, 2006). Sin embargo, en períodos de sequía cuando el caudal de los ríos es menor al régimen normal, se favorece el desarrollo de FANs debido a que la relación entre la tasa de crecimiento de los organismos y el TR aumenta (Reynolds *et al.*, 1994; Reynolds, 2000; Pick, 2016; Remmal *et al.*, 2017; Guo *et al.*, 2018). Las “zonas muertas” de los ríos, zonas marginales y conectadas al cauce principal con mayor tiempo de residencia, son reconocidas como zonas de gran importancia en el desarrollo de elevadas biomásas de fitoplancton autóctono al cauce principal del río (Reynolds & Descy, 1996; Reynolds, 2000, 2006). A su vez, las FANs se producen con mayor frecuencia en los embalses que en los ríos (Soares *et al.*, 2008; Leigh *et al.*, 2015) debido a los cambios en las condiciones físicas, químicas e hidrológicas que provocan las represas (Wang *et al.*, 2018). A nivel mundial se ha demostrado que los embalses funcionan como fuente de inóculos de estos organismos a los ríos aguas abajo (Grabowska & Mazur-Marzec, 2011). En la actualidad, más del 70% de los ríos del mundo se encuentran represados (Kummu & Varis, 2007; Maberly & Wang, 2018) y existen evidencias del gran aumento de la

cantidad de represas (Zarfl *et al.*, 2015). Como consecuencia y bajo estos escenarios, la problemática de las FANs en los ríos se encuentra en incremento (Pick, 2016).

La eutrofización como consecuencia de las actividades antrópicas es una problemática a nivel mundial (Sinha, Michalak & Balaji, 2017), y en particular, en Uruguay, se ha visto agudizada en la última década (Bonilla *et al.*, 2015; Aubriot *et al.*, 2017). Los cursos de agua de la cuenca del río Santa Lucía son la principal fuente de agua potable del país, los cuales se encuentran en estado eutrófico-hipereutrófico producto del incremento de las actividades productivas en la cuenca (Aubriot *et al.*, 2017). Estudios previos sugieren que el aporte de nitrato y fosfato al río proviene de áreas destinadas a la agricultura (DINAMA & JICA, 2011; Aubriot *et al.*, 2017). Los máximos valores de fósforo total (PT) de los cursos de agua de la cuenca fueron encontrados en el arroyo Canelón Chico (media de PT en ESC = 2500 mg L⁻¹) durante el 2013 (Aubriot *et al.*, 2017). Según Aubriot *et al.* (2017) este proceso de eutrofización se debe al aumento del uso de fertilizantes en las actividades agrícolas debido a la correlación existente entre el PT y el fósforo reactivo soluble y entre el PT y la importación de fertilizantes.

La cuenca del río Santa Lucía presenta antecedentes de floraciones de cianobacterias potencialmente tóxicas (Arocena *et al.*, 2012). En la primavera de 1988 se registraron floraciones de *Dolichospermum* sp., *Raphidiopsis* sp. y *Oscillatoria* sp. en el embalse de Paso Severino (río Santa Lucía Chico) (Viak, 1990). En marzo de 2013 se registró una floración de corta duración de *Dolichospermum* sp. en el cauce principal del río Santa Lucía con alto impacto social. A pesar de que existe un gran esfuerzo en el monitoreo de la cuenca del río Santa Lucía en los parámetros físicos y químicos así como en la comunidad fitoplanctónica (especialmente las cianobacterias) por parte de los entes responsables del control de la calidad del agua (DINAMA y OSE), son pocos los trabajos y publicaciones científicas que describan la comunidad fitoplanctónica y que relacionen la dinámica fisicoquímica con la ocurrencia de grupos formadores de FANs (Arocena *et al.*, 2012; Bonilla & Meerhoff, 2013). Este vacío de información dificulta la prevención de posibles floraciones y una adecuada gestión de la cuenca. En este

sentido, este capítulo abordará el objetivo específico 1 mediante el análisis de la estructura de la comunidad de fitoplancton y exploración de las principales variables ambientales que inciden sobre su dinámica.

Metodología

Área de estudio, muestreos y mediciones *in situ*

El área de estudio comprendió el área definida como Zona A según DINAMA (2015) con el objetivo de uso preponderante “fuente de agua potable”, aguas arriba de la planta potabilizadora de Aguas Corrientes (Figura 1.1). Se definieron ocho sitios de muestreo ubicados en la subcuenca del río Santa Lucía (840760 ha) y en la del arroyo Canelón Grande (72323 ha). La primera subcuenca contiene los sitios Paso Pache (PP), San Ramón (SR) y Fray Marcos (FM) sobre río Santa Lucía, el embalse Paso Severino (EPS) en el río Santa Lucía Chico y el sitio Santa Lucía (SL) el cual integra el aporte del río Santa Lucía y Santa Lucía Chico (Figura 1.1). La subcuenca del arroyo Canelón Grande comprendió los siguientes sitios de muestreo: embalse Canelón Grande (ECG, arroyo Canelón Grande), Paso Espinosa (ESC, arroyo Canelón Chico) y Belinzon-Margat (CBZ, ubicado sobre el arroyo Canelón Grande, aguas abajo de la desembocadura del Canelón Chico en el Grande) (Figura 1.1). Se realizaron 12 muestreos de diciembre de 2014 a diciembre de 2015 con frecuencia quincenal durante el período estival o mensual durante el invierno (cantidad de datos total = 96). Este monitoreo se enmarcó en el convenio Facultad de Ciencias-OSE “Implementación de medidas de detección temprana de cianobacterias planctónicas en el Río Santa Lucía”. Cada sitio fue georreferenciado y se midió la profundidad, temperatura, conductividad, pH, oxígeno disuelto y turbidez en el agua con la sonda multiparamétrica Horiba U-52G. Se determinó la penetración de la luz solar (coeficiente de extinción de la luz, Kd) con fotorradiómetro Li-Cor esférico, cada 10 cm y transparencia del agua con disco de Secchi.

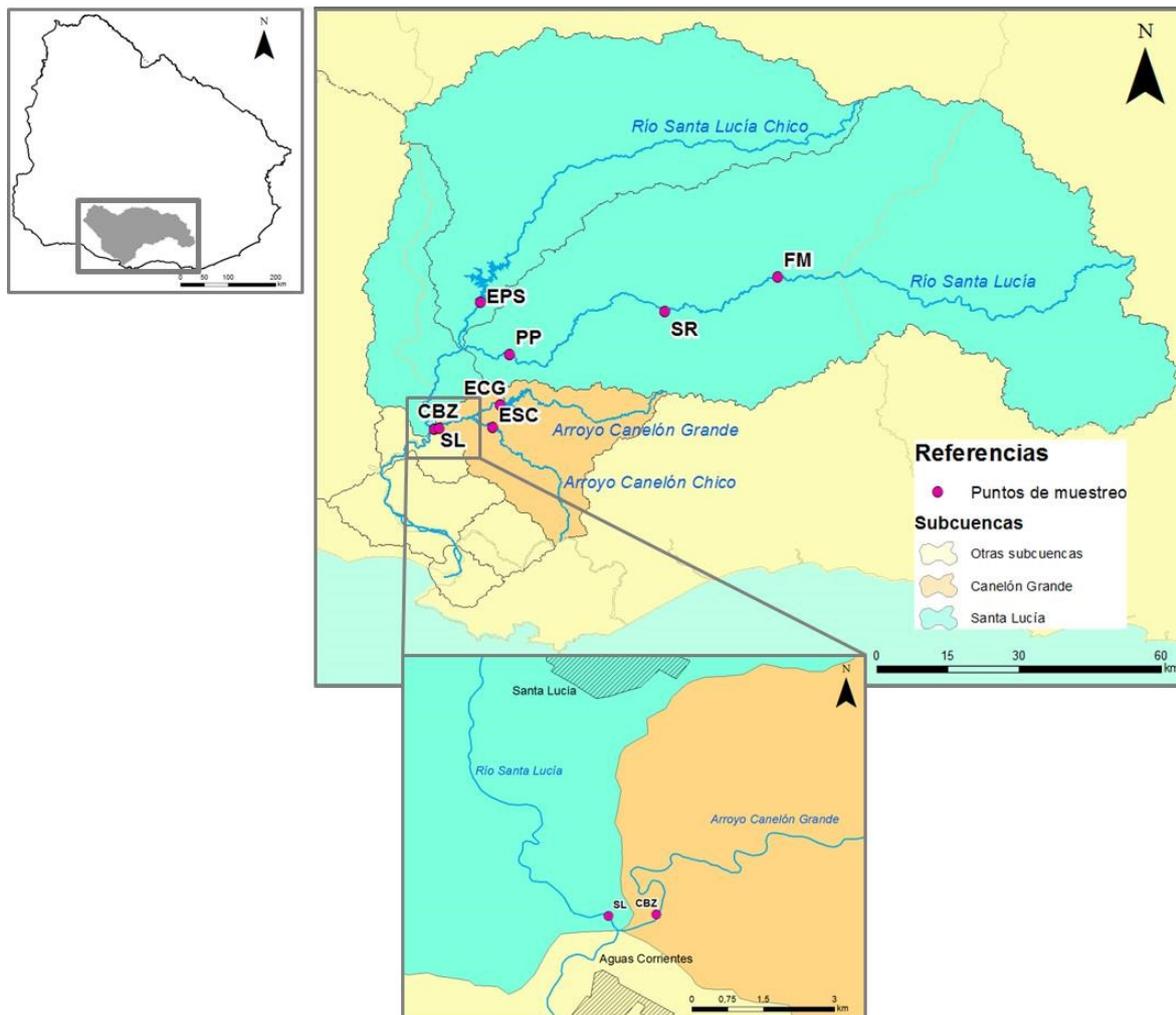


Figura 1.1. Sitios de muestreo en la cuenca del río Santa Lucía, Uruguay. Abreviaciones: SL: río Santa Lucía ($34^{\circ}30'21.20''S$, $56^{\circ}23'33.66''O$); PP: Paso Pache, río Santa Lucía ($34^{\circ}21'51.10''S$, $56^{\circ}15'0.42''O$); SR: San Ramón, río Santa Lucía ($34^{\circ}16'52.27''S$, $55^{\circ}57'19.62''O$); FM: Fray Marcos, río Santa Lucía ($34^{\circ}12'58.15''S$, $55^{\circ}44'31.03''O$); EPS: embalse Paso Severino, río Santa Lucía Chico ($34^{\circ}15'49.41''S$, $56^{\circ}18'17.04''O$); CBZ: aguas abajo del puente Belinzon, arroyo Canelón Grande ($34^{\circ}30'19.92''S$, $56^{\circ}23'1.03''O$); ESC: Paso Espinosa, arroyo Canelón Chico ($34^{\circ}29'56.45''S$, $56^{\circ}16'55.37''O$); ECG: embalse Canelón Grande, arroyo Canelón Grande ($34^{\circ}27'38.28''S$, $56^{\circ}16'2.13''O$). Se detalla la ubicación de la cuenca en el Uruguay y de los sitios SL y CBZ en la imagen ampliada. Se indican las dos subcuencas principales con color (celeste: subcuenca del río Santa Lucía y anaranjado: subcuenca del arroyo Canelón Grande).

Se colectaron tres réplicas de agua subsuperficiales por cada sitio, con botella Van Dorn horizontal para el análisis de nutrientes, clorofila *a* y materia orgánica coloreada disuelta (CDOM) en el laboratorio. Las muestras para el análisis cualitativo del fitoplancton fueron tomadas con red de arrastre de 25 μm de tamaño de malla y fueron guardadas frescas. Para el análisis cuantitativo de fitoplancton, se tomó una muestra subsuperficial con botella en cada

punto de muestreo y fueron fijadas con Lugol *in situ*. Todas las muestras fueron conservadas en frío y en oscuridad durante el traslado al laboratorio.

En cada punto de muestreo se realizaron mediciones acústicas de caudal total ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$) con ADCP (Acoustic Doppler current profiler) RiverRay Pro, con excepción de los dos embalses cuyos datos de caudal fueron aportados por OSE en el marco del convenio Facultad de Ciencias-OSE mencionado. Se realizaron 4 transectos (réplicas) perpendiculares al flujo por fecha de muestreo y en cada uno de los 6 sitios lóticos, para la cuantificación del caudal promedio y desvío estándar.

Análisis de Laboratorio

Nutrientes, clorofila a y CDOM

En las muestras de agua se determinó la concentración de nutrientes con métodos colorimétricos y espectrofotométricos, por triplicado. El nitrito (NO_2) se determinó por el método de sulfanilamida, nitrato (NO_3) por salicilato de sodio, amonio (NH_4) por azul de idofenol, fósforo reactivo soluble (PRS) por molibdato de amonio y el fósforo (PT) y nitrógeno total (NT) por oxidación con persulfato de potasio (APHA, 1995). Los límites de detección (LD) de estos métodos son $1 \mu\text{g L}^{-1}$ para NO_2 , $10 \mu\text{g L}^{-1}$ para PT, PRS y NH_4 y $70 \mu\text{g L}^{-1}$ para NT y NO_3 . Todos los valores que se encontraron por debajo del LD se le asignó el valor de LD/2 correspondiente a cada nutriente. Los sólidos totales en suspensión y materia orgánica en suspensión (MOS) se determinaron en filtros MGF Munktell de fibra de vidrio por el método gravimétrico e ignición-gravimétrico, respectivamente (APHA, 1995).

En las mismas muestras se cuantificó la clorofila *a* por el método de etanol caliente basado en el protocolo ISO-10260, 1992, modificado (Bonilla, 2009). Para esto, se filtraron las muestras con filtros MGF Munktell (diámetro de poro = $0.7 \mu\text{m}$), también por triplicado, y se congelaron a -20°C hasta su extracción. Las lecturas de absorbancia se realizaron en espectrofotómetro Thermo Evolution y se realizó la corrección de feopigmentos por acidificación.

Se determinó la materia orgánica disuelta coloreada (CDOM) por fluorescencia con el módulo 7200-041 del fluorómetro Turner Trilogy (CDOM & Ammonium Module, rango de emisión 410-450 nm). Para ello se midieron las muestras filtradas con un filtro MGF Munktell de fibra de vidrio y un blanco de agua destilada para corregir la lectura de fluorescencia de las muestras (unidades relativas de fluorescencia con blanco sustraído, URFB). Esta variable se midió a partir de mayo de 2015.

Los datos de concentración de nutrientes, clorofila-*a* y CDOM fueron tomados del convenio Facultad de Ciencias-OSE para el presente estudio.

Comunidad fitoplanctónica

Se analizó cualitativamente la comunidad fitoplanctónica con microscopio óptico directo (Olympus BX50) en un tiempo menor a 48 hs posteriores al muestreo. Los grupos filogenéticos se clasificaron en base a su morfología según la bibliografía (entre los que se destacan Huber-Pestalozzi, 1938; Parra *et al.*, 1983; Komárek *et al.*, 2008b; Komárek, Anagnostidis & Komárek, 2008a; Komárek *et al.*, 2013, 2014; Wehr *et al.*, 2015). Las muestras cuantitativas fueron sedimentadas en cámaras Utermöhl de 3 ml y en cámaras Sedgwick Rafter de 1 ml dependiendo de la abundancia de organismos (individuos mL⁻¹) presentes en la muestra y siguiendo el método de Caspers (1980) (Sournia, 1978). Las muestras fueron cuantificadas en microscopio óptico invertido (Olympus CKX41) a 400 aumentos. Los conteos se realizaron hasta 100 organismos del más abundante, hasta 400 organismos en total (Sournia, 1978) o hasta cuantificar a todos los organismos presentes en media cámara de 3 ml, dependiendo de la densidad de los mismos en la muestra. El volumen de cada taxa (μm^3) se calculó en base a figuras geométricas aproximadas según Hillebrand *et al.* (1999). Para esto se midieron las dimensiones lineales requeridas para los cálculos de cada figura geométrica, registrando 30 individuos de las especies más abundantes, y todos los individuos encontrados en los taxa menos frecuentes. Este procedimiento se siguió para cada muestra, sitio de muestreo y fecha. Se calculó el volumen de cada individuo y luego se realizó un promedio del volumen de cada taxa

por fecha de muestreo. A lo largo del estudio se realizaron más de 5000 mediciones y se calcularon 2390 volúmenes individuales. A partir de esta información se calculó, para cada taxa, el biovolumen ($\text{mm}^3 \text{ L}^{-1}$) como indicador de la biomasa fitoplanctónica en la muestra (Abundancia * Volumen del taxa).

En la Tabla 1.1 se resume la información física, química y biológica obtenida para cada muestreo.

Tabla 1.1. Listado de variables medidas y cuantificadas para cada fecha y sitio de muestreo, indicando la abreviación utilizada, las unidades y el método utilizado para su estimación.

Variable	Abreviación	Unidades	Método
<i>Mediciones morfométricas</i>			
Coordenadas geográficas	Coord	° ‘ ‘	Sonda multiparámetro Horiba U-52G
Profundidad máxima	Zmax	m	Sonda multiparámetro Horiba U-52G
Área		km ²	Medición en imagen satelital
<i>Mediciones in-situ</i>			
Temperatura	Temp	°C	Sonda multiparámetro Horiba U-52G
pH	pH		Sonda multiparámetro Horiba U-52G
Conductividad	K	μS cm ⁻¹	Sonda multiparámetro Horiba U-52G
Oxígeno disuelto	OD	mg L ⁻¹	Sonda multiparámetro Horiba U-52G
Turbidez	Turb	NTU	Sonda multiparámetro Horiba U-52G
Penetración de la luz	Kd		Fotorradiómetro Li-Cor
Transparencia	DS	cm ⁻¹	Disco de Secchi
Caudal	Q	m ³ s ⁻¹	ADCP
<i>Mediciones químicas en el laboratorio</i>			
Materia orgánica en suspensión	MOS	mg L ⁻¹	Ignición-gravimétrico
Sólidos totales en suspensión	SST	mg L ⁻¹	Gravimétrico
Nitrógeno total	NT	μg L ⁻¹	Oxidación con persulfato de potasio
Amonio	NH ₄	μg L ⁻¹	Azul de idofenol
Nitrito	NO ₂	μg L ⁻¹	Sulfanilamida
Nitrato	NO ₃	μg L ⁻¹	Salicilato de sodio
Fósforo total	PT	μg L ⁻¹	Oxidación con persulfato de potasio
Fósforo reactivo soluble	PRS	μg L ⁻¹	Molibdato de amonio
Materia orgánica coloreada disuelta	CDOM	URFB	Fluorescencia
<i>Mediciones biológicas en el laboratorio</i>			
Clorofila <i>a</i>	Clo- <i>a</i>	μg L ⁻¹	ISO-10260 1992 modificado
Abundancia de fitoplancton	Abund	org ml ⁻¹	Caspers 1980
Biovolumen de fitoplancton	BV	mm ³ L ⁻¹	Hillebrand <i>et al</i> 1999
<i>Variables calculadas</i>			
Tiempo de Residencia	TR	días	

Análisis de datos

Se utilizó la mediana de cada variable ambiental (fósforo total, nitrógeno total, turbidez, pH, oxígeno disuelto y CDOM) como descriptor debido a que los datos no presentaron distribución normal. Para determinar si existían diferencias significativas en los valores de las variables estimadas en relación a cada subcuenca (subcuenca río Santa Lucía y subcuenca arroyo Canelón), se realizaron pruebas no paramétricas entre las medianas (Kruskal-Wallis, p -valor <0.05). Para hacer la prueba de Kruskal-Wallis los datos obtenidos el 3/12/2014 fueron considerados outliers debido a correspondió a un evento de inundación extrema. Los caudales promedios reportados para esta fecha son de 5.6×10^6 y 54×10^6 m³ día⁻¹, para la subcuenca del Canelón y la subcuenca del Santa Lucía, respectivamente. Estos valores ocurrieron con una frecuencia de 0,002 veces en el periodo de 2014 a 2016 (datos no mostrados) y por esta razón, fueron removidos del análisis que describe la tendencia general de las subcuencas.

Se utilizó del índice estado trófico (IET) propuesto por Lamparelli (2004) basado en la concentración del fósforo total y de clorofila *a* para determinar el estado trófico de los ríos y embalses de ambas subcuencas. Para esto se utilizó la mediana de estas dos variables para todo el período de estudio obteniendo una única categoría de IET para cada sistema. También se calculó el IET para los valores mínimos y máximos de estas variables. Este índice clasifica a los sistemas en 6 categorías, de menor a mayor grado de eutrofización: ultraoligotrófico, oligotrófico, mesotrófico, eutrófico, supereutrófico e hipereutrófico. El IET presenta algunas ventajas ante otros índices de estado trófico debido a que: 1- permite separar ríos y embalses, entendiendo que presentan dinámicas de nutrientes y de producción primaria diferentes (Lamparelli, 2004), 2- fue desarrollado para sistemas subtropicales y tropicales (Brasil), a diferencia de los índices desarrollados para sistemas templados fríos o exclusivamente tropicales (ej: índice de estado trófico de Carlson (1991) y Salas y Martino (1991) (Cunha, Calijuri & Lamparelli, 2013) y 3- es el índice utilizado por las instituciones del país (DINAMA). También se calculó la relación entre el nitrógeno inorgánico disuelto y el fósforo reactivo

soluble (NID/PRS) con la finalidad de evaluar la relación estequiométrica entre ambos nutrientes y la potencialidad de limitar el crecimiento fitoplanctónico.

La circulación del agua en los sitios de muestreos se analizó utilizando el caudal y el tiempo de residencia en función del tipo de ecosistema (lótico o léntico, respectivamente) como variables indicadoras. Para los cuerpos de agua lóticos se utilizó el caudal ($\text{m}^3 \text{seg}^{-1}$), el cual fue calculado a partir del ADCP y corroborado con datos de OSE. El caudal representa la velocidad con la que circula un volumen de agua en determinado tiempo. Para los embalses se utilizó el tiempo de residencia (días), calculado como el volumen del embalse/caudal de descarga a partir de los datos de volumen, caudales de descarga y caudales de rebase de los embalses (fuente: OSE). El tiempo de residencia es un indicador del tiempo requerido para que la masa de agua se renueve totalmente en el embalse (Arocena, 2016), y por ende es una estimación del tiempo medio en que el fitoplancton puede permanecer en el cuerpo de agua.

La comunidad fitoplanctónica fue descrita a través de la clorofila *a* y del biovolumen de fitoplancton, utilizando el logaritmo en base 10 del biovolumen total ($\text{Log}_{10}(\text{BV}_{\text{total}})$, mm^3L^{-1}) y el de los grandes grupos taxonómicos según la bibliografía especificada anteriormente (Bacillariophyta, Chlorophyta, Cryptophyta, Chrysophyta, Cyanobacteria, Dinophyta y Euglenophyceae). En todos los casos se utilizó el logaritmo del biovolumen debido a que los datos no presentaron una distribución que se asemeja a la normal. Se realizaron boxplots y pruebas no paramétricas (Kruskal-Wallis y post hoc de Wilcoxon con método de ajuste de p-valores de Holm) con la finalidad de comparar y determinar si existen diferencias significativas entre el logaritmo del biovolumen de fitoplancton total de los sitios. Se consideró que una especie o grupo fitoplanctónico dominó el fitoplancton si su biomasa es mayor al 40% del biovolumen total y un evento de floración si la clorofila *a* $> 50 \mu\text{g L}^{-1}$ (Meriluoto, Spoof & Codd, 2017). Un evento FAN requiere, además de ser una floración, estar constituida por organismos potencialmente tóxicos.

Con la finalidad de determinar las variables ambientales que se asocian a los grupos fitoplanctónicos en los ríos y en los embalses, se realizó un análisis multivariado de tipo Non-Metric Multidimensional Scaling (NMDS), técnica de ordenación basada en distancias ranqueadas entre los objetos. El NMDS es considerado uno de los métodos más efectivos de ordenación para datos ecológicos, ya que no requiere que los mismos cumplan con el supuesto de multinormalidad (McCune, Grace & Urban, 2002). Este análisis fue realizado con la función “metaMDS” del paquete *Vegan* (Oksanen, 2011), la cual estandariza y centra las variables mediante el cálculo de la raíz cuadrada y luego aplica la doble estandarización de Wisconsin que mejora la calidad de la ordenación (Oksanen, 2011). La función metaMDS realiza varios NMDS (n=20) y selecciona el que presenta el mejor ajuste de los datos. Se usó una matriz de distancias euclidianas, ya que las variables que se utilizaron para construir los NMDS fueron continuas (biovolumen de cada grupo fitoplanctónico). Se calculó el valor de estrés del modelo el cual indica el grado de ajuste de los datos. Clarke & Warwick, (2001) establecen cuatro categorías del valor de estrés (<0.05, <0.1, <0.2 y >0.3) que representan un gradiente de ajuste del modelo a los datos de excelente a muy malo, respectivamente. Se realizó un análisis de agrupamiento por el método *NbClust* para identificar el número de grupos determinados en el NMDS. Luego, a través del Análisis de Similaridad (ANOSIM) se evaluó si la cantidad de grupos identificados por el *NbClust* eran significativamente diferentes y a qué grado de disimilitud (Clarke & Warwick, 2001; Oksanen, 2011). Con la finalidad de evaluar las condiciones ambientales que favorecían cada grupo taxonómico de fitoplancton se realizó un NMDS con el método ENVFIT, el cual permite asociar el patrón observado en el NMDS con una matriz de variables ambientales (Oksanen, 2011).

El análisis NMDS con ENVFIT se realizó en forma separada para los datos de ríos y los de los embalses debido a que son ecosistemas que se comportan de manera diferente. Ambos NMDS fueron contruidos a partir de los datos de biovolumen de los grupos taxonómicos de fitoplancton (Bacillariophyta, Chlorophyta, Cryptophyta, Chrysophyta, Cyanobacteria y

Dinophyta). La selección de variables ambientales utilizadas en el ENVFIT fueron las que presentaron mayor correlación con el biovolumen de fitoplancton o las que según la bibliografía tienen un mayor efecto en los organismos de los grupos taxonómicos encontrados. De este modo, para hacer el ENVFIT de los NMDS se utilizaron las siguientes variables ambientales: NID, PRS, turbidez, temperatura (temp), conductividad (K), materia orgánica en suspensión (MOS) y oxígeno disuelto (OD). A su vez, para los ríos se utilizaron las variables pH y caudal mientras que para los embalses se utilizó además la variable tiempo de residencia del agua.

Todos los análisis fueron realizados con el programa R versión 3.4.2. (R Core Team). Para los gráficos y pruebas estadísticas fueron utilizados los paquetes estadísticos *ggplot2*, *scales*, *ggsci*, *gridExtra*, *plyr*, *reshape2*, *RColorBrewer* y *lme4* y para el NMDS los paquetes *Vegan*, *MASS* y *NbClust*.

Resultados

Se encontraron diferencias significativas en las variables ambientales y en el biovolumen de fitoplancton entre la subcuenca del arroyo Canelón Grande y la del río Santa Lucía. Los sitios de los sistemas lóticos de la subcuenca del Canelón Grande (CBZ y ESC) presentaron mayores concentraciones de fósforo total (PT), nitrógeno total (NT), turbidez y CDOM y menores concentraciones de oxígeno disuelto (OD), pH y caudal (p-valor < 0.05 para todas las variables mencionadas) en contraste con los del río Santa Lucía (SL, PP, FM y SR) (Figura 1.2 y 1.3 y Anexo I). Los embalses de ambas subcuencas registraron diferencias significativas (p-valor < 0.05) en el tiempo de residencia (TR), PT y turbidez, con los mayores valores registrados en ECG (Figura 1.2 y 1.3 y Anexo I). Ambos embalses (EPS y ECG) presentaron columna de agua mezclada durante todo el período de estudio. El arroyo Canelón Grande y Chico presentaron mayores valores de NT y CDOM y menores valores de turbidez, OD y pH que ECG (p-valor < 0.05, Figura 1.2 y 1.3 y Anexo I). Por su lado, el río Santa Lucía presentó mayores valores de pH y OD y menores valores de NT, PT y CDOM que EPS (p-valor < 0.05, Figura 1.2 y 1.3 y Anexo I).

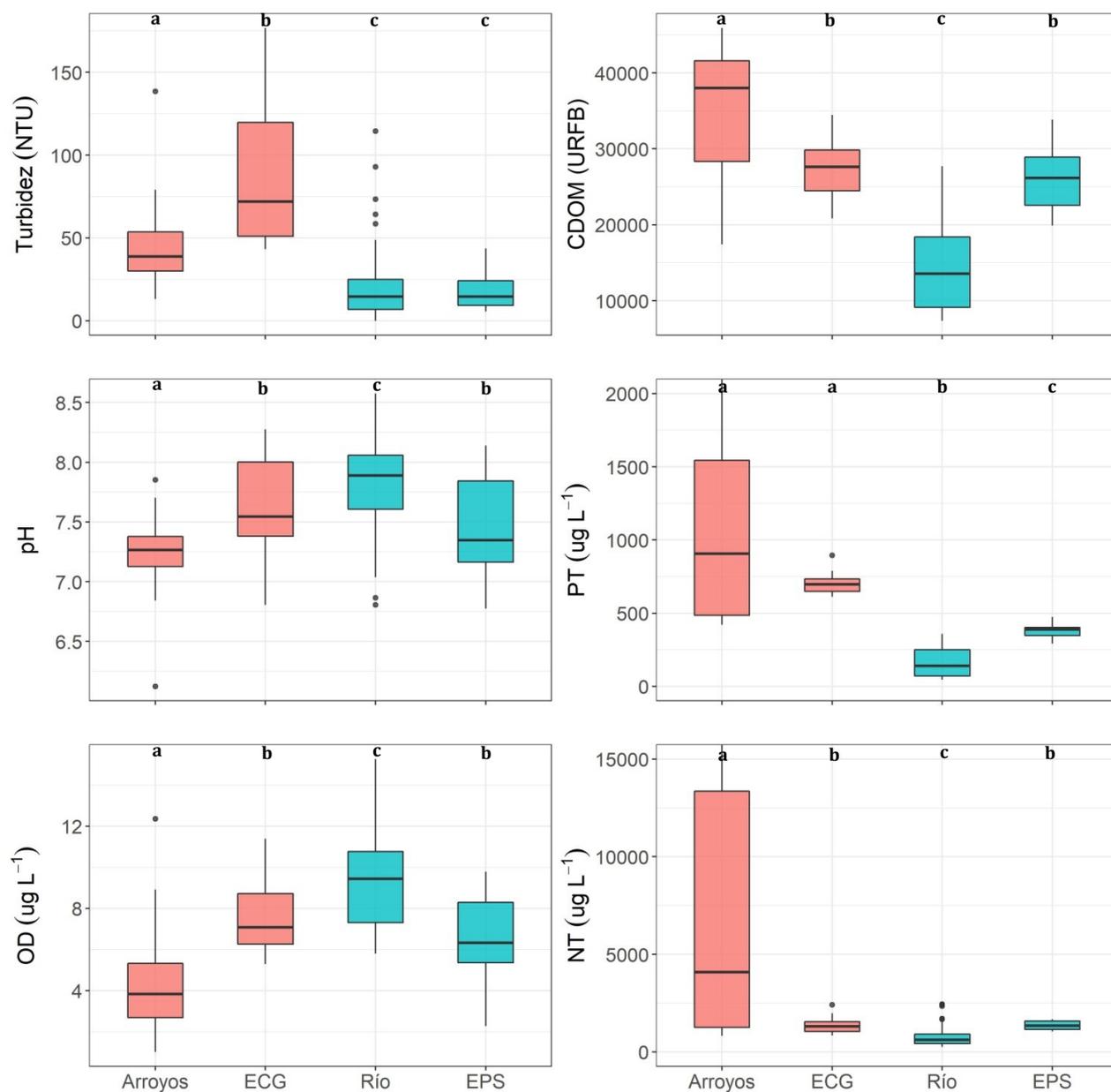


Figura 1.2. Boxplots de las principales variables ambientales: turbidez, pH, oxígeno disuelto (OD), materia orgánica coloreada disuelta (CDOM), fósforo total (PT) y nitrógeno total (NT). La agrupación es por arroyos-ríos y embalses de cada subcuenca (anaranjado: subcuenca del arroyo Canelón Grande, azul: subcuenca del río Santa Lucía). Se indica la mediana (línea gruesa), los percentiles 25 y 75% (caja) y los valores 1.5 x rango intercuartil (bigotes). Los círculos negros son valores que se encuentran por fuera del 1.5 x rango intercuartil. Los grupos marcados con la misma letra indican que no existieron diferencias significativas según la prueba de Kruskal-Wallis. Los boxplots de PT y NT no muestran los valores extremos ($> 2000 \mu\text{g L}^{-1}$ de PT y $> 15000 \mu\text{g L}^{-1}$ de NT), los que corresponden a 5 y 6 datos, respectivamente, pertenecientes al sitio ESC (arroyo Canelón Chico). Abreviaciones: ECG: Embalse Canelón Grande, EPS: Embalse Paso Severino

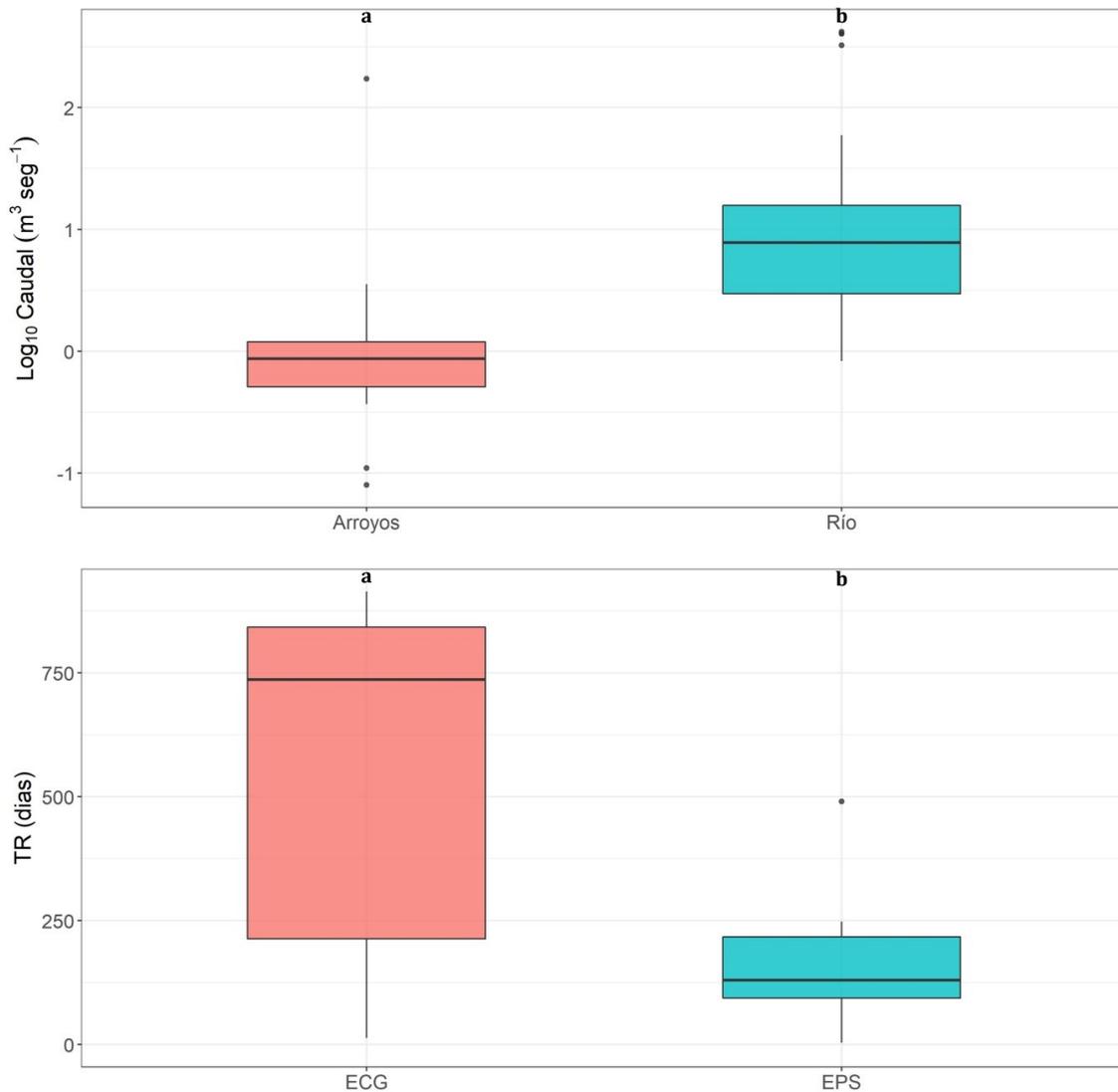


Figura 1.3. Circulación del agua representada por boxplot del logaritmo base 10 del caudal para los arroyos de la subcuenca del arroyo Canelón Grande (anaranjado) y los ríos de la subcuenca del río Santa Lucía (azul) (arriba) y boxplot del tiempo de residencia para el embalse de la subcuenca del arroyo Canelón (ECG, anaranjado) y del embalse de la subcuenca del río Santa Lucía (EPS, azul) (abajo). En cada caso se indica la mediana (línea gruesa), los percentiles 25 y 75% (caja) y los valores 1.5 x rango intercuartil (bigotes), círculos negros: valores menores o mayores al 1.5 x rango intercuartil. Las letras indican diferencias significativas entre grupos según la prueba de Kruskal-Wallis.

La clasificación del estado trófico según Lamparelli (2004), según la mediana del fósforo total de los cuerpos de agua lénticos y lóticos de ambas subcuencas, fue de eutrófico a hipereutrófico (Tabla 1.2). Según la mediana de la clorofila *a* el estado trófico de ambas subcuencas fue de oligotrófico a mesotrófico, salvo para los sitios del arroyo Canelón Grande (supereutrófico,

Tabla 1.2), el cual incluye datos del sitio ESC donde en más del 80% de los casos los valores de clorofila *a* fueron de hipereutrofia ($Clo\ a > 7.46\ \mu\text{g}\ \text{L}^{-1}$). Cabe destacar que el río Santa Lucía también presentó valores de clorofila *a* de hipereutrofia en el 17% de los casos, asociados al período estival (Tabla 1.2).

Tabla 1.2 Clasificación de estado trófico según Lamparelli (2004) en función del fósforo total (IET-PT) y de la clorofila *a* (IET-Clo *a*) y relación entre el nitrógeno inorgánico disuelto y el fósforo reactivo soluble (NID/PRS) para el período de estudio. Se muestra la mediana, los mínimos y los máximos encontrados para el PT, la clorofila *a* y NID/PRS para cada subcuenca y cada tipo de ecosistema. Abreviaciones: ULTRA: ultraoligotrófico, OLIGO: oligotrófico, MESO: mesotrófico, EUT: eutrófico, SUPER: supereutrófico, HIPER: hipereutrófico, indetec: indetectable.

Subcuenca	Tipo de ecosistema	Mediana PT ($\mu\text{g}\ \text{L}^{-1}$)	IET-PT	Mediana Clo <i>a</i> ($\mu\text{g}\ \text{L}^{-1}$)	IET-Clo <i>a</i>	Relación NID/PRS
Santa Lucía	Léntico	388.4 (291.6-472.8)	HIPER (HIPER-HIPER)	1.5 (indetec-10.0)	MESO (ULTRA-MESO)	1.58 (1.29-3.09)
	Lótico	139.2 (45.5-358.1)	EUT (MESO-SUPER)	2.4 (0.2-57.3)	MESO (ULTRA-HIPER)	1.76 (0.22-10.8)
Canelón Grande	Léntico	697.5 (611.9-895.6)	HIPER (HIPER-HIPER)	3.0 (1.0-101.8)	OLIGO (ULTRA-HIPER)	0.69 (0.21-1.11)
	Lótico	906.6 (419.9-3697.3)	HIPER (SUPER-HIPER)	5.3 (1.5-241.7)	SUPER (MESO-HIPER)	1.70 (0.75-4.64)

El biovolumen total de fitoplancton varió de 0.001 a 102.5 $\text{mm}^3\ \text{L}^{-1}$, con una mediana de 0.16 $\text{mm}^3\ \text{L}^{-1}$. El arroyo Canelón Chico (ESC) fue el sitio que presentó el máximo valor registrado (BV = 102.5 $\text{mm}^3\ \text{L}^{-1}$, 25/02/2015) y el único que presentó diferencias significativas con el resto de los sitios (Figura 1.4). La mediana de la clorofila *a* de todos los sitios fue de 3 $\mu\text{g}\ \text{L}^{-1}$ con un máximo de 242 $\mu\text{g}\ \text{L}^{-1}$ (ESC, 25/02/2015), y una alta correlación con el biovolumen de fitoplancton según la prueba de Spearman ($\rho=0.6$, $p\text{-valor}<0.01$).

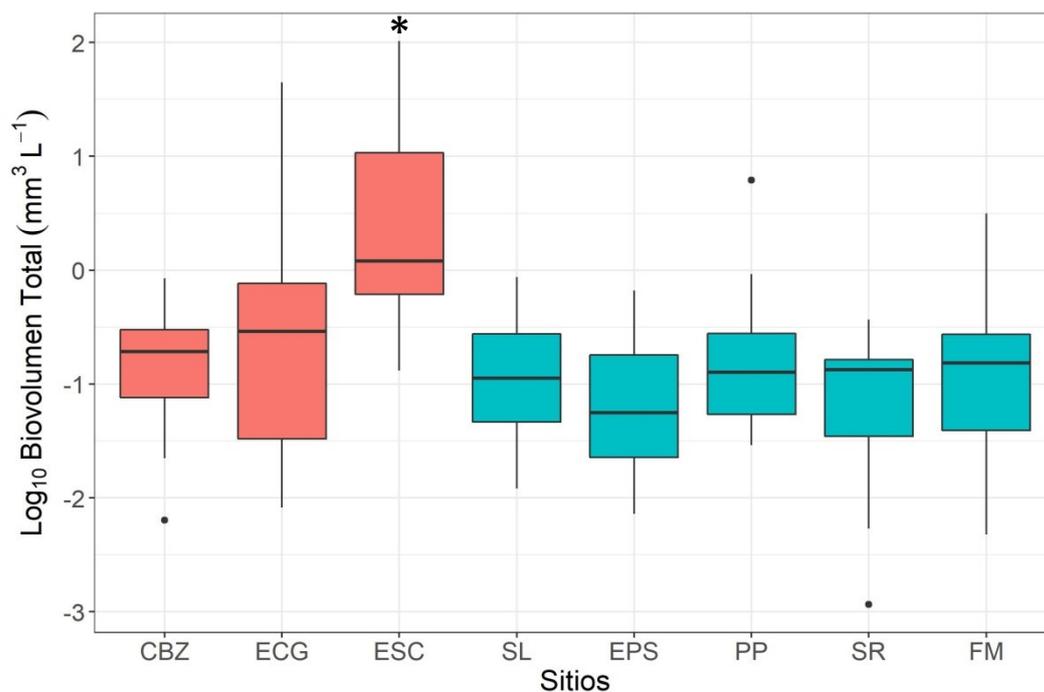


Figura 1.4. Logaritmo del biovolumen de fitoplancton total de cada sitio de muestreo para todo el período de estudio. En anaranjado: subcuenca del arroyo Canelón Grande y en azul: subcuenca del río Santa Lucía. Se indica la mediana (línea horizontal), los percentiles 25 y 75% (caja) y los valores 1.5 x rango intercuartil (bigotes). Los círculos negros indican valores mayores o menores al 1.5 x rango intercuartil. Con * se indica el único sitio que presentó diferencias significativas según la prueba de Kruskal-Wallis. Abreviaciones: CBZ: Arroyo Canelón Grande, ECG: Embalse Canelón Grande, ESC: Paso Espinosa, SL: Santa Lucía, EPS: Embalse Paso Severino, PP: Paso Pache, SR: San Ramón FM: Fray Marcos.

La comunidad de fitoplancton estuvo representada por los filos Chlorophyta, Cryptophyta, Chrysophyta, Bacillariophyta, Dinophyta, Cyanobacteria y la clase Euglenophyceae. Los taxa de Cryptophyta y Bacillariophyta fueron los dominantes en el biovolumen total a lo largo del período de estudio (Figura 1.5). Sin embargo, la máxima biomasa alcanzada a lo largo del año de muestreo se registró en Paso Espinosa (ESC, 25/02/2015, biovolumen = 102.5 mm³L⁻¹, Figura 1.4) y correspondió a una floración de *Cryptomonas* spp. (Cryptophyta, 78%) y de organismos del género *Euglena* (clase Euglenophyceae, 18%) (Figura 1.5). En los sitios de muestreo de subcuenca del río Santa Lucía (SL, PP, FM y SR) las diatomeas pennadas fueron el grupo más representativo en el biovolumen fitoplanctónico total en varias ocasiones, mientras que en los lóticos de la subcuenca del arroyo Canelón Grande fueron organismos flagelados pertenecientes a Cryptophyta (CBZ y ESC) y Euglenophyceae (ESC). El fitoplancton del embalse Paso Severino

(EPS) estuvo ampliamente dominado por organismos Cryptophyta a lo largo del período de estudio (Figura 1.5). El embalse Canelón Grande (ECG) presentó una dominancia de organismos flagelados, especialmente de Cryptophyta y Dinophyta, llegando a formar floraciones (Clorofila $a > 75 \mu\text{g L}^{-1}$) del género *Ceratium* (Dinophyta) en dos ocasiones (3/2/2015: biovolumen de *Ceratium* sp. = $43.8 \text{ mm}^3 \text{ L}^{-1}$ y 17/3/2015: biovolumen de *Ceratium* sp.= $20.7 \text{ mm}^3 \text{ L}^{-1}$). Las cianobacterias dominaron la comunidad en tres ocasiones: en el Embalse Canelón Grande (ECG, 24/2/2015, familia Microcystaceae), en San Ramón (SR, 20/05/2015, *Calothrix* spp.) y en Santa Lucía (SL, 16/12/2015, *Planktolyngbya limnetica*), con biovolúmenes de fitoplancton total bajos ($< 1 \text{ mm}^3 \text{ L}^{-1}$).

En los sitios analizados de la cuenca se encontraron 19 géneros capaces de generar FANs según la bibliografía consultada, principalmente de los grupos Cyanobacteria y Euglenophyceae (Tabla 1.3). Algunos organismos encontrados fueron de hábitos bentónicos, como los de los géneros *Calothrix* y *Anabaena*. Cabe destacar que en los sitios lóticos de la subcuenca del arroyo Canelón Grande se registró el mayor número de géneros potencialmente generadores de FANs (ESC = 12 géneros y CBZ = 9 géneros). El resto de los sitios presentaron entre 4 y 8 géneros con estas características, a excepción de ECG que presentó únicamente 2 (Tabla 1.3).

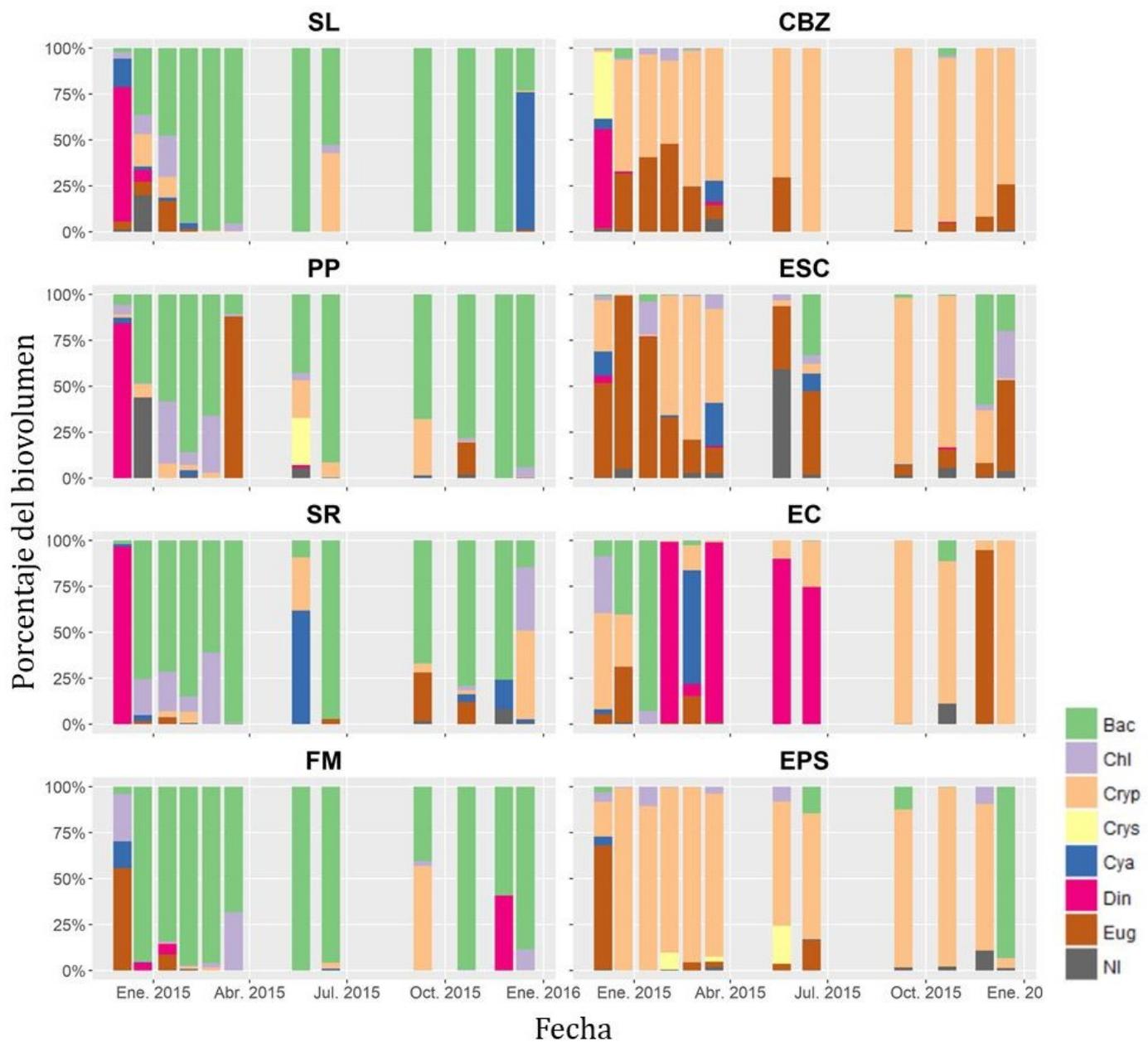


Figura 1.5. Contribución relativa al biovolumen total (%) de los filos fitoplanctónicos para todos los sitios de muestreo a lo largo de las fechas de estudio. Abreviaciones: CBZ: Arroyo Canelón Grande, ESC: Paso Espinosa, ECG: Embalse Canelón Grande, SL: Santa Lucía, PP: Paso Pache, EPS: Embalse Paso Severino, FM: Fray Marcos, SR: San Ramón, Bac: Bacillariophyta, Chl: Chlorophyta, Cryp: Cryptophyta, Crys: Chrysophyta, Cya: Cyanobacteria, Din: Dinophyta, Eug: Euglenophyceae, NI: no identificado.

Tabla 1.3. Listado de géneros de cianobacterias y de Euglenophytas encontrados en la cuenca del río Santa Lucía. La clasificación utilizada para los grupos taxonómicos se realizó según Komárek *et al.* (2014) para las cianobacterias y para las Euglenophyceae según Parra (1983). Se indica el grupo taxonómico al que pertenecen, las toxinas que potencialmente pueden producir según la bibliografía consultada (Chorus & Bartram, 1999; Carmichael, 2001; Codd *et al.*, 2005; Sant’Anna *et al.*, 2008; Zimba *et al.*, 2010; Pearson *et al.*, 2010, entre otras), los sitios en los que fueron encontrados, los máximos biovolúmenes alcanzados (mm^3L^{-1}) y el porcentaje que representó dicho biovolumen en el total del fitoplancton. Abreviaciones: CBZ: Arroyo Canelón Grande, ECG: Embalse Canelón Grande, ESC: Paso Espinosa, SL: Santa Lucía, EPS: Embalse Paso Severino, PP: Paso Pache, FM: Fray Marcos, SR: San Ramón, MYC: microcistinas, ATX-a: anatoxina-a, ATX-S: anatoxina-a (S), STX: saxitoxinas, CYL: cylindrospermopsina, poliS: polisacáridos, Eug: euglenoficina, SI: sin información.

Grupo taxonómico	Género	CBZ	ECG	ESC	SL	EPS	PP	FM	SR	Sitio con biovolumen máximo relativo (porcentaje)	Toxina potencial
CIANOBACTERIA (Orden Synechococcales)	<i>Merismopedia</i>			X			X	X	X	SR: <0,001 (0,1%)	MYC, polis
	<i>cf. Romeria</i>			X						ESC: 0,001 (0,2%)	SI
	<i>Planktolynghya</i>	X		X	X					SL: 0,65 (74,8%)	MYC, STX, poliS
	<i>Pseudanabaena</i>			X			X	X	X	FM: 0,002 (10,7%)	MYC, polis
CIANOBACTERIA (Orden Chroococcales)	<i>cf. Chroococcus</i>								X	SR: 0,002 (4,1%)	MYC
	<i>cf. Microcystis</i>		X	X						ECG: 0,42 (61,9%)	MYC, polis
	<i>Sphaerocavum</i>			X						ESC: 0,005 (0,3%)	
CIANOBACTERIA (Orden Nostocales)	<i>Anabaena</i>	X								CBZ: <0,001 (0,2%)	ATX-a, ATX-S, CYL, MYC, STX, poliS
	<i>Aphanizomenon</i>	X		X	X	X	X			SL: 0,03 (6,4%)	ATX-a, CYL, STX, polis
	<i>cf. Calothrix</i>								X	SR: 0,003 (61,8%)	
	<i>Cylindrospermopsis</i>	X			X			X	X	CBZ: 0,025 (3,0%)	CYL, MYC, STX, polis
	<i>Dolichospermum</i>	X		X						CBZ: 0,004 (0,5%)	ATX-a, ATX-SCYL, MYC, STX, poliS
	<i>Raphidiopsis</i>			X	X	X	X	X	X	EPS: 0,005 (2,5%)	ATX-a, CYL, MYC, STX, poliS
CIANOBACTERIA (Orden Oscillatoriales)	<i>Arthrospira</i>	X					X		X	PP: 0,005 (1,7%)	SI
	<i>cf. Geitlerinema</i>				X					SL: <0,001 (1,9%)	SI
	<i>cf. Jagginema</i>						X			PP: <0,001 (0,8%)	SI
	<i>Phormidium</i>	X		X						CBZ: 0,003 (0,3%)	SI
	<i>Planktothrix</i>	X		X	X	X	X	X		ESC: 2,2 (23,6%)	ATX-a, MYC, STX, polis
EUGLENOPHYCEAE	<i>Euglena</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	ESC: 18,6 (18,1%)	Eug

El análisis NMDS para la matriz de los sistemas lóticos (Figura 1.6a) presentó un ajuste aceptable (estrés = 0.12). El biovolumen fitoplanctónico que tuvo un mayor aporte al eje de ordenación 1 (MDS1) fue de los grupos Bacillariophyta (0.33), Cryptophyta (-0,55), Chrysophyta (-0,33), Dinophyta (-0.36) y Euglenophyceae (-0,37); mientras que para el segundo eje de ordenación (MDS2) fueron el biovolumen de Chrysophyta (-0,52) y Dinophyta (-0.49). Se identificaron 3 grupos con baja significancia de disimilitud ($R^2=0.3$) aunque significativa (p -valor=0.001). El primer grupo (círculo de color anaranjado, Figura 1.6a) incluyó datos de todos los sitios excepto CBZ y estuvo asociado al biovolumen de diatomeas y a las variables ambientales oxígeno disuelto, pH y temperatura de forma positiva y negativamente a la turbidez, los nutrientes y la materia orgánica. El segundo grupo (círculo de color turquesa, Figura 1.6a) estuvo principalmente asociado a los sitios ESC y CBZ (subcuenca arroyo Canelón) y a Euglenophyceae, Cryptophyta y Chlorophyta. Este grupo se asoció positivamente a las condiciones ambientales de mayor conductividad, nutrientes y turbidez; y negativamente al pH y oxígeno disuelto. El tercer grupo (círculo de color verde, Figura 1.6a) estuvo representado por todos los sitios que presentaron altos valores de caudales, a los filos Cyanobacteria, Dinophyta y Chrysophyta y negativamente a la temperatura.

El análisis NMDS realizado para los embalses (Figura 1.6b) obtuvo un ajuste aceptable de los datos (estrés= 0.14). El mayor aporte al eje de ordenación 1 (MDS1) estuvo dado por el biovolumen de los organismos pertenecientes a Chlorophyta (-0.35), Cryptophyta (0.40), Cyanobacteria (-0.55) y Euglenophyceae (-0.58); mientras que el mayor aporte al segundo eje de ordenación (MDS2) fue de Bacillariophyta (0.53) y Chlorophyta (-0.45). No se identificaron grupos significativamente diferentes en este análisis (p -valor=0.56).

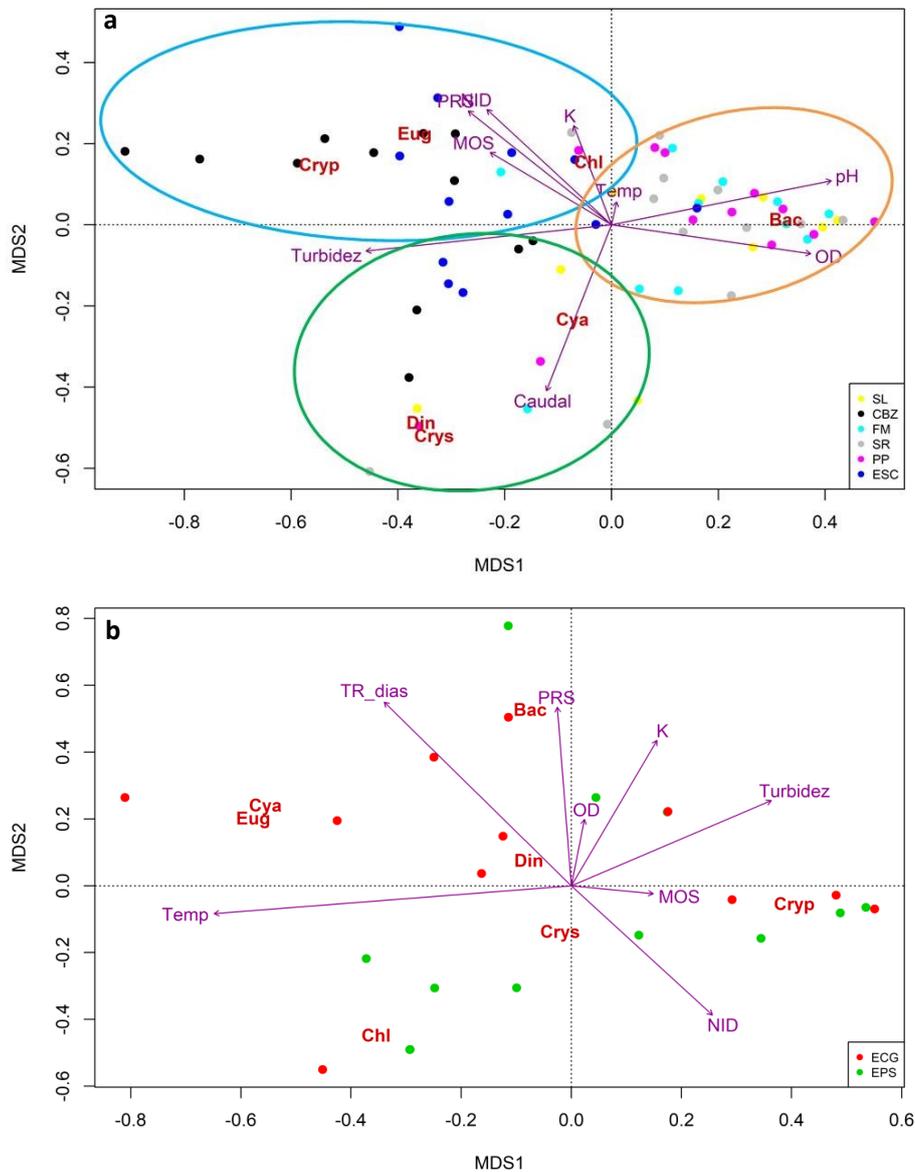


Figura 1.6. NMDS con ENVFIT para los ríos (a) y para los embalses (b). En las flechas se muestran las variables ambientales graficadas sobre el NMDS con ENVFIT: nitrógeno inorgánico disuelto (NID), fósforo reactivo soluble (PRS), materia orgánica en suspensión (MOS), turbidez (NTU), conductividad (K), temperatura (Temp), pH , oxígeno disuelto (OD), caudal ($m^3 \text{ seg}^{-1}$) y tiempo de residencia del agua (TR, días). Los puntos indican los distintos sitios: SL: Santa Lucía (amarillo), CBZ: Arroyo Canelón Grande (negro), ECG: Embalse Canelón Grande (rojo), EPS: Embalse Paso Severino (verde), FM: Fray Marcos (celeste), SR: San Ramón (gris), PP: Paso Pache (violeta), ESC: Paso Espinosa (azul). En (a), los círculos (turquesa, anaranjado y verde) muestran los grupos con diferencias significativas determinados por el Nb-Clust. No se encontraron grupos estadísticamente significativos para los embalses (b).

Discusión

Este estudio muestra que la estructura de la comunidad de fitoplancton del río Santa Lucía y del arroyo Canelón Grande refleja las condiciones abióticas prevalecientes en cada subcuenca estudiada y su grado de eutrofización. Mientras que las diatomeas estuvieron asociadas a indicadores de calidad de agua relativamente mejores (mayor pH y OD), el filo Cryptophyta y la clase Euglenophyceae se asociaron a condiciones de mayor materia orgánica en suspensión y concentración de nutrientes. Contrariamente a lo esperado, las cianobacterias no se asociaron a los indicadores de eutrofización y lo hicieron a situaciones de menor TR o mayor caudal. Se identificaron eventos FANs (*Cryptomonas* spp. y *Euglena* spp. en ESC) y varios taxa que tienen la potencialidad de generarlos, lo que sugiere la presencia de inóculos para la generación de floraciones en la cuenca. Si bien hasta el momento han sido reportados pocos eventos de floraciones en la cuenca del río Santa Lucía (Viak, 1990; Bonilla & Meerhoff, 2013; Aubriot *et al.*, 2017), los sitios estudiados presentan condiciones abióticas favorables, como una alta disponibilidad de nutrientes y tiempos de residencia del agua adecuados para el desarrollo de FANs. Las predicciones climatológicas para la región en un contexto de cambio climático (aumento del riesgo de eventos extremos: sequías, inundaciones y tormentas; Magrin *et al.*, (2014)) y las alteraciones hidrológicas producidas por construcciones de nuevos embalses (nueva Ley de Riego; IIDHH, 2017) son factores que han sido citados en la bibliografía como favorables para incrementar la frecuencia y duración de las FANs (Paerl & Paul, 2012).

Los cuerpos de agua de la cuenca del río Santa Lucía que se evaluaron en este estudio presentaron valores de biomasa de fitoplancton elevados (BV fitoplancton total > 10 mm³ L⁻¹), especialmente asociados a los sitios ECG y ESC durante el período estival. Las cianobacterias presentaron biomásas que sobrepasaron el nivel de alerta 1 para agua a potabilizar establecidos por la Organización Mundial de la Salud (OMS; Nivel de Alerta 1: BV cianobacterias > 0.2 mm³ L⁻¹; Chorus & Bartram, 1999). El fitoplancton del río Santa Lucía (sitios SL, PP, FM y SR) estuvo dominado por diatomeas, organismos característicos de sistemas fluviales (Reynolds, 1984,

2006; Wetzel, 2001). Si bien las biomásas de diatomeas encontradas fueron bajas ($< 3.6 \text{ mm}^3 \text{ L}^{-1}$), este filo puede generar floraciones y perjudicar la calidad del agua (AWWA, 2010). El fitoplancton de los sitios lóticos del arroyo Canelón y de los embalses estuvieron ampliamente dominados por organismos del filo Cryptophyta. Esto puede deberse a la alta turbidez y la alta señal de CDOM registrado en estos sitios, dado que estos organismos presentan rasgos y características funcionales que les permiten desarrollarse en bajas intensidades lumínicas (Reynolds, 2006). Algunas de estas características son la presencia de pigmentos que absorben luz a longitudes de onda intermedias (ficoeritrina, máximo de absorción entre los 495 y 550 nm) (Seppälä, Ylöstalo & Kuosa, 2005; Kirk, 2011), la capacidad de realizar migración vertical (Gervais, 1997) y la capacidad de hacer fagotrofia en condiciones de limitación lumínica (baja disponibilidad de luz) (Caron *et al.*, 1993). Algunos estudios plantean que estos atributos les permiten mantener una alta productividad primaria, aumentar su biomasa y dominar la comunidad en condiciones lumínicas limitantes para el crecimiento de otro tipo de fitoplancton (Gervais, 1997, 1998; Seppälä *et al.*, 2005). Además, en los ecosistemas lóticos se observó una asociación positiva de los filos Cyanobacteria, Dinophyta y Chrysophyta a altos valores de caudal, lo que podría reflejar el transporte de estos organismos en condiciones de alta escorrentía por precipitaciones. Por otro lado, el fitoplancton del sitio ESC fue significativamente diferente al resto de los sitios lóticos en cuanto a la biomasa total y a la estructura de la comunidad. En ESC se registraron floraciones co-dominadas por los géneros *Cryptomonas* y *Euglena* asociadas a elevados valores de nutrientes y materia orgánica y bajos valores de caudal, en línea con lo reportado en otros trabajos para la región (De Oliveira & Calheiros, 2000; Padulles *et al.*, 2017). Recientemente, se ha visto que organismos del género *Euglena* pueden producir una toxina denominada euglenoficina. Si bien su modo de acción no es conocido (Zimba *et al.*, 2010), la euglenoficina tiene efectos ictiotóxicos, dificultando la respiración en bagres y tilapias (Xavier *et al.*, 1991; Zimba *et al.*, 2010), y herbicida, inhibiendo el crecimiento algal de clorofitas, diatomeas y cianobacterias (Zimba, Rowan & Triemer, 2004; Zimba *et al.*, 2010). Los organismos del género *Euglena* tienen preferencias por ambientes ricos

en materia orgánica, por ejemplo, como resultado del aporte de aguas residuales o domésticas (Padulles *et al.*, 2017). El sitio ESC recibe las aguas servidas de la ciudad de Canelones (efluentes tratados y aportes directos de áreas suburbanas) y efluentes industriales del frigorífico Canelones, los cuales hasta el 2012 y 2015 respectivamente, no contaban con planta de tratamiento terciaria (URSEA, 2017). Según Aubriot *et al.* (2017) los aportes puntuales que recibe este sitio, junto con el bajo caudal, son los responsables de la elevada carga de nutrientes, turbidez y materia orgánica. De esta forma, el caudal podría ser la variable clave que se correlaciona de forma inversa con las floraciones del género *Euglena* en un sitio altamente contaminado como el Arroyo Canelón Chico. Este estudio permitió definir que la estructura de la comunidad de fitoplancton de cada subcuenca responde a las características químicas locales, mientras que la circulación del agua se relaciona con los filos Cyanobacteria, Dinophyta y Chrysophyta sin importar la subcuenca del que se trate.

Los resultados de este estudio destacan el grado de eutrofización avanzada de la cuenca del río Santa Lucía. Los valores de concentración de nutrientes encontrados están en línea con las evidencias presentadas por otras publicaciones (Achkar *et al.*, 2012; Chalar *et al.*, 2013, 2017; Aubriot *et al.*, 2017), en particular se destaca que los valores de PT sobrepasan por más de 4 veces los máximos permitidos por la legislación (Decreto N°253/79, 1979; valor máximo de PT = 0.025 mg L⁻¹) para cuerpos de agua continentales. En la subcuenca del río Santa Lucía, el embalse EPS recibe un gran aporte de nutrientes debido a la productividad lechera de la zona (Chalar *et al.*, 2017), lo que junto al mayor TR del embalse, hace que el mismo actúe como sumidero de nutrientes en contraste con los sistemas lóticos de la misma subcuenca (Aubriot *et al.*, 2017). Por el contrario, en la subcuenca del arroyo Canelón Grande, la concentración de nutrientes es mayor en los cursos fluviales que en ECG, en particular en el sitio lótico ESC (mediana de PT más de 60 veces lo permitido por la legislación, Decreto N°253/79, 1979) el cual recibe los aportes suburbanos de la Ciudad de Canelones y del frigorífico. Los resultados encontrados en este trabajo en concordancia con antecedentes que analizan cambios de uso del

suelo de las subcuencas (Aubriot *et al.*, 2017), muestran que el proceso de eutrofización se asocia principalmente a fuentes difusas en la subcuenca del Santa Lucía y a fuentes puntuales en la cuenca del arroyo Canelón Grande.

La alta turbidez producida por materiales en suspensión orgánicos e inorgánicos, afecta la penetración de la luz fotosintéticamente activa (PAR) en los cuerpos de agua de la subcuenca del arroyo Canelón Grande, y podría ser una limitante para el desarrollo de organismos florecedores que no sean capaces de tolerar bajas intensidades lumínicas (Reynolds, 2006). En particular, organismos como las Cryptophyta, Dinophyta o algunas cianobacterias (ej: *Planktothrix* spp y *Limnothrix* spp.) presentan rasgos morfológicos (ej: presencia de flagelo o formas alargadas) o ecofisiológicos (ej: cambios en la composición relativa de pigmentos) que les permitirían tolerar estas condiciones de luz (Reynolds, 2006; Kokociński *et al.*, 2010; Wehr *et al.*, 2015; Bonilla *et al.*, 2016). En especial, ECG presentó condiciones de concentración nutrientes, temperatura y alto tiempo de residencia lo que según la bibliografía favorecerían el desarrollo de floraciones (Whitton & Potts, 2002; Dolman *et al.*, 2012; Rangel *et al.*, 2012) capaces de tolerar altos valores de turbidez (> 40 NTU, máximo alcanzado = 177 NTU), por lo tanto, hipotetizamos que existen otros factores, como la elevada señal de CDOM registrada, que se encuentra limitando el desarrollo de estos organismos. Sin embargo, en este trabajo se encontraron en ECG floraciones del género *Ceratium* (Dinophyta) en dos oportunidades a altos valores de turbidez (63.5 y 113 NTU). Nogueira *et al.* (en preparación) registró para este mismo embalse (período 2014 - 2017), floraciones del dinoflagelado invasor *Ceratium furcoides*, el cual posee bajos requerimientos lumínicos y capacidad de regular su posición en la columna de agua (Heaney & Talling, 1980; Reynolds, 2006; Meichtry de Zaburlín *et al.*, 2016), según la disponibilidad de luz. Recientemente fue desarrollado un modelo de predicción de cianobacterias en la Laguna del Sauce (sistema eutrófico, fuente de agua potable para la ciudad de Maldonado, Uruguay (34°43'S, 55°13'W)) que establece valores de turbidez inorgánica máximos de 29 NTU como limitantes para el desarrollo de floraciones de cianobacterias

(Clorofila *a* < 15-20 $\mu\text{g L}^{-1}$) (Crisci *et al.*, 2017). En este sentido, la baja disponibilidad de luz producida por la elevada turbidez inorgánica o por las concentraciones de CDOM de la subcuenca del arroyo Canelón Grande podría ser un factor que inhiba el desarrollo de FANs, en especial las de cianobacterias.

En contraste con el embalse Canelón Grande, EPS podría ser un sitio propicio para el desarrollo de FANs, ya que presenta valores de turbidez menores (mediana = 13 NTU, máximo alcanzado 44 NTU), alta disponibilidad de nutrientes y tiempos de residencia suficientes para el desarrollo de FANs (mediana TR = 130 días). En este embalse ya fueron reportadas floraciones de cianobacterias de los géneros *Dolichospermum*, *Raphidiopsis* y *Oscillatoria* en 1988 (Viak, 1990) e inóculos de *Microcystis* entre 2009 y 2011 (Arocena *et al.*, 2012). Los géneros *Dolichospermum* y *Microcystis* desarrollan floraciones tóxicas en condiciones abióticas similares, incluso con menores concentraciones de nutrientes y tiempos de residencia a los presentados en EPS, en varios embalses del país (Bonilla *et al.*, 2015; Haakonsson *et al.*, 2017). En el embalse de Salto Grande durante el período 2013 - 2014, Kruk *et al.*, (2015) reportó floraciones de cianobacterias del género *Microcystis* (Biovolumen de cianobacterias promedio = 457 $\text{mm}^3 \text{L}^{-1}$) en concentraciones de fósforo 15 veces menores a las encontradas en EPS (promedio PRS en Salto Grande = 19,9 $\mu\text{g L}^{-1}$) y con valores de turbidez < 50 NTU. Este embalse presenta un tiempo de residencia promedio 10 veces menor que el de EPS (TR promedio de Salto Grande = 12.5 días, máximo TR aproximado = 65 días; De León & Chalar, 2003; Bordet, Fontanarrosa & O'Farrell, 2017) y estudios recientes plantean que la hidrología de este embalse es uno de los factores estructuradores de la comunidad de fitoplancton (Bordet *et al.*, 2017). En los embalses del río Negro (Bonete, Baygorria y Palmar) también fueron encontradas floraciones de cianobacterias de los géneros *Dolichospermum* y *Microcystis* a concentraciones de PT 3 veces menores a las determinadas en EPS, y de NT de casi la mitad de las reportadas por este trabajo para EPS. Los tiempos de residencia de los embalses del río Negro son menores a los de EPS (en Baygorria y Palmar) y tienen valores de turbidez similares a las de EPS ($K_d = 0.3 \text{ m}^{-1}$) (González-Piana *et al.*,

2011; Chalar, *et al.*, 2015). Por otro lado, Arocena *et al.* (2012) plantean que la baja disponibilidad de luz debida a la presencia de material en suspensión es la causa de que no ocurran floraciones de cianobacterias en EPS, sin embargo, la penetración de la luz encontrada en todos los muestreos realizados en esta investigación (más de $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en el primer metro de profundidad del embalse con valores máximos de $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, datos no mostrados) sería suficiente para el desarrollo de floraciones de cianobacterias. En particular, EPS podría ser un ambiente susceptible al desarrollo de floraciones tóxicas y acumulativas del género *Microcystis*, por su gran capacidad de regular su posición en la columna de agua (Romo *et al.*, 2013). El crecimiento de *Microcystis*, y la respectiva producción de microcistinas, ocurre a intensidades de luz mayores a $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Huisman *et al.*, 1999; Wiedner *et al.*, 2003). De este modo, estos antecedentes para el país permiten hipotetizar que en EPS existen otros factores inhibidores para el desarrollo de FANs diferentes a los nutrientes y al tiempo de residencia del agua. Se puede concluir que la intensidad de luz presente en EPS no sería un factor limitante para el crecimiento de cianobacterias.

Uno de los factores que podría estar limitando el desarrollo de FANs en EPS es la presencia de materia orgánica coloreada disuelta (CDOM), en particular de sustancias húmicas, y con ello una atenuación diferencial en el espectro de luz (Kirk, 2011). De esta forma, EPS se encontraría en un estado de distrofia: baja producción primaria asociada a un elevado color del agua como producto de la alta concentración de sustancias húmicas (Wetzel, 2001). Si bien la concentración de CDOM depende de los aportes por parte de la cuenca de drenaje, los embalses ofician de “sumidero” de estas y otras sustancias, por lo que pueden contener gran cantidad de CDOM (Tranvik *et al.*, 2009). A su vez, ha sido demostrado que elevadas concentraciones de sustancias húmicas no solamente afectan a la atenuación de la luz sino que tienen efectos inhibitorios en el crecimiento de algas y cianobacterias (Jackson & Hecky, 1980; Park *et al.*, 2006; Prokhotskaya & Steinberg, 2007) a través de diversos mecanismos entre los que se encuentran la reducción de micronutrientes disponibles como el hierro debido a la quelación

del mismo por parte de las sustancias húmicas (Imai, Fukushima & Matsushige, 1999; Sun, Tanji & Unno, 2005), la producción de H₂O₂ intracelular como producto de la reacción fotoquímica de las sustancias húmicas o de sus derivados (Sun, Tanji & Unno, 2006) y el bloqueo de la cadena de electrones en el fotosistema II y por ende del proceso de fotosíntesis (Steinberg *et al.*, 2008). Cabe destacar que existen otros factores que no fueron estudiados en este trabajo, como la estructura de la comunidad de zooplancton, la presencia del mejillón invasor *Limnoperna fortunei* o el efecto del viento en la mezcla del embalse, que podrían también limitar el desarrollo de FANs en EPS. Este sitio presenta grandes cantidades *Limnoperna fortunei* encontrado en varios puntos del embalse desde hace más de 10 años (Brugnoli *et al.*, 2005; Langone, 2005; Arocena *et al.*, 2012). Varios estudios en el embalse de Salto Grande (Uruguay) han demostrado que en condiciones de aguas altas *L. fortunei* disponibiliza los nutrientes y tiene un efecto estructurador en la comunidad fitoplanctónica, en particular favoreciendo indirectamente el crecimiento de *Microcystis* (Cataldo *et al.*, 2012; Boltovskoy *et al.*, 2013; Silva & Giani, 2018). La existencia de este tipo de floraciones tóxicas en embalses del país en condiciones abióticas similares y la presencia de *L. fortuneii* en EPS son antecedentes que permiten hipotetizar que EPS es un sitio vulnerable para el desarrollo de floraciones de cianobacterias.

Los cursos de agua y los principales embalses de la cuenca del río Santa Lucía presentan inóculos de organismos capaces de generar FANs. Las condiciones de nutrientes de la cuenca así como el TR de los embalses serían propicias para el desarrollo de floraciones, aunque la disponibilidad de luz podría ser un factor limitante. En particular, el sitio ESC no solamente presentó las condiciones ambientales adecuadas para el desarrollo de FANs, sino que se encontraron floraciones con altas biomásas del género *Euglena*, potencialmente tóxico. Los resultados presentados en este capítulo y la evidencia de sitios vulnerables al desarrollo de floraciones, generan la necesidad de comprender los mecanismos que regulan la dinámica de grupos capaces de generar FANs que aporten a la gestión de la cuenca.

Capítulo 2

Mecanismos que explican la presencia y biomasa de los grupos formadores de FANs

Introducción

Las floraciones algales nocivas (FANs) son foco de atención mundial debido a las problemáticas que generan en la calidad del agua (Glibert *et al.*, 2005), entre las que se destacan mal olor y sabor, la posibilidad de producir toxinas, la generación de espumas y la anoxia por la descomposición de la biomasa (Chorus & Bartram, 1999). Estas consecuencias restringen los distintos usos de los cuerpos de agua como la recreación y la potabilización (Chorus, 2012).

Varios estudios sugieren que la dominancia y crecimiento de los grupos de fitoplancton capaces de producir FANs, especialmente las cianobacterias, son favorecidos con los cambios en las condiciones ambientales producto del cambio climático y las modificaciones antrópicas de los ecosistemas (Paerl & Huisman, 2009; Carpenter, Stanley & Vander Zanden, 2011). El aumento en la carga de nutrientes de los cuerpos de agua ha sido ampliamente reportado tanto a nivel mundial (Seitzinger *et al.*, 2010; Paerl *et al.*, 2011) como en la cuenca del río Santa Lucía (Aubriot *et al.*, 2017). Las predicciones de cambio climático plantean consecuencias a nivel regional y global. Los efectos que se prevén en el aumento de la temperatura y en las frecuencias de olas de calor presentan consecuencias en la estructura térmica del agua (Jöhnk *et al.*, 2008; Paerl & Huisman, 2008). A su vez, los cambios en el régimen de lluvia imponen consecuencias a nivel del régimen hidrológico, especialmente en los ríos (van Vliet *et al.*, 2013; Sinha *et al.*, 2017). El efecto conjunto de los cambios en la temperatura y el régimen hidrológico repercute en las tasas de crecimiento, persistencia, dominancia y distribución del fitoplancton en general y de los grupos formadores de FANs (Paerl & Huisman, 2009; Reichwaldt & Ghadouani, 2012; Cha *et al.*, 2014). Junto a los cambios hidrológicos, se suman las modificaciones físicas de origen antrópico como la construcción de represas que aumentan el tiempo de residencia del agua, factor clave para el crecimiento de fitoplancton (Li *et al.*, 2013b). A su vez, algunos autores

plantean que la distribución de especies de fitoplancton dependen de las condiciones locales de concentración de nutrientes en el agua, hidrológicas y climáticas (Glibert *et al.*, 2005; Reynolds, 2006; Carey *et al.*, 2012) así como de la interacción con el resto de las especies de fitoplancton de cada comunidad (Beaulieu *et al.*, 2014). En este contexto, surge la necesidad de comprender cómo la variación de estos factores ambientales afecta la dinámica de fitoplancton y en especial a los grupos formadores de FANs a nivel local.

Los modelos lineales han sido ampliamente utilizados para entender los mecanismos que favorecen al fitoplancton (Ej.: Kosten *et al.*, 2012; Beaulieu *et al.*, 2014; Zhu *et al.*, 2018). Estos modelos se caracterizan por presentar una relación lineal entre la variable de respuesta y las explicativas, lo cual permite comprender y parametrizar las relaciones entre dichas variables (Zuur *et al.*, 2009). Como desventaja, solo se pueden modelar variables de respuesta que presenten alguna distribución de la “familia exponencial” (normal, logarítmica, binomial, gamma, etc.) (Zuur *et al.*, 2009; Agresti, 2015). En la bibliografía hay ejemplos de implementación de modelos para explicar la dinámica del fitoplancton utilizando modelos lineales (Ej.: Kosten *et al.*, 2012), lineales generalizados (Ej.: Haakonsson *et al.*, 2017) y modelos lineales aditivos (Ej.: Carvalho *et al.*, 2011). Sin embargo, la mayoría de estos trabajos son realizados en lagos o embalses y son muy pocos los que incluyen modelos lineales para fitoplancton en ríos (Cha *et al.*, 2016, 2017; Haakonsson *et al.*, 2017). En particular, Haakonsson *et al.* (2017) realizó un modelo lineal (GLM) para los sistemas lóticos de Uruguay que explica la relación entre el logaritmo del biovolumen de cianobacterias de forma positiva con la temperatura y negativa con las precipitaciones.

El biovolumen es considerado el mejor estimador de la biomasa de fitoplancton debido a que refleja la abundancia y tamaño de los organismos de cada especie, es decir la contribución relativa de las diferentes especies a la comunidad (Hillebrand *et al.*, 1999). Sin embargo, cuando se utiliza el biovolumen de una especie o un grupo de fitoplancton la variable presenta distribución asimétrica a la izquierda debido a los excesos de ceros, por lo que una práctica

común es transformar la variable para poder utilizarla en modelos lineales (ej.: Kosten *et al.*, 2012: $\text{Log}(\text{BV} + 0.001)$). Sin embargo, esta práctica no es recomendable ya que requiere de sumar un valor (generalmente 1) a la variables antes de transformarla (O'Hara & Kotze, 2010), por lo que surge a la necesidad de explorar otros métodos, como los modelos “*zero altered gamma*” (Zuur & Ieno, 2016), bayesianos (Cha *et al.*, 2016) o los modelos “en dos partes” (“*hurdle models*”; Zuur & Ieno, 2016). Los modelos en dos partes permiten lidiar con la problemática del exceso de ceros presentes en una variable continua, caso típico de los datos de biovolumen de especies o grupos taxonómicos de fitoplancton (Zuur & Ieno, 2016). A su vez, la aplicación de estos modelos permitirá identificar las condiciones que le dan inicio a la proliferación de grupos formadores de FANs (presencia/ausencia) y las que determinan el aumento de su biomasa (Cha *et al.*, 2014).

Para los datos de la cuenca del río Santa Lucía no existen antecedentes en el uso de modelos que busquen explicar las condiciones que favorecen al aumento del biovolumen de fitoplancton ni de los grupos formadores de FANs en particular. La utilización de modelos en dos partes podría ser útil para comprender cuantitativamente los mecanismos que favorecen al desarrollo de FANs en la cuenca donde se encuentra la usina de potabilización de agua para más del 60% de la población del país y para contribuir a la gestión de la cuenca. Además, en este capítulo se busca comprender cómo afecta en términos de aporte de biomasa de grupos formadores de FANs cada tributario (río Santa Lucía y arroyo Canelón Grande) a la usina de Aguas Corrientes (AACC).

Con la finalidad de evaluar el transporte de biomasa de fitoplancton y grupos formadores de FANs de cada tributario a la usina de potabilizadora se utilizó el concepto de cargas, el cual pondera la concentración de una partícula en función del caudal y se expresa en unidades de concentración en función del tiempo. Este análisis permite cuantificar el transporte neto de una partícula en un sistema lótico. Esta aproximación es ampliamente utilizada con variables químicas (ej.: concentración de nutrientes, materia orgánica, sólidos en suspensión) en cuerpos de agua lóticos, pero no ha sido aplicada para organismos vivos como el fitoplancton. Para el

cálculo de cargas se requiere contar con datos de caudal, los cuales son poco frecuentes en estudios de fitoplancton en ríos (Qu *et al.*, 2018). Analizar el aporte de fitoplancton de cada tributario al cauce principal en un gradiente hidrológico permitirá generar información relevante para el monitoreo y la instrumentación de medidas de prevención de FANs en los procesos de potabilización del agua de la usina de AACC.

Metodología

Base de datos

En este capítulo se utilizaron las siguientes variables: tipo de ecosistema, sitio, subcuenca, biovolumen de fitoplancton y de los grupos formadores de FANs (cianobacterias y Euglenophyceae), fósforo total, fósforo reactivo soluble, nitrógeno inorgánico disuelto, turbidez, temperatura, conductividad, materia orgánica en suspensión, oxígeno disuelto, caudal y tiempo de residencia del agua (Tabla 2.1). Estas variables fueron obtenidas en el marco del Convenio Facultad de Ciencias-OSE tal como se describe en el Capítulo 1. La base de datos contiene 96 observaciones pertenecientes 8 sitios de la cuenca del río Santa Lucía (descripción en Cap. 1).

Tabla 2.1. Características de las variables utilizadas en los modelos desarrollados en este capítulo. Se muestra la abreviación utilizada, unidades, media y desvío estándar (DS) y el rango (mínimo y máximo) para cada variable, obtenidas como se describe en el Capítulo 1.

Variable	Abreviación	Unidades	Media \pm DS	Rango (min-max)
BV Fitoplancton total	BV Fito	mm ³ L ⁻¹	2.6 \pm 11.8	(0.001 – 102.5)
BV Cianobacteria	BV Cia	mm ³ L ⁻¹	0.04 \pm 0.2	(0 – 2.2)
BV Euglenophyceae	BV Eug	mm ³ L ⁻¹	0.5 \pm 3.0	(0 – 22.9)
Fósforo total	PT	μ g L ⁻¹	523.3 \pm 650.9	(45.5 – 3697.3)
Fósforo reactivo soluble	PRS	μ g L ⁻¹	405.9 \pm 488.0	(5 – 2563.2)
Nitrógeno inorgánico disuelto	NID	μ g L ⁻¹	787.1 \pm 1402.4	(40.5 – 7202.9)
Materia orgánica en suspensión	MOS	mg L ⁻¹	4.2 \pm 4.5	(0.7 – 25.7)
Turbidez	Turb	NTU	36.4 \pm 34.9	(0 – 176.7)
Temperatura	Temp	°C	21.3 \pm 5.1	(9.5 – 29.3)
Conductividad	K	μ S cm ⁻¹	0.4 \pm 0.3	(0.09 – 1.8)
Oxígeno disuelto	OD	mg L ⁻¹	7.6 \pm 3.0	(1.0 – 15.3)
Caudal	Q	m ³ s ⁻¹	27.6 \pm 84.8	(0 – 419.7)
Tiempo de residencia	TR	días	94.2 \pm 232.1	(0 – 914.1)

Análisis de datos

Construcción de los modelos

Funciones utilizadas para cada variable de respuesta

Se realizaron modelos lineales generales para explicar el efecto de las variables ambientales en la dinámica del fitoplancton total y de los grupos formadores de FANs (cianobacterias y euglenofitas). La elección de los modelos empleados (lineal simple o generalizado) depende de la distribución de la variable de respuesta, de la estructura de los datos (ej: modelos de mezcla) y de la existencia de efectos anidados (modelos mixtos) (Zuur *et al.*, 2009; Agresti, 2015; Zuur & Ieno, 2016). Los modelos para el biovolumen de fitoplancton fueron realizados para sistemas lóticos y lénticos por separado debido a que se consideró que la dinámica de estos sistemas es significativamente diferente (resultados Capítulo 1) como también ha sido demostrado por otros autores (Hauer & Lamberti, 2006). Los grupos formadores de FANs fueron únicamente modelados para los sistemas lóticos. En los sistemas lóticos y lénticos el biovolumen de fitoplancton total fue analizado con un modelo lineal generalizado (GLM) con distribución normal y función de conexión logarítmica (Tabla 2.2) debido a que fue la distribución que presentó una mejor adecuación en base al análisis de bondad de ajuste a las distintas distribuciones (normal, logarítmica y gamma) (paquete *fitdistrplus*). La variable subcuenca debería haberse tomado como un efecto aleatorio en un GLM mixto según los resultados del Capítulo 1, sin embargo, como la misma contiene solamente dos niveles no puede ser modelado como un efecto aleatorio (Zuur *et al.*, 2009). De esta forma, la variable subcuenca se incluyó en el GLM como primer variable y se evaluó su interacción con las otras variables.

El biovolumen es una variable estrictamente positiva pero puede tomar valores 0 cuando no se detectan organismos en el conteo. En el caso de las cianobacterias en los sistemas lóticos de este estudio el 50% de los datos registrados fueron ceros. En estos casos, cuando distribución de la variable de respuesta es continua y tiene excesos de ceros, se pueden utilizar modelos de mezcla “zero-inflated”. Los modelos de mezcla contienen dos componentes: la primer parte del modelo

evalúa la probabilidad de que un dato sea cero. En el segundo componente, se analiza la región continua y positiva de la distribución de los datos donde se determina la influencia de las variables ambientales en el biovolumen de cianobacterias cuando estas están presentes (Zuur & Ieno, 2016). La parte binaria del modelo tiene una distribución del tipo binomial, mientras que la parte continua y positiva, puede tener una distribución Gamma o lognormal (dependiendo de la distribución de los datos) las cuales son truncadas en cero (Zuur & Ieno, 2016). En este caso, la parte positiva del modelo de mezcla para biovolumen de cianobacterias fue modelada en un GLM con función gaussiana y función de conexión logarítmica (Tabla 2.2).

El biovolumen de la clase Euglenophyceae presentó un 47% de los datos con valor cero, lo que indica que la estrategia de modelo de mezcla sería la adecuada para este caso. Sin embargo, el componente positivo del biovolumen presentó una distribución asimétrica con el 92% de los datos con biovolumenes menores a $2.5 \text{ mm}^3 \text{ L}^{-1}$. Por esto, solamente se modeló la presencia/ausencia de las mismas a través de un modelo lineal mixto generalizado (GLMM, Tabla 2.2) con distribución binomial y con intercepto aleatorio la variable "Sitio". Se escogió esta variable como efecto aleatorio ya que se asume que hay un fuerte efecto del sitio en las floraciones de Euglenophyceae debido a que el sitio ESC presentó altas biomásas del género *Euglena* (Capítulo 1). En este modelo, no se incluyeron interacciones entre las variables explicativas debido a que la cantidad de datos no permite un modelo de tal complejidad. El GLMM presencia/ausencia para la clase Euglenophyceae fue construido con 71 datos, ya que un dato fue removido por su fuerte influencia visualizada en las distancias de Cook (CBZ del 16/06/2015 sin presencia de Euglenophyceae, Tabla 2.2).

Los GLM, GLMM y su combinación en los modelos de mezcla fueron realizados con la función "glmer" del paquete *lme4* (Bates *et al.*, 2014) en el Software R, versión 3.4.2. (R Core Team).

Tabla 2.2. Tipos de modelos utilizados según cada variable de respuesta (fitoplancton). Se especifica el método utilizado en la selección del modelo óptimo, tipo de sistema en el que fue aplicado el modelo y el número de datos utilizado en cada uno. Abreviaciones: BV: biovolumen; GLM: modelo lineal generalizado; GLMM: modelo lineal generalizado mixto.

Variable de respuesta	Modelo utilizado	Selección de		
		modelos	Tipo de sistema	Nº de datos
BV Fitoplancton total	GLM lognormal	AIC	Lóticos	72
BV Fitoplancton total	GLM lognormal	AIC	Lénticos	24
BV Cianobacteria	Modelo de mezcla	AIC	Lóticos	72
BV Euglenophyceae	GLMM binomial	LRT	Lóticos	71

Criterios para la elección de variables explicativas para la modelación

La selección de las variables explicativas que fueron incluidas en los modelos se realizó en base a dos criterios. En primer lugar, y de acuerdo a Dormann *et al.* (2013), se seleccionaron las variables físicas y químicas que no fuesen colineales (coeficiente de correlación $< |0.7|$), lo cual asegura que la relación entre las variables no distorsione la estimación y predicción del modelo (Dormann *et al.*, 2013) y se incorporaron al modelo aquellas variables que según la bibliografía presentan mayor relación con la dinámica del fitoplancton y de los grupos formadores de FANs. Para ello, se realizaron pruebas de correlación realizadas del tipo no paramétricas de Spearman debido a que no todas las variables presentaron distribución normal (Anexo II). En segundo lugar, también fueron incluidas en el modelo aquellas variables que a pesar de tener un coeficiente de correlación $> |0.7|$ se consideraron que son ambientalmente importantes para la dinámica del fitoplancton según la bibliografía. Este es el caso de la correlación entre NID y PRS ($\rho=0.84$, p -valor <0.001) para los sistemas lóticos de la cuenca donde se entiende que su variación responde a distintos factores (Delbene, 2018) y de la correlación entre K y Q ($\rho=0.75$, p -valor <0.001) debido a que la respuesta de la K a los cambios de caudal depende del tipo de aportes (puntuales o difusos) de la cuenca (Reichwaldt & Ghadouani, 2012). En los ecosistemas lénticos se incorporó el NID a pesar de encontrarse correlacionado al resto de las variables incorporadas al modelo (Anexo II) dado que es un nutriente importante en el desarrollo de fitoplancton (Paerl *et al.*, 2016).

Las variables explicativas fueron centradas y estandarizadas. Centrar las variables permite mejorar la interpretación de los efectos de las variables explicativas, especialmente cuando hay interacciones en los modelos, mientras que la estandarización permite estimar pendientes comparables, ya que convierte las unidades originales en unidades de desvío estándar (Schielzeth, 2010).

Selección del modelo óptimo

La simplificación de los GLM fue a través de la eliminación de las variables explicativas según el criterio de información de Akaike (AIC). El criterio de Akaike se basa en la parsimonia y selecciona como modelo óptimo el que balancea el compromiso entre el ajuste (deviancia) y la complejidad (cantidad de variables explicativas) (Zuur *et al.*, 2009). El modelo más parsimonioso es el que presenta menor valor de AIC (Logan, 2010). Cuando se construyen modelos anidados en los que se parte del modelo completo y sucesivamente se van removiendo las variables de a una, se calcula el AIC para cada versión alternativa. Si la diferencia entre el AIC del modelo inicial y el modelo con AIC más bajo (ΔAIC) es mayor a 2, el modelo más simple es el que tiene mayor soporte empírico. Sin embargo, si el ΔAIC es menor a 2 las diferencias entre esos dos modelos no son suficientes para descartar el modelo más complejo (Burnham & Anderson, 2002). El cálculo de AIC y selección de modelo óptimo fue obtenido con la función “stepAIC” de la librería MASS (Ripley, 2002).

Dado que en los GLMM no se puede simplificar los modelos por AIC por las dificultades en estimar los grados de libertad (Bolker *et al.*, 2009), para los datos de la clase Euglenophyceae la selección del modelo óptimo fue realizada mediante “Likelihood ratio Test” (LRT) donde se comparan las verosimilitudes del modelo completo y el simplificado. Mediante Bootstrap paramétrico se simulan pseudobases de datos (1000 simulaciones) y se obtiene una distribución de posibles LRT. Luego, se calculan los percentiles en la distribución de LRT posibles y se compara con el LRT real y en base a eso se determina el “p-valor” (Halekoh &

Højsgaard, 2014). Para el cálculo de la distribución de los posibles LRT se utilizó la función “PBmodcomp” del paquete *pbkrtest* (Halekoh & Højsgaard, 2014).

Diagnóstico del modelo

Análisis de los supuestos

El ajuste de los modelos seleccionados fue evaluado a través de los gráficos de diagnóstico del modelo, los cuales consisten en verificar los supuestos de cada función: homogeneidad de la varianza y normalidad de los residuos (ver Anexo III) (Logan, 2010).

Calidad de ajuste

La calidad de ajuste de los GLM fue evaluada a través del análisis de deviancia (D^2) el cual particiona la varianza total entre cada uno de los términos del modelo y el error no explicado (Logan, 2010). Por su lado, la calidad del ajuste de los GLM binomiales fue estimado por las curvas ROC (Agresti, 2015), donde la sensibilidad (tasa de verdaderos positivos) y especificidad (tasa de falsos positivos) del modelo se evalúan de forma gráfica. A partir del gráfico se calcula el AUC el cual es análogo al r^2 de los modelos lineales, con el paquete *ROCR* (Sing *et al.*, 2005).

En el GLMM, la significancia de los efectos fijos del modelo fue estimada a través del R^2 marginal, mientras que el R^2 condicional se utilizó para determinar la varianza explicada por el modelo completo (efectos fijos y aleatorios) (Nakagawa & Schielzeth, 2013) con la librería *MuMIn* (Barton, 2018). El ajuste del GLMM seleccionado fue evaluado a través de la curva ROC y el AUC.

Interpretación de los valores estimados y visualización de los efectos

Los modelos fueron interpretados a través de los valores estimados y los gráficos de visualización de las pendientes aleatorias de cada variable explicativa (librería *visreg*); Breheny & Burchett, 2013). Los valores estimados por los modelos lognormales fueron transformados por la función de conexión con la finalidad de obtener los resultados en la escala de la variable original. En los modelos binomiales no se realizó esta conversión debido a que se interpretó el cociente de probabilidad de los eventos excluyentes (presencia/ausencia) (Logan, 2010).

Análisis de las precipitaciones para los embalses

Para determinar si el tiempo de residencia de los embalses responde a las precipitaciones o al manejo de las compuertas de los mismos, se realizaron correlaciones de Spearman y correlaciones cruzadas (función “ccf” en Software R) entre los tiempos de residencia del agua y las precipitaciones registradas por las estaciones más cercanas a cada embalse. Se utilizaron datos diarios de los embalses (Convenio Facultad de Ciencias - OSE) y de precipitaciones (datos de INUMET). Las precipitaciones de EPS correspondieron a la estación 25 de mayo (34°11'52.8"S, 56°20'27.6"O) y comprendió el periodo de 01/10/2014 al 31/12/2015, mientras que la estación meteorológica seleccionada para ECG fue la de Santa Rosa (34°29'57.84"S, 56°2'21.479"O) y presentó datos del 01/10/2014 al 31/01/2015. Se utilizaron estos periodos de tiempo debido a que fueron en los que se contó con datos de ambas variables.

Aproximación al transporte de fitoplancton

La evaluación del transporte de los grupos formadores de FANs provenientes de cada tributario en la usina de Aguas Corrientes (AACC, Objetivo III) se realizó mediante el cálculo de carga de fitoplancton ($\text{mm}^3 \text{ dia}^{-1}$) para cada tributario, a partir de los datos de biovolumen y caudal para cada muestreo. Para esto se utilizó la información obtenida para SL y CBZ (capítulo 1) ya que estos sitios engloban a cada subcuenca (Santa Lucía y Canelón, respectivamente) y son los sitios más próximos a la usina (distancia < 2 km). La unión SL y CBZ se da a 0.8 km de distancia de AACC, y dado que entre esta unión y la usina no hay ningún tributario, se puede considerar que la composición de fitoplancton en AACC es la suma del fitoplancton aportado por cada tributario. Se analizaron las cargas de biovolumen total de fitoplancton y de los grupos capaces de generar FANs. Se calculó el porcentaje relativo aportado por cada tributario de cada grupo formador de FAN a la altura de AACC para todo el período de muestreo.

Todos los análisis fueron realizado con el software estadístico R versión 3.4.2 (R Core Team).

Resultados

Varianza del fitoplancton y grupos formadores de FANs en función de las variables ambientales

Biovolumen de fitoplancton total

Los modelos lineales que explicaron la relación entre el biovolumen de fitoplancton y las variables ambientales permitieron identificar diferentes variables explicativas según el tipo de sistema (lóticos o lénticos). Para los sistemas lóticos el GLM inicial incluyó las variables explicativas subcuenca, NID, PRS, turbidez, temperatura, K y caudal y las interacciones: subcuenca y PRS, subcuenca y turbidez, y subcuenca y caudal (Tabla 2.3). A partir del GLM inicial para los sistemas lóticos se removieron variables según el criterio de AIC ($\Delta AIC = 10.45$ entre GLM inicial y final) y debido a esta diferencia se escogió el modelo más parsimonioso (GLM final) el cual presentó temperatura y NID como variables explicativas (Tabla 2.3).

Tabla 2.3. Modelo inicial planteado para el biovolumen de fitoplancton total (GLM inicial) y modelo seleccionado por AIC (GLM final) para los sistemas lóticos. Abreviaciones: SubC: Subcuenca, PRS: fósforo reactivo soluble, NID: nitrógeno inorgánico disuelto, Temp: temperatura, K: conductividad. Se muestra la deviancia (D^2) y el valor del criterio de información de Akaike (AIC).

Modelo	Estructura de los efectos fijos	D^2	AIC
GLM Inicial	SubC*PRS + NID + Temp + SubC*Turbidez + SubC*Caudal + K	0.96	273.95
GLM Final	NID + Temp	0.81	263.5

A partir de los valores estimados del modelo, se aprecia que el biovolumen de fitoplancton responde positivamente a la temperatura y al NID. Cuando el NID aumenta un desvío estándar, el biovolumen de fitoplancton aumenta un 3.63 veces; mientras que cuando la temperatura aumenta un desvío estándar, el biovolumen de fitoplancton aumenta 1.51 veces (Tabla 2.4). El análisis de los residuos del GLM final para los ecosistemas lóticos indican una correcta adecuación del modelo al conjunto de datos utilizado (Anexo III: Figura 1).

Tabla 2.4. GLM seleccionado por AIC que relaciona el biovolumen de fitoplancton total con las variables ambientales para los sistemas lóticos. Se muestran los parámetros estimados (intercepto y pendientes), el error estándar, el intervalo de confianza (IC 95%) y la significancia (p-valor) de cada variable seleccionada en la escala de la variable de respuesta. Las variables explicativas se encuentran centradas y estandarizadas. Abreviaciones: NID: nitrógeno inorgánico disuelto, Temp: temperatura.

Variable explicativa	Parámetro estimado	Error estándar	IC 95%	p-valor
Intercepto	0.18	1.18	[0.13 ; 0.26]	<0.001
NID	3.63	1.18	[2.56 ; 5.16]	<0.001
Temp	1.51	1.18	[1.06 ; 2.12]	<0.05

Las variables explicativas utilizadas para construir los modelos de los embalses fueron embalse (2 niveles: EPS y ECG), PT, temperatura, TR (Anexo II) y NID. La relación PRS/PT para los embalses fue en el 92% de los casos mayor a 0.7, indicando que la mayor parte de este nutriente se encuentra en forma disuelta. De este modo, se utilizó el PT como proxy de los nutrientes disueltos para los modelos debido a que no se encontraba correlacionado con el resto de las variables seleccionadas, a diferencia del PRS (Anexo II). El modelo inicial incluyó la temperatura y el NID y las interacciones entre embalse y PT (Embalse*PT) y embalse y TR (Embalse*TR) (Tabla 2.5). Estas interacciones fueron consideradas debido a que tanto el PT como el TR son dependientes de cada embalse (Capítulo 1 y Anexo I). El modelo final seleccionado por AIC ($\Delta AIC = 3.34$) contuvo únicamente las variables NID y Embalse*TR (Tabla 2.5).

Tabla 2.5. Modelo inicial (GLM inicial) y modelo seleccionado por AIC (GLM final) para el biovolumen de fitoplancton total en embalses. Abreviaciones: NID: nitrógeno inorgánico disuelto, PT: fósforo total, Temp: temperatura, TR: tiempo de residencia. Se muestra la deviancia (D^2) y el criterio de información de Akaike (AIC).

Modelo	Estructura de los efectos fijos	D^2	AIC
GLM Inicial	NID + Embalse*PT + Temp + Embalse*TR	48	108.48
GLM Final	NID + Embalse*TR	42	105.14

Los parámetros estimados del modelo final para los embalses se muestran en la Tabla 2.6. Debido a que en el modelo final la interacción entre embalse y TR es retenida, se obtienen parámetros para cada embalse donde cambia el valor del intercepto y de la pendiente de TR. El

NID presenta una única pendiente sin importar el sistema (Tabla 2.6, pendiente = 0.26). En ambos embalses, el biovolumen de fitoplancton aumenta 0.26 veces al aumentar un desvío estándar el NID. El TR tiene un efecto positivo sobre el biovolumen de fitoplancton en ambos embalses, aunque presenta una mayor magnitud en ECG (Tabla 2.6 y Figura 2.1). Las relaciones entre las variables del modelo seleccionado para los embalses y el biovolumen de fitoplancton se muestran en la Figura 2.1. El análisis de los residuos del modelo final indican una correcta adecuación del modelo al conjunto de datos (Anexo III: Figura 2).

Tabla 2.6. GLM seleccionado por AIC que relaciona el biovolumen de fitoplancton total con las variables ambientales para los embalses. Se muestran los parámetros estimados (pendientes e interceptos), el error estándar, el intervalo de confianza (IC 95%) y la significancia (p-valor) de cada variable seleccionada. Las variables explicativas están centradas y estandarizadas. Los valores se presentan en la escala de la variable. Abreviaciones: ECG: Embalse Canelón Grande (subcuenca arroyo Canelón Grande), EPS: Embalse Paso Severino (subcuenca río Santa Lucía), NID: nitrógeno inorgánico disuelto, TR: tiempo de residencia.

Variable explicativa	Parámetro estimado	Error estándar	IC 95%	p-valor
NID	0.26	1.65	[0.10 ; 0.70]	<0.05
Intercepto ECG	0.16	1.90	[0.04 ; 0.55]	<0.01
ECG * TR	0.89	1.84	[0.27 ; 2.91]	<1
Intercepto EPS	0.03	2.94	[0.003 ; 0.22]	<0.01
EPS * TR	0.11	4.90	[0.005 ; 2.41]	<1

Con la finalidad de determinar el efecto del tiempo de residencia en la dinámica del fitoplancton según cada embalse, se exploró la correlación entre el tiempo de residencia de cada embalse y las precipitaciones sin encontrar valores significativos (EPS: $\rho = 0.03$, p-valor = 0.60; ECG: $\rho = 0.06$, p-valor = 0.91). Tampoco se encontraron correlaciones cruzadas significativas entre las precipitaciones y los tiempos de residencia para ninguno de los dos embalses. Se realizó el mismo modelo planteado para el biovolumen de fitoplancton total de los embalses (GLM inicial, Tabla 2.5) agregando las precipitaciones acumuladas de 3, 5, 7 y 10 días en interacción con la subcuenca como otra variable. Los modelos presentaron un mal ajuste y no cumplieron con los supuestos requeridos (análisis de residuos), por lo que fueron descartados.

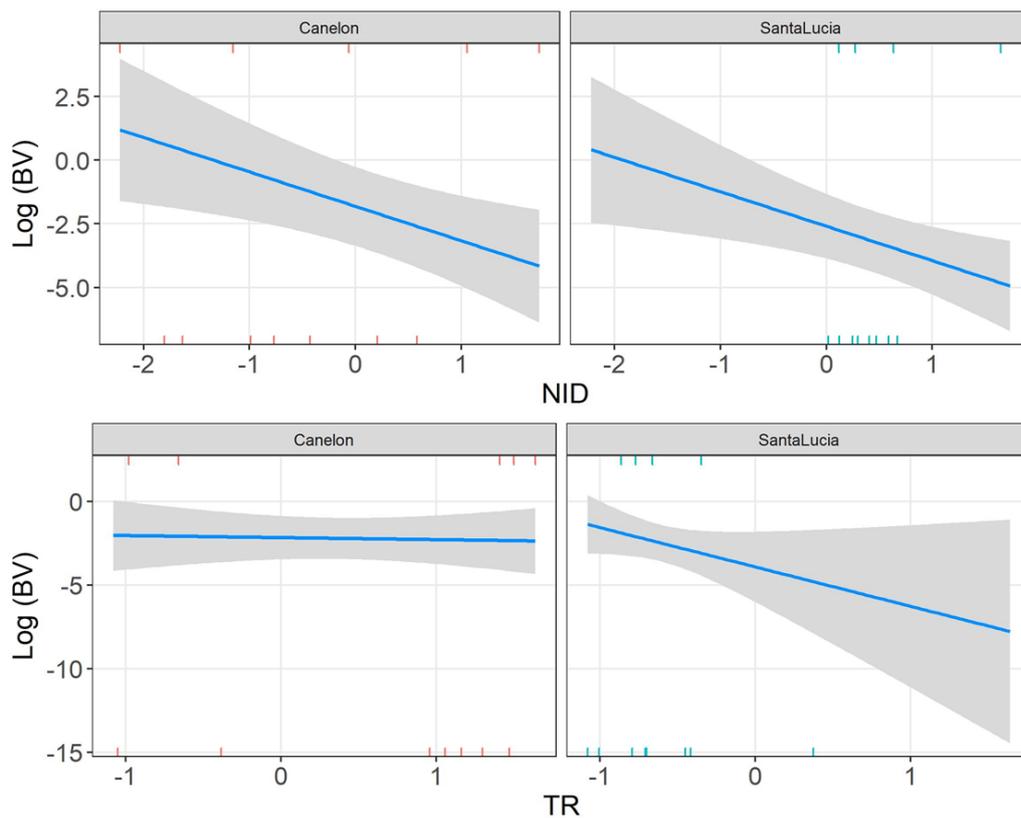


Figura 2.1. Pendientes parciales de las variables seleccionadas por el modelo final de los embalses (arriba: NID, abajo: TR) para el biovolumen de fitoplancton según cada embalse (izquierda: ECG, Derecha: EPS) en el espacio de la función de conexión (Log). Las bandas grises representan los intervalos de confianza basados en desvíos estándar y las líneas verticales superiores e inferiores de los gráficos muestran los residuos positivos y negativos, respectivamente. Los colores de las líneas verticales dependen del embalse (anaranjado: ECG, azul: EPS).

Grupos formadores de FANs

El modelo de mezcla inicial para el biovolumen de cianobacterias en los sistemas lóticos incluyó las variables explicativas subcuenca, NID, PRS, turb, temp, K y caudal (Anexo II) y las interacciones: subcuenca con PRS, subcuenca con turbidez, y subcuenca con caudal (Tabla 2.7).

El componente de presencia/ausencia de cianobacterias seleccionado por AIC presentó como variables explicativas PRS y Caudal (Tabla 2.7). Los parámetros estimados de este modelo (GLM final) se muestran en la Tabla 2.8. Las variables seleccionadas no presentaron p-valores significativos, pero fueron seleccionadas por AIC según máxima verosimilitud. El modelo indicó

que la presencia de cianobacterias está condicionada por el PRS y en mayor medida por el caudal donde la probabilidad de presencia de cianobacterias es 3.35 veces mayor cuando el caudal aumenta un desvío estándar.

El componente continuo del modelo, seleccionado por AIC, tuvo las variables Subcuenca, PRS y K como explicativas (Tabla 2.7 y Tabla 2.8). En ambas subcuencas, el biovolumen de cianobacterias respondió positivamente al aumento del PRS y K (Tabla 2.8). Una vez que las cianobacterias se encuentran presentes, el componente lognormal del modelo de mezcla indica que el PRS determina en mayor magnitud la biomasa de cianobacterias (pend = 47.46, Tabla 2.8) en contraste con la K (pend = 0.08, Tabla 2.8). Los resultados de este componente se visualizan en la Figura 2.2.

Tabla 2.7. Estructura de los componentes (GLM binomial para presencia/ausencia y GLM lognormal para la biomasa positiva) del modelo de mezcla para el biovolumen de cianobacterias en sistemas lóticos. Abreviaciones: SubC: Subcuenca, PRS: fósforo reactivo soluble, NID: nitrógeno inorgánico disuelto, Temp: temperatura, K: conductividad. Se muestra la deviancia de los modelos (D^2) y el criterio de información de Akaike (AIC).

Componente del modelo de mezcla	Distribución	Estructura de los efectos fijos	D^2	AIC
Presencia/Ausencia	Binomial inicial	SubC*PRS + NID + Temp + SubC*Turbidez + SubC*Caudal + K	16.9	105.87
Presencia/Ausencia	Binomial final	PRS + Caudal	8.7	97.057
BVCya>0	Lognormal inicial	SubC*PRS + NID + Temp + SubC*Turbidez + SubC*Caudal + K	44.5	165.42
BVCya>0	Lognormal final	SubC + PRS + K	34.5	157.43

La curva ROC del componente binomial no presentó un buen ajuste dado que en la gráfica se puede ver que la línea atraviesa la diagonal (Anexo III: Figura 3). Esto se reafirma con el valor de AUC determinado para este componente (AUC = 0.62). Los análisis de residuales de este componente indican que se cumplen con los supuestos requeridos (Anexo III: Figura 4). La validación gráfica del componente lognormal muestra un buen ajuste del modelo (Anexo III: Figura 5).

Tabla 2.8. Parámetros estimados para el componente binomial y lognormal del modelo de mezcla de cianobacterias en sistemas lóticos. En ambos casos se muestran los parámetros del modelo final seleccionado por AIC. Para el componente binomial se señala la probabilidad de presencia de cianobacterias (valores sin transformar por la función de conexión), y para el componente Lognormal los valores en la escala de la variable de respuesta (biovolumen de cianobacterias). Las variables explicativas están centradas y estandarizadas. Abreviaciones: Int: Intercepro, SubC: subcuenca, PRS: fósforo reactivo soluble, K: conductividad.

Componente del modelo de mezcla	Variable de respuesta	Variable explicativa	Parámetro estimado	Error estándar	IC 95%	p-valor
GLM binomial final	Presencia/Ausencia de cianobacterias	Intercepto	0.51	0.61	[-0.27 ; 2.32]	>0.1
		PRS	0.38	0.26	[-0.11 ; 0.95]	> 0.1
		Caudal	3.35	2.94	[0.43 ; 12.27]	> 0.1
GLM Lognormal final	Biovolumen de cianobacterias > 0	Int. SubC Canelón	0.0005	2.39	[9.33x10 ⁻⁵ ; 0.003]	<0.001
		Int. SubC Santa Lucía	8.08	4.76	[0.83 ; 77.48]	<1
		PRS	47.46	2.74	[6.55 ; 347.23]	<0.001
		K	0.08	2.12	[0.02 ; 0.33]	<0.01

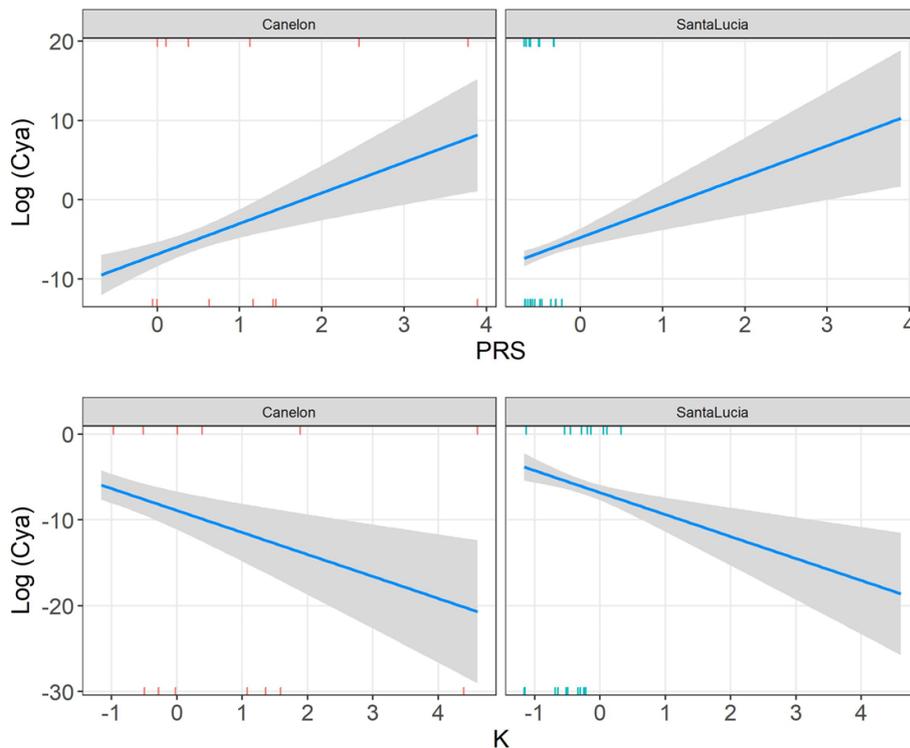


Figura 2.2. Pendientes parciales de las variables explicativas seleccionadas en el componente lognormal del modelo de mezcla (arriba: PRS, abajo: K) para el biovolumen de cianobacterias en cada subcuenca (izquierda: arroyo Canelón Grande, derecha: río Santa Lucía). Los resultados se muestran en la escala de la función de conexión (Log). Las bandas grises representan los

intervalos de confianza basados en desvíos estándar y las líneas verticales superiores e inferiores de los gráficos muestran los residuos positivos y negativos, respectivamente.

La distribución del biovolumen de la clase Euglenophyceae indica que únicamente en 3 ocasiones se registraron biovolumenes de Euglenophyceae elevados ($BV > 5 \text{ mm}^3 \text{ L}^{-1}$) correspondientes al sitio ESC (Tabla 2.9).

Tabla 2.9. Condiciones físicas y químicas registradas para los biovolumenes de la clase Euglenophyceae mayores a $5 \text{ mm}^3 \text{ L}^{-1}$ en el sitio ESC. Se muestra el biovolumen de Euglenophyceae (BV Eug, $\text{mm}^3 \text{ L}^{-1}$), biovolumen de fitoplancton (BV Tot, $\text{mm}^3 \text{ L}^{-1}$), fósforo reactivo soluble (PRS, μgL^{-1}), nitrógeno inorgánico disuelto (NID, μgL^{-1}), temperatura (Temp, $^{\circ}\text{C}$), turbidez (Turb, NTU), materia orgánica disuelta (MOS, mgL^{-1}), caudal (Q, $\text{m}^3 \text{ seg}^{-1}$), oxígeno disuelto (OD μgL^{-1}) y conductividad (K μScm^{-1}).

Fecha	BV Eug	BV Tot	% Eug	PRS	NID	Temp	Turb	MOS	Q	OD	K
22/12/2014	22.9	24.3	94	1549.7	7202.9	21.4	23.2	19.3	0.08	8.9	0.784
24/02/2015	8.6	102.5	18	1937.6	6787.6	23.3	33.4	25.4	0.00	2.6	0.90
19/05/2015	5.7	16.6	34	2563.2	4477.3	15.8	68.1	19.6	0.11	2.7	1.765

El GLMM inicial para la presencia/ausencia de los organismos pertenecientes a la clase Euglenophyceae presentó la variable Sitio como efecto aleatorio y las variables PRS, NID, temperatura, turbidez, K y caudal como efectos fijos (Tabla 2.10).

Tabla 2.10. Estructura de los modelos mixtos lineales generalizados (GLMM inicial y final) para la presencia/ausencia de la clase Euglenophyceae en los ecosistemas lóticos. Abreviaciones: PRS: fósforo reactivo soluble, NID: nitrógeno inorgánico disuelto, Temp: temperatura, K: conductividad. Se muestra la estructura de los efectos fijos y aleatorios y el criterio de información de Akaike (AIC).

Modelo	Estructura de los efectos fijos	Estructura de los efectos aleatorios	AIC
GLMM binomial inicial	PRS + NID + Temp + Turbidez + Caudal + K	Intercepto aleatorio: Sitio	69.3
GLMM binomial final	NID + Temp	Intercepto aleatorio: Sitio	63.0

El modelo final seleccionado a través de LRT presentó NID y temperatura como variables explicativas significativas (Tabla 2.10). La probabilidad de que las euglenofitas estén presentes en un sitio aumenta 19.6 veces cuando el NID aumenta un desvío estándar y 0.87 veces cuando la temperatura aumenta un desvío estándar (Tabla 2.11). A su vez, cuando se analiza el efecto de

las variables explicativas por sitio, se puede concluir que la temperatura tiene un efecto positivo en la presencia de Euglenophyceae en todos los sitios, mientras que el NID determina que haya Euglenophyceae (presencia) solamente en ESC (Figura 2.3). Cabe destacar que para todas las fechas muestreadas, el sitio ESC presentó relaciones de $NH_4/NID > 0.6$ y valores de NH_4 con una mediana de $3381.2 \mu g L^{-1}$ ($1156.3 - 6580.8 \mu g L^{-1}$, mínimo y máximo, respectivamente).

Tabla 2.11. Parámetros estimados para la presencia/ausencia del GLMM binomial de la clase Euglenophyceae en los sistemas lóticos en la escala de la función de conexión (Logit). Se muestra el parámetro estimado para cada variables explicativa, el error estándar, el intervalo de confianza al 95% (IC 95%) y el p-valor.

Modelo	Variable de respuesta	Variable explicativa	Parámetro estimado	Error estándar	IC 95%	p-valor
GLM binomial final	Presencia/Ausencia de Euglenophyceae	Intercepto	7.89	0.006	[3.45 ; 14.7]	<0.001
		NID	19.6	0.006	[9.23 ; 35.5]	<0.001
		Temperatura	0.87	0.006	[0.07 ; 1.95]	<0.001

En este modelo el porcentaje de la varianza explicado por los efectos fijos (r^2 marginal) fue de 98.9% y la de los efectos fijos y aleatorios (r^2 condicional) de 99.1%. El modelo presentó un buen ajuste de los datos (Anexo III: Figura 6) y un AUC de 0.92. En el análisis de residuos se observa que el modelo cumple con los supuestos requeridos (Anexo III: Figura 7).

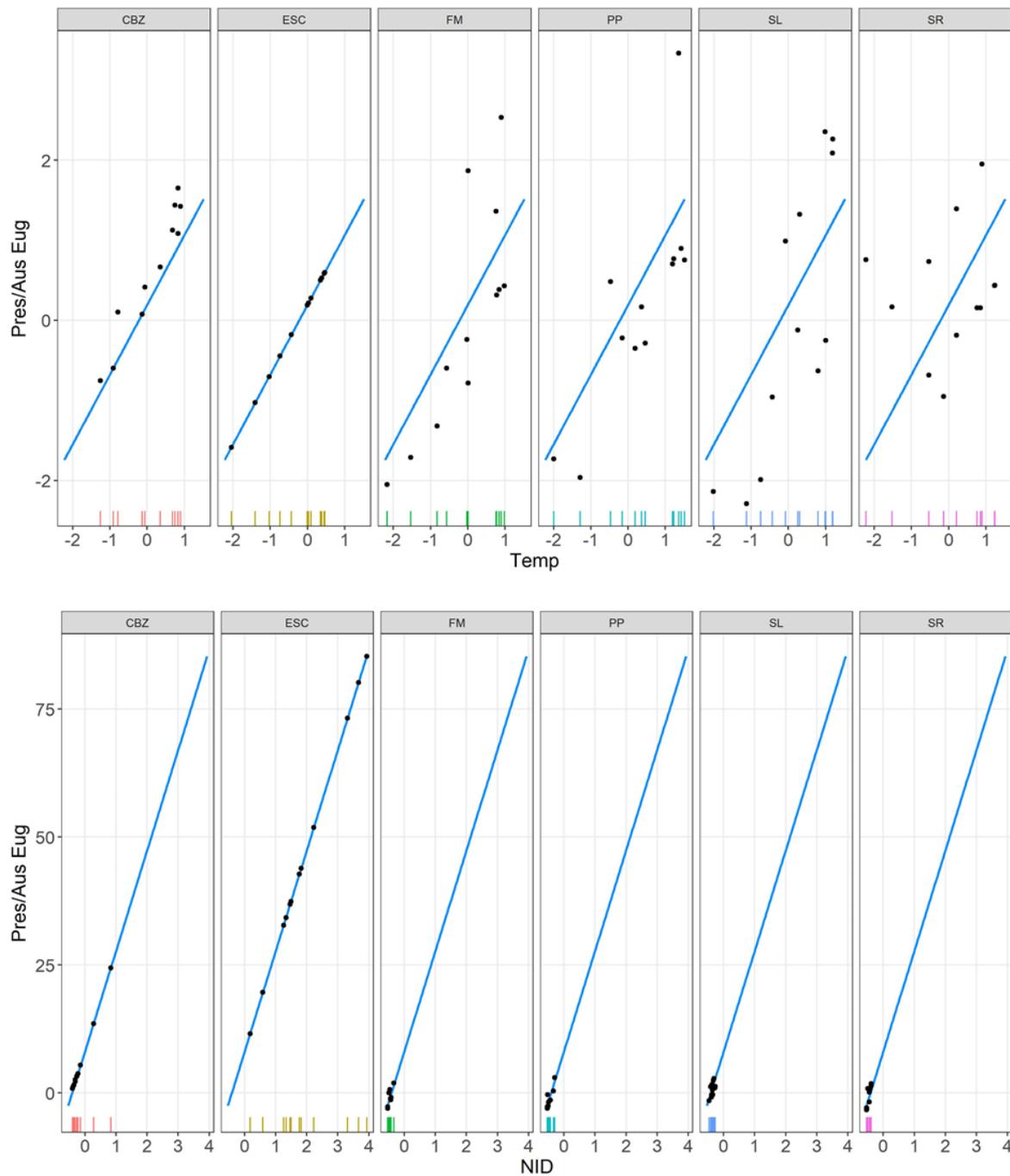


Figura 2.3. Pendientes parciales en cada sitio (efecto aleatorio) del modelo presencia/ausencia de Euglenophyceae para las dos variables explicatorias seleccionadas (temperatura arriba y NID abajo). Se muestra la línea predictoría del modelo y los residuos parciales en el eje x de cada gráfico (líneas verticales de colores).

Análisis del transporte de carga de fitoplancton en la zona de Aguas Corrientes

El río Santa Lucía tuvo un caudal promedio 10 veces superior al del arroyo Canelón Grande, y por ende un aporte mayor de biovolumen neto de fitoplancton a Aguas Corrientes (Figura 2.4 a y b). Sin embargo, el aporte relativo del biovolumen de los grupos formadores de FANs (% de cianobacterias y de Euglenophyceae) del río Santa Lucía no siempre fue mayor (Figura 2.4 c y d). El arroyo Canelón Grande contribuyó con un mayor aporte relativo de cianobacterias durante el otoño (Figura 2.4 c). Cabe destacar que durante los muestreos de invierno (de abril a octubre) ninguno de los dos tributarios aportaron cianobacterias (Figura 2.4 c).

En cuanto a los organismos de la clase Euglenophyceae se observó que durante la mayor parte del período de estudio (de febrero de 2014 a noviembre de 2014) el único aporte provino del arroyo Canelón Grande (100%) (Figura 2.4 d). En los muestreos de mayor caudal (diciembre 2014-enero 2015) se observó que el río Santa Lucía tuvo un mayor aporte de euglenofitas que el arroyo Canelón Grande. Por lo tanto, el arroyo Canelón Grande tiene una fluencia importante en el aporte de Euglenophyceae.

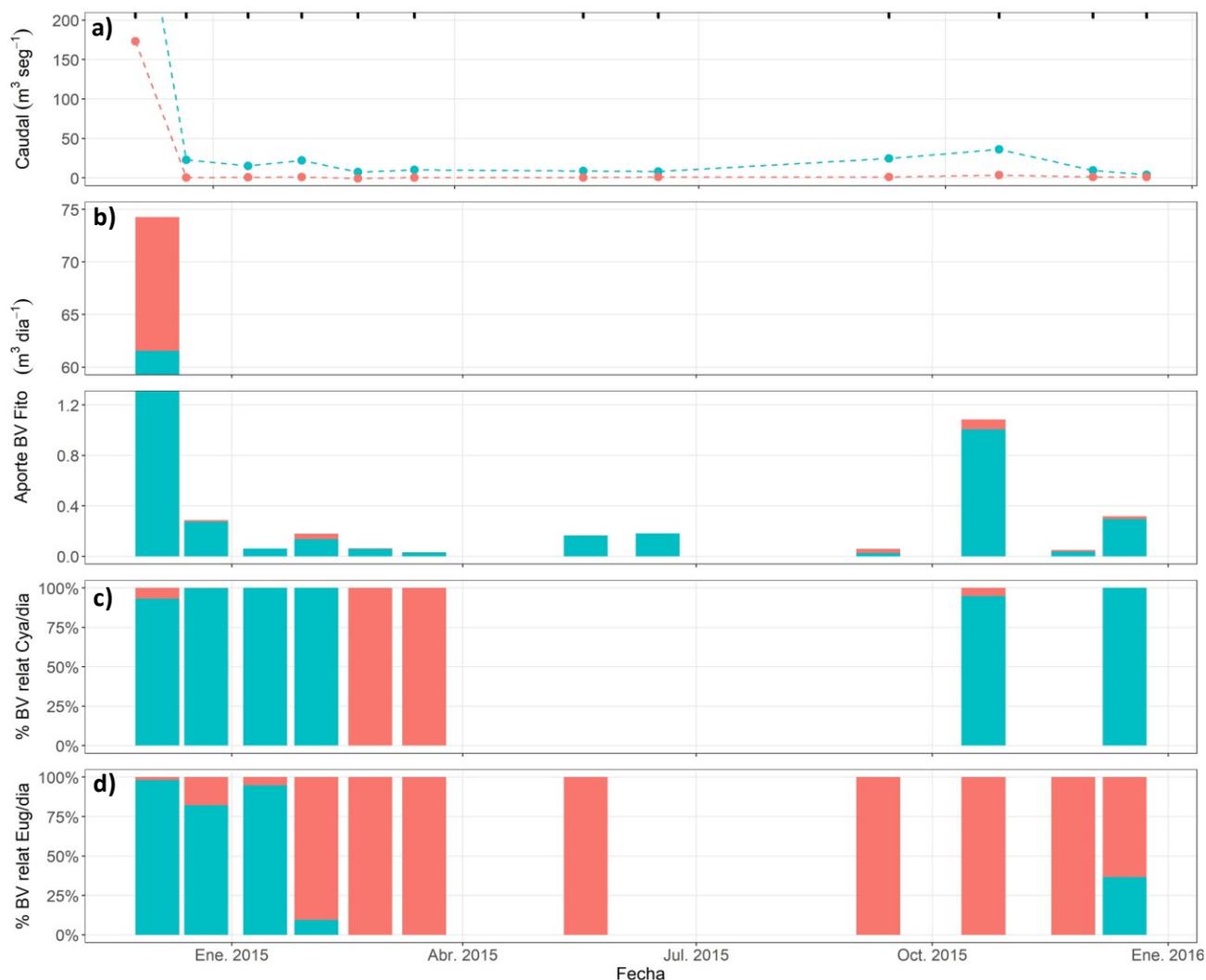


Figura 2.4. Caudal del río Santa Lucía (SL) y arroyo Canelón Grande (CBZ) (a), contribución de biovolumen de fitoplancton aportado por el arroyo Canelón Grande y por el río Santa Lucía (b), el aporte relativo (porcentaje) del biovolumen de cianobacterias (c) y Euglenophyceae (d) provenientes del el arroyo Canelón Grande y el río Santa Lucía en función del tiempo en la localidad de Aguas Corrientes (AACC). El arroyo Canelón Grande (CBZ) se representa en anaranjado y el río Santa Lucía (SL) en azul. En las barras negras del grafico superior se muestran las fechas para las que hubo muestreo. No se muestra el dato de caudal correspondiente al río Santa Lucía para la fecha 03/12/2014 el cual fue 403.8 m³seg⁻¹.

Discusión

La utilización y combinación de distintos modelos lineales permitió analizar y comprender los mecanismos y factores que determinan la dinámica del biovolumen de fitoplancton y de los grupos formadores de FANs en un sistema fluvial complejo. Este análisis relaciona las condiciones que favorecen el desarrollo y origen de FANs en la cuenca del río Santa Lucía y el potencial impacto en la planta potabilizadora de Aguas Corrientes. Este trabajo plantea dos escenarios para la presencia de organismos capaces de generar FANs en los sistemas lóticos. En primer lugar, se encontró que la presencia de cianobacterias se asoció al aumento del caudal (reflejado en la conductividad). En segundo lugar, se encontraron altas biomásas de la clase Euglenophyceae en el arroyo Canelón Chico asociadas a bajos o nulos valores de caudal, y alta concentración de nutrientes y turbidez. De esta forma se plantean dos mecanismos que determinan la presencia de organismos capaces de generar FANs en la cuenca del río Santa Lucía, uno de origen alóctono al canal principal del río y otro autóctono (asociado a bajo caudal del cauce principal). Finalmente, se pudo constatar que el biovolumen de fitoplancton se asoció al aumento del nitrógeno inorgánico disuelto, y a la temperatura y tiempo de residencia en los sistemas lóticos y en los embalses, respectivamente. Estos resultados demuestran que a pesar de la complejidad que implica el estudio de fitoplancton en un río con sistemas lénticos asociados, los modelos generados permitieron explicar la dinámica entre las variables ambientales, el fitoplancton y los grupos capaces de generar FANs. De esta forma, los resultados de este estudio aportan información valiosa que indica que es necesario estudiar los sistemas lénticos tributarios del cauce principal ya que podrían ser la fuente de aporte de grupos formadores de FANs, en especial de cianobacterias.

En general las floraciones de cianobacterias ocurren en los sistemas lóticos durante períodos de alto tiempo de residencia consecuencia de bajos períodos de descarga, escasas precipitaciones o eventos de sequía (Marshall & Burchardt, 1998; Ha *et al.*, 2000; Maier, Burch & Bormans, 2001; Paerl & Paul, 2012; Haakonsson *et al.*, 2017). Sin embargo, en este trabajo la presencia de

cianobacterias estuvo asociada a eventos de precipitaciones (reflejado en el aumento del caudal) y por lo tanto a un aumento de la escorrentía. De esta forma, hipotetizamos que los cursos fluviales del Santa Lucía y Canelón Grande no son los sistemas donde se produce el desarrollo principal de cianobacterias, sino que la producción de biomasa significativa ocurriría en cuerpos de agua asociados a la planicie de inundación del río (lagos y lagunas) o en las zonas muertas del río y/o en ambientes lénticos artificiales construidos en cursos de agua tributarios (tajamares y embalses) e ingresarían al cauce principal del río Santa Lucía cuando aumenta su descarga como consecuencia de las precipitaciones. Se espera que estos tipos de cuerpos de agua tengan las condiciones adecuadas para el crecimiento de cianobacterias, por ejemplo, ser sistemas lénticos (con alto tiempo de residencia del agua), mayor temperatura y concentración de nutrientes, y menor turbidez que el río (Mitrovic *et al.*, 2011; Mosley, 2015). Estudios llevados adelante en el río Paraná (Argentina) plantean que las zonas de inundación ofician como fuente de inóculos de fitoplancton al cauce principal (Zalocar De Domitrovic, 2003; Tell *et al.*, 2005). Este aporte esporádico de biomasa ocurre en forma de pulso o pluma de descarga de corta duración (Allan & Castillo, 2007). Por otro lado, nuestros resultados señalan que el componente continuo del modelo de mezcla para cianobacterias indica que una vez que las cianobacterias se encuentran presentes en el cauce principal, estas se ven influidas por el PRS y no presentan relación con la conductividad ($\text{pend} = 0.08$). Varios estudios sugieren que la conductividad es un reflejo del caudal, ya que presentan una fuerte correlación negativa (Gibson *et al.*, 1995), como la encontrada en este trabajo ($\rho = -0.75$, $p\text{-valor} < 0.001$). Esto podría ser explicado por el aporte de agua de lluvia, con valores de conductividad menor al del agua de los sistemas límnicos, ante eventos de precipitaciones intensas (Gibson *et al.*, 1995; Reichwaldt & Ghadouani, 2012). Este fenómeno agrega un nuevo nivel de complejidad en la detección y prevención de cianobacterias, debido a que las mismas se desarrollarían en cuerpos de agua lénticos tributarios del cauce principal (Sección Limnología, datos preliminares no publicados) y luego, estos organismos ingresarían al río cuando aumenta el caudal como producto de las precipitaciones. A partir de que los inóculos llegan al río, el crecimiento de su biomasa

dependerá fuertemente del PRS. Por lo tanto, es necesario avanzar en el monitoreo remoto de cuerpos de agua pequeños y medianos mediante imágenes satelitales e índices de clorofila y cianobacterias (Ej.: Clark *et al.*, 2017), para la identificación y posterior estudio de sitios de producción de FANs.

La presencia y biomasa de organismos de la clase Euglenophyceae asociadas a las condiciones del arroyo Canelón Chico, sugieren que crecen en el cauce principal (especialmente en el sitio ESC) cuando el caudal es prácticamente nulo. En estas situaciones, el ecosistema se comporta como léntico y por lo tanto la influencia de los nutrientes en el desarrollo de FANs se espera que sea mayor que en cuerpos de agua con bajo TR (Carvalho *et al.*, 2011). Los resultados de esta tesis, muestran que la presencia de organismos de la clase Euglenophyceae en los sistemas lóticos está asociada a mayores concentraciones de NID y mayores temperaturas. En este modelo, la selección de NID como variable explicativa podría ser un reflejo de las altas concentraciones de amonio, determinado principalmente por las condiciones de ESC (relación NH_4/NID en ESC > 0.6 para todas las fechas y valores de $\text{NH}_4 > 1150 \mu\text{g L}^{-1}$). Los organismos del género *Euglena*, que representan un alto porcentaje de esta clase, se asocian a sitios con alta concentración de nutrientes y materia orgánica (Padulles *et al.*, 2017) y en particular a altos valores de nitrato y amonio (ej: $\text{NH}_4 = 310 - 6400 \mu\text{g L}^{-1}$; Duttagupta *et al.*, 2004). Varios estudios sugieren que las condiciones que predisponen a las floraciones del género *Euglena* son las altas temperaturas, tal como se detectó en este estudio, y los elevados aportes de materia orgánica derivados de efluentes domésticos, agroindustriales, desechos humanos y animales, fertilizaciones así como elevadas concentraciones de hierro, magnesio, sílice y fosforo (Rao, 1953; Zafar, 1986; Duttagupta *et al.*, 2004; Tell *et al.*, 2005). Tal como fue descrito en el capítulo 1, el sitio ESC se encuentra aguas debajo de la ciudad de Canelones y recibe los aportes suburbanos de la misma así como de las principales industrias de la zona (URSEA, 2017). Es evidente que los aportes que recibe este sitio generan las condiciones ideales para el desarrollo de este tipo de organismos. Asimismo, es esperable que las condiciones hipereutróficas y

cambiantes del sitio ESC puedan dar lugar a una sucesión de organismos fitoplanctónicos hacia otros grupos formadores de FANs.

Los resultados de este capítulo indican que el biovolumen total y la presencia y biovolumen de grupos formadores de FANs en los sistemas lóticos se asocian a mayores concentraciones de nutrientes disueltos (NID y PRS). La concentración de ambos nutrientes son suficientes para sostener elevadas concentraciones de fitoplancton, como se ha observado en otros ecosistemas de la región (Rangel *et al.*, 2012). A su vez, la asociación de la presencia y biovolumen de cianobacterias en particular al PRS podría responder a las precipitaciones, reforzando la hipótesis planteada anteriormente. Si bien la correlación general entre el PRS y el caudal es negativa (correlación de Spearman para todos los sitios: $\rho=-0.45$, $p\text{-valor}<0.001$), Delbene (2018) encontró, para la misma serie de datos utilizados en esta tesis, que mientras los sitios de la cuenca con tendencia a recibir mayores aportes puntuales (EPS y ESC) tienen una relación negativa con el PRS, los sitios con influencia de aportes principalmente difusos como PP, FM y ECG tienen una relación fuertemente positiva. A su vez, Goyenola *et al.* (2015) plantea que las precipitaciones e hidrología afectan el transporte de nutrientes en tributarios del río Santa Lucía Chico y encuentra un aumento de la concentración de PT proveniente de fuentes difusas cuando aumenta el caudal y una disminución de la concentración del PT si es de origen puntual. La dinámica de nutrientes evidenciada por estos trabajos, en conjunto con los resultados encontrados en esta tesis, podrían plantear un nuevo escenario para el modelado del fitoplancton y su relación con los nutrientes, donde habría que tener en cuenta el tipo de uso del suelo de la cuenca de drenaje y el efecto sobre el tipo y dinámica de nutrientes. A modo de ejemplo, en una subcuenca con alto uso del suelo, el PRS podría estar relacionado al aumento de las precipitaciones y el caudal.

En general, en los ecosistemas límnicos, el fitoplancton se asocia al PRS (Hecky & Kilham, 1988; Guildford & Hecky, 2000), en este estudio el biovolumen de fitoplancton total se asoció al NID y presentó diferente magnitud si se trata de cuerpos de agua lénticos ($\text{pend} = 0.26$) o lóticos

(pend = 3.63). Cabe destacar que dado que el NID y el PRS fueron colineales en ambos tipos de sistemas (lénticos y lóticos), la asociación del fitoplancton al NID podría reflejar la dinámica de ambos nutrientes. A su vez, tanto en los sistemas lénticos como lóticos, otras variables también explicaron, junto con el NID, el comportamiento del fitoplancton. En los ecosistemas lóticos, el biovolumen de fitoplancton también responde a la temperatura (pend = 1.51). La respuesta del fitoplancton a la temperatura es ampliamente reportada en la literatura (Reynolds, 1984; Paerl & Huisman, 2008) y en particular, también es encontrada por Haakonsson *et al.* (2017) para los ecosistemas loticos del Uruguay. La temperatura tiene efectos a distintas escalas sobre el fitoplancton, desde aumentos en las tasas metabólicas hasta provocar cambios en la circulación del agua que afectan al fitoplancton.

En los dos embalses estudiados, la concentración de fitoplancton fue baja durante todo el período (mediana de BV = 0.08 mm³L⁻¹) en relación a los nutrientes disponibles en el agua. Por otro lado, el TR afectó al biovolumen de fitoplancton, tal como es encontrado en otros trabajos (Rangel *et al.*, 2012). El efecto del TR presentó diferentes magnitudes sobre el fitoplancton según el embalse del que se trate (ECG: pend = 0.89; EPS: pend = 0.11), lo que indica que el biovolumen de fitoplancton responde con mayor magnitud en ECG que en EPS. Estas diferencias no cumplen con el patrón esperado dado que la mediana del TR en ECG es significativamente mayor que la de EPS (736 y 130 días, respectivamente), y este último presenta valores mínimos de TR que podrían ser limitantes para el crecimiento del fitoplancton (4 días) (Reynolds, 2006). A su vez, en los embalses, el NID y el TR están correlacionados negativamente (correlación de Spearman: $\rho = -0.51$, p-valor = 0.01), lo que indicaría que durante períodos de sequía en los que aumenta el TR el ingreso de NID a los sistemas sería menor. Los resultados de las correlaciones y correlaciones cruzadas entre las precipitaciones y el TR indicarían que el TR en los embalses responde al manejo de las represas (apertura y cierre de las compuertas), el cual es independiente al régimen de precipitaciones. El efecto del manejo de las compuertas en el tiempo de residencia es evidenciado en otros embalses del mundo (Xiao *et al.*, 2016; Wang *et al.*,

2018). En períodos de sequía y asociado a las condiciones de mayor temperatura del verano, es posible esperar que el fitoplancton crezca y se acumule en los embalses. De este modo, en períodos de sequía y asociado a las condiciones de mayor temperatura del verano (y cuando es la mayor demanda de agua potable), el fitoplancton crece y se acumula en los embalses y es liberado aguas abajo cuando las necesidades de suministro de agua de AACC aumentan.

Si bien los modelos ajustados en este capítulo permitieron poner en evidencia los mecanismos que determinan el biovolumen de fitoplancton y la presencia y biovolumen de los grupos formadores de FANs, algunos modelos presentaron bajos valores de ajuste. Este es el caso del modelo de presencia/ausencia de cianobacterias en los ecosistemas lóticos, el cual presentó un $D^2 = 8.7\%$ (varianza explicada $< 10\%$). Aun así, es un resultado remarcable teniendo en cuenta el tipo de datos usados (binarios: presencia/ausencia), la cantidad de datos y la distribución de los mismos. El modelo se podría probar, a futuro, incorporando otras variables que puedan ser relevantes en la escala analizada, como la cantidad de cuerpos de agua afluentes o la distancia de estos al cauce principal. En este sentido, una buena herramienta para abordar este problema sería considerar al sistema como una red (ej.: análisis de grafos) y tener en cuenta la comunidad de fitoplancton de los cuerpos de agua lénticos tributarios al cauce principal y sus regímenes de descarga. Los modelos para biovolumen total de fitoplancton presentaron buenos ajustes ($D^2= 81\%$ y $D^2= 42\%$ para lóticos y lénticos, respectivamente) teniendo en cuenta que se trata de comunidades naturales (Møller & Jennions, 2002; Peek *et al.*, 2003). Por lo tanto la aproximación utilizada en este capítulo ha demostrado ser útil para comprender el efecto de las variables ambientales en el fitoplancton en la cuenca del río Santa Lucía.

Análisis de cargas del biovolumen de fitoplancton

El análisis de cargas de fitoplancton resultó ser una herramienta útil para comprender cómo afecta la dinámica hidrológica sobre los grupos formadores de FANs y su transporte hacia la usina potabilizadora de agua. Este análisis evidenció que a pesar de que el río Santa Lucía presenta mayor caudal que el arroyo Canelón Grande, y por ende mayor cantidad de

fitoplancton, en condiciones de bajo caudal, el arroyo aporta mayor cantidad relativa de cianobacterias y Euglenophyceae. Esto remarca la importancia de realizar análisis que tengan en cuenta el caudal y los aportes de fitoplancton para el manejo de la cuenca con finalidad de potabilización. En este sentido, realizar un monitoreo continuo del arroyo Canelón Grande (ejemplo: con una boya de medición continua) permitirían construir modelos más precisos de la dinámica de los aportes de biomasa, lo que podría beneficiar el desempeño de la planta potabilizadora (Aubriot, Somma & Hirsch, 2018).

Una de las mayores causas de variabilidad en los caudales de los ríos son los cambios en los patrones de lluvia, asociados por ejemplo a eventos como La Niña y El Niño, los cuales causan sequías e inundaciones en nuestro país (García, 2001; Barreiro & Tippmann, 2008; Barreiro, 2010), respectivamente. Estos fenómenos tienen un efecto magnificado cuando se trata de ríos con bajas pendientes (Phlips *et al.*, 2007) como es el caso del río Santa Lucía. A largo plazo, las predicciones de los efectos del cambio climático en nuestro país plantean que ocurrirá un aumento en los períodos de sequía seguido de eventos extremos de precipitaciones (Magrin *et al.*, 2014). Esto provocaría que durante los eventos de sequía se acumulen biomasa de grupos formadores de FANs tanto en sitios dentro del cauce como en cuerpos afluentes al cauce principal, que serán transportados hacia el cauce y por ende hacia la planta potabilizadora de Aguas Corrientes ante eventos extremos de precipitaciones. Tal como es demostrado en los análisis de cargas, en estos eventos, la biomasa neta de fitoplancton que llega a la planta es mayor. Un análisis temporal con mayor detalle podría brindar información acerca de la duración de este pulso de biomasa luego de una inundación. Por ejemplo, en períodos de sequía la apertura de las compuertas del EPS podrían diluir los aportes de biomasa capaces de generar FANs provenientes del arroyo Canelón Grande. Estos períodos serían los más vulnerables para que ocurran floraciones de cianobacterias dado que en EPS también se estaría concentrando la biomasa algal. Por lo tanto, es evidente la necesidad de realizar monitoreos

continuo de la cuenca que brinden información que sea insumo para el correcto manejo de los embalses y de la cuenca en general.

Los resultados de este capítulo sugieren la necesidad de integrar a toda la cuenca del río Santa Lucía como una unidad, especialmente reconociendo el papel de los cuerpos de agua tributarios al cauce principal del río. En una cuenca altamente productiva y con represamientos de agua para diversos usos, se dan frecuentemente las condiciones para que ocurran FANs en algún sector de la cuenca y que puedan ser transportadas hacia la planta potabilizadora. A su vez, este trabajo sugiere que el manejo sustentable de la cuenca y la gestión mejorarían si se abarca desde la perspectiva de los sistemas socio-ecológicos, donde se entiende que la sociedad depende de los recursos y los servicios brindados por los ecosistemas (incluyendo agua potable).

Discusión General y Conclusiones

En este trabajo se identificaron y evaluaron los factores relevantes que inciden en la dinámica de fitoplancton y de los grupos capaces de generar FANs en la cuenca del río Santa Lucía. Entre ellos se destacó el régimen hidrológico, la temperatura y la concentración elevada de nutrientes presente en la cuenca. Se encontró que la subcuenca del río Santa Lucía y la del arroyo Canelón Grande presentan distintos grados de contaminación física, química y biológica. Si bien el caudal del arroyo Canelón Grande es considerablemente menor al del río Santa Lucía, en períodos de estiaje el aporte relativo de grupos formadores de FANs a la planta de Aguas Corrientes es significativamente mayor por parte del arroyo. Comprender con mayor detalle esta dinámica podría beneficiar al manejo de las compuertas de EPS realizado por OSE, el cual diluye el agua del arroyo Canelón Grande a la altura de la planta potabilizadora. Los enfoques utilizados en esta tesis permitieron comprender algunos de los mecanismos que operan a la escala del fitoplancton y la complejidad de los mismos.

Los resultados de este trabajo evidencian un nuevo desafío para el monitoreo y manejo de la cuenca del río Santa Lucía como principal fuente de agua potable. En primer lugar plantea que el entendimiento de la dinámica de fitoplancton y el origen de los grupos formadores de FANs requiere de analizar no solamente el cauce principal del río sino los distintos tributarios, especialmente los cuerpos de agua lénticos (Figura resumen). En segundo lugar, este trabajo evidencia que el caudal es una variable crítica a la hora de estudiar el fitoplancton en sistemas lóticos. En general, esta variable no es medida en los muestreos y los resultados de esta tesis justifican que debería ser incorporada en los monitoreos de rutina de los ecosistemas lóticos del país. El análisis de cargas de fitoplancton plantea resultados innovadores que cambian la perspectiva de interpretación del fitoplancton y las posibles FANs y resalta que no solamente el biovolumen por unidad de volumen de agua es importante sino que es necesario analizar esta comunidad integrando la hidrología y el transporte de los organismos aguas abajo.

Por último, este trabajo denota un conflicto de intereses socioeconómicos entre el servicio ecosistémico primordial de la cuenca (agua potable) y la elevada productividad agroindustrial de la misma, lo cual viene siendo alertado desde hace más de 30 años por diversos investigadores (Viak, 1990; Bonilla & Meerhoff, 2013; Aubriot *et al.*, 2017). Si bien en la cuenca del río Santa Lucía se implementó el Plan de Acción para el mejoramiento de la calidad del agua, las actuales modificaciones hidrológicas, y las futuras enmarcadas en la nueva ley de riego junto a las predicciones del cambio climático para la región (Paerl & Paul, 2012; IIDHH, 2017) plantean un escenario futuro aún más complejo y desafiante para la gestión.

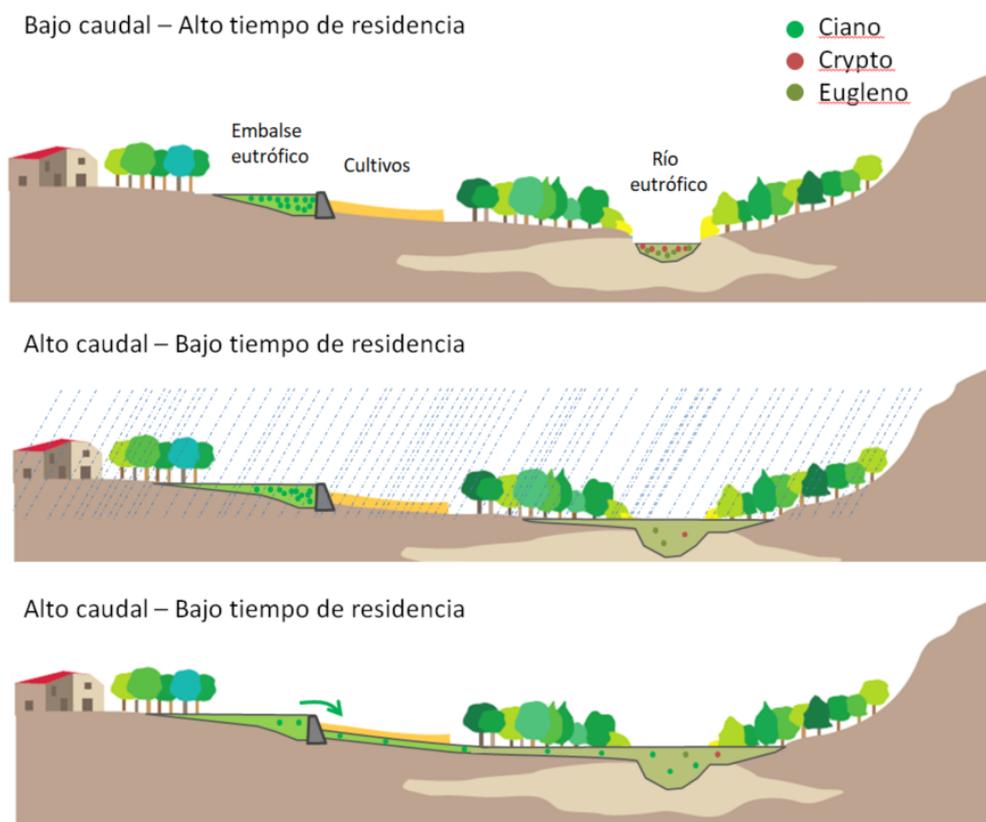


Figura resumen. Resumen conceptual de los resultados de la tesis y sus implicancias en la presencia de organismos formadores de FANs en la cuenca del río Santa Lucía. Se muestran las cianobacterias en verde claro (Ciano), el filo Cryptophyta en rojo (Crypto) y la clase Euglenophyceae en verde oscuro (Eugleno).

Perspectivas

En esta tesis se plantea el uso de una aproximación metodológica de muestreo, procesamiento y análisis de datos que permita mejorar el entendimiento de la dinámica de grupos generadores de FANs en un sistema fluvial complejo, eutrofizado y con alteraciones en el régimen hidrológico. Para un mejor desempeño de los modelos aplicados sería necesario contar con series temporales de datos de mayor frecuencia y extensión. A su vez, esto permitiría realizar modelos predictivos que aporten a la gestión de la cuenca y a la toma de decisiones en la usina potabilizadora de AACC.

Los resultados de esta tesis plantean la necesidad de realizar monitores continuos en sistemas lóticos, tanto de los parámetros físicos y químicos. Estos datos en combinación con estimaciones de la cantidad de biomasa de fitoplancton (y de sus grupos) como mediciones continuas de fluorescencia o sensoramiento remoto (satelital), permitirían mejorar los modelos planteados.

Dado que esta tesis plantea que los escenarios de mayor probabilidad de aparición de FANs serían cuerpos de agua lénticos tributarios al cauce principal del río Santa Lucía, se propone realizar monitores de estos ambientes lénticos y de los embalses para riego. En cuanto a este aspecto, se propone monitorear los cuerpos de agua lénticos a través de sistemas remotos, dado que son metodologías de bajo costo y permiten abarcar grandes extensiones del territorio. A través de imágenes multiespectrales de alta resolución se puede estimar la biomasa de fitoplancton total (ej.: Clorofila *a*) y la de grupos formadores de FANs (ej.: Ficocianina para las cianobacterias). A partir de esta información y en conjunto con variables que describan las características morfológicas de los cuerpos de agua (ej.: volumen, área del espejo de agua, distancia al río, pendiente) y de la cuenca (ej.: tipo de suelo) pueden realizarse modelos geoestadísticos que cuantifiquen los aportes de biomasa desde estos tributarios hacia el cauce principal en condiciones hidrológicas contrastantes. A su vez, se podrían calcular “índices” de aporte de cada cuerpo de agua, lo cuales, en conjunto con los monitoreos de rutina aporten a la toma de decisiones de las medidas de protección de la cuenca del río Santa Lucía.

Bibliografía

- Achkar M., Dominguez A. & Pesce F. (2012). *Cuenca del Río Santa Lucía-Uruguay. Aportes para la discusión ciudadana*.
- Agresti A. (2015). *Foundations of linear and generalized linear models*. John Wiley & Sons Inc, Hoboken, New Jersey.
- Allan J.D. & Castillo M.M. (2007). *Stream ecology: structure and function of running waters*. Springer Science & Business Media.
- APHA (1995). Water Environment Federation. *Standard methods for the examination of water and wastewater* **22**
- Arocena R. (2016). *Principios y métodos de Limnología. Ejemplos de Uruguay*. DIRAC, Montevideo, Uruguay.
- Arocena R., Chalar G., Fabián D., De León L., Brugnoli E., Silva M., *et al.* (2008). Evaluación ecológica de cursos de agua y biomonitorio. *Convenio de Cooperación Técnica y Científica Ministerio de Vivienda, Ordenamiento Territorial y Medio Ambiente Dirección Nacional de Medio Ambiente (DINAMA) y Universidad de la República, Facultad de Ciencias*, 4–24
- Arocena R., Chalar G., Fabián D., Pacheco J.P., González Piana M., Olivero V., *et al.* (2012). Impacto de la producción lechera en la calidad de los cuerpos de agua.
- Aubriot L. & Bonilla S. (2018). Regulation of phosphate uptake reveals cyanobacterial bloom resilience to shifting N:P ratios. *Freshwater Biology* **63**, 318–329. <https://doi.org/10.1111/fwb.13066>
- Aubriot L., Delbene L., Haakonsson S., Somma A., Hirsch F. & Bonilla S. (2017). Evolución de la eutrofización en el Río Santa Lucía: influencia de la intensificación productiva y perspectivas. *Innotec*
- Aubriot L., Somma A. & Hirsch F. (2018). Evaluación de la detección de clorofila a y cianobacteras con fluorómetros autónomos en la cuenca del río Santa Lucía
- AWWA ed. (2010). *Algae: source to treatment*, 1st ed. American Water Works Association, Denver, CO.
- Azevedo S.M., Carmichael W.W., Jochimsen E.M., Rinehart K.L., Lau S., Shaw G.R., *et al.* (2002). Human intoxication by microcystins during renal dialysis treatment in Caruaru—Brazil. *Toxicology* **181**, 441–446
- Barreiro M. (2010). Influence of ENSO and the South Atlantic Ocean on climate predictability over Southeastern South America. *Climate dynamics* **35**, 1493–1508
- Barreiro M. & Tippmann A. (2008). Atlantic modulation of El Niño influence on summertime rainfall over southeastern South America. *Geophysical Research Letters* **35**
- Barton K. (2018). MuMIn: Multi-Model Inference
- Bates D., Mächler M., Bolker B. & Walker S. (2014). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *arXiv preprint arXiv:1406.5823*
- Beaulieu M., Pick F., Palmer M., Watson S., Winter J., Zurawell R., *et al.* (2014). Comparing predictive cyanobacterial models from temperate regions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **71**, 1830–1839. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2014-0168>
- Berón L.E. (1990). Features of the limnological behavior of Salto Grande's reservoir (Argentina-Uruguay). *Ecological Modelling* **52**, 87–102
- Bolker B.M., Brooks M.E., Clark C.J., Geange S.W., Poulsen J.R., Stevens M.H.H., *et al.* (2009). Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* **24**, 127–135. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.10.008>
- Boltovskoy D., Correa N., Bordet F., Leites V. & Cataldo D. (2013). Toxic *Microcystis* (cyanobacteria) inhibit recruitment of the bloom-enhancing invasive bivalve *Limnoperna fortunei*. *Freshwater Biology* **58**, 1968–1981. <https://doi.org/10.1111/fwb.12184>
- Bonilla S. (2009). Cianobacterias planctónicas del Uruguay. Manual para la identificación y medidas de gestión. *Documento Técnico PHI-LAC N°16. Montevideo*
- Bonilla S., González-Piana M., Soares M.C.S., Huszar V.L.M., Becker V., Somma A., *et al.* (2016). The success of the cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* in freshwaters is enhanced by the combined effects of light intensity and temperature. *Journal of Limnology*. <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2016.1479>
- Bonilla S., Haakonsson S., Somma A., Gravier A., Britos A., Vidal L., *et al.* (2015). Cianobacterias y cianotoxinas en ecosistemas límnicos de Uruguay. *INNOTEC*, 9–22
- Bonilla S. & Meerhoff M. (2013). *Estado actual de la calidad del agua de sistemas acuáticos superficiales en Uruguay y recomendaciones, con énfasis en la cuenca del Río Santa Lucía*.

- Bordet F., Fontanarrosa M.S. & O'Farrell I. (2017). Influence of light and mixing regime on bloom-forming phytoplankton in a subtropical reservoir. *River Research and Applications* **33**, 1315–1326. <https://doi.org/10.1002/rra.3189>
- Bowling L.C., Merrick C., Swann J., Green D., Smith G. & Neilan B.A. (2013). Effects of hydrology and river management on the distribution, abundance and persistence of cyanobacterial blooms in the Murray River, Australia. *Harmful Algae* **30**, 27–36. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2013.08.002>
- Brasil J., Attayde J.L., Vasconcelos F.R., Dantas D.D.F. & Huszar V.L.M. (2016). Drought-induced water-level reduction favors cyanobacteria blooms in tropical shallow lakes. *Hydrobiologia* **770**, 145–164. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2578-5>
- Breheny P. & Burchett W. (2013). Visualization of regression models using visreg. *R package*, 1–15
- Brugnoli E., Clemente J., Boccardi L., Borthagaray A. & Scarabino F. (2005). Golden mussel *Limnoperna fortunei* (Bivalvia: Mytilidae) distribution in the main hydrographical basins of Uruguay: update and predictions. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **77**, 235–244
- Burnham K.P. & Anderson D.R. (2002). *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*, 2nd ed. Springer, New York.
- Carey C.C., Ibelings B.W., Hoffmann E.P., Hamilton D.P. & Brookes J.D. (2012). Eco-physiological adaptations that favour freshwater cyanobacteria in a changing climate. *Water Research* **46**, 1394–1407. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2011.12.016>
- Carmichael W.W. (2001). Health Effects of Toxin-Producing Cyanobacteria: “The CyanoHABs.” *Human and Ecological Risk Assessment: An International Journal* **7**, 1393–1407. <https://doi.org/10.1080/20018091095087>
- Caron D.A., Sanders R.W., Lim E.L., Marrasé C., Amaral L.A., Whitney S., et al. (1993). Light-dependent phagotrophy in the freshwater mixotrophic chrysophyte *Dinobryon cylindricum*. *Microbial Ecology* **25**, 93–111
- Carpenter S.R., Stanley E.H. & Vander Zanden M.J. (2011). State of the world's freshwater ecosystems: physical, chemical, and biological changes. *Annual Review of Environment and Resources* **36**, 75–99
- Carvalho L., Miller C.A., Scott E.M., Codd G.A., Davies P.S. & Tyler A.N. (2011). Cyanobacterial blooms: Statistical models describing risk factors for national-scale lake assessment and lake management. *Science of The Total Environment* **409**, 5353–5358. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2011.09.030>
- Cataldo D., Vinocur A., O'Farrell I., Paolucci E., Leites V. & Boltovskoy D. (2012). The introduced bivalve *Limnoperna fortunei* boosts *Microcystis* growth in Salto Grande reservoir (Argentina): evidence from mesocosm experiments. *Hydrobiologia* **680**, 25–38. <https://doi.org/10.1007/s10750-011-0897-8>
- Cha Y., Cho K.H., Lee H., Kang T. & Kim J.H. (2017). The relative importance of water temperature and residence time in predicting cyanobacteria abundance in regulated rivers. *Water Research* **124**, 11–19. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2017.07.040>
- Cha Y., Park S.S., Kim K., Byeon M. & Stow C.A. (2014). Probabilistic prediction of cyanobacteria abundance in a Korean reservoir using a Bayesian Poisson model. *Water Resources Research* **50**, 2518–2532. <https://doi.org/10.1002/2013WR014372>
- Cha Y., Soon Park S., Won Lee H. & Stow C.A. (2016). A Bayesian hierarchical approach to model seasonal algal variability along an upstream to downstream river gradient: SEASONAL VARIABILITY ALONG A RIVER GRADIENT. *Water Resources Research* **52**, 348–357. <https://doi.org/10.1002/2015WR017327>
- Chalar, Fabián, D., González-Piana, M. & Piccardo, A. (2015). *Estado y evolución de la calidad de agua de los tres embalses del Río Negro*.
- Chalar G., Arocena R., Pacheco J.P. & Fabián D. (2011). Trophic assessment of streams in Uruguay: A Trophic State Index for Benthic Invertebrates (TSI-BI). *Ecological Indicators* **11**, 362–369. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2010.06.004>
- Chalar G., Delbene L., González-Bergonzoni I. & Arocena R. (2013). Fish assemblage changes along a trophic gradient induced by agricultural activities (Santa Lucía, Uruguay). *Ecological Indicators* **24**, 582–588. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.08.010>
- Chalar G., Garcia-Pesenti P., Silva-Pablo M., Perdomo C., Olivero V. & Arocena R. (2017). Weighting the impacts to stream water quality in small basins devoted to forage crops, dairy and beef cow production. *Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters* **65**, 76–84. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2017.06.002>

- Chalar G., Gerhard M., González Piana M. & Fabián D. (2014). Hidroquímica y eutrofización en tres embalses subtropicales en cadena (Uruguay). In: *Procesos geoquímicos superficiales en Iberoamérica*.
- Chorus I. (2012). *Current approaches to cyanotoxin risk assessment, risk management and regulations in different countries*. Fed. Environmental Agency.
- Chorus I. & Bartram J. (1999). *Toxic cyanobacteria in water: A guide to their public health consequences, monitoring and management*. Spon Press.
- Clark J.M., Schaeffer B.A., Darling J.A., Urquhart E.A., Johnston J.M., Ignatius A.R., *et al.* (2017). Satellite monitoring of cyanobacterial harmful algal bloom frequency in recreational waters and drinking water sources. *Ecological Indicators* **80**, 84–95. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.04.046>
- Clarke K. & Warwick R. (2001). *An approach to statistical analysis and interpretation*, 2nd edn. PRIMER-E: Plymouth.
- Codd G.A., Morrison L.F. & Metcalf J.S. (2005). Cyanobacterial toxins: risk management for health protection. *Toxicology and Applied Pharmacology* **203**, 264–272. <https://doi.org/10.1016/j.taap.2004.02.016>
- Crisci C., Terra R., Pacheco J.P., Ghattas B., Bidegain M., Goyenola G., *et al.* (2017). Multi-model approach to predict phytoplankton biomass and composition dynamics in a eutrophic shallow lake governed by extreme meteorological events. *Ecological Modelling* **360**, 80–93. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2017.06.017>
- Cunha D.G.F., Calijuri M. do C. & Lamparelli M.C. (2013). A trophic state index for tropical/subtropical reservoirs (TSItsr). *Ecological Engineering* **60**, 126–134. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2013.07.058>
- De León L. & Chalar G. (2003). Abundancia y diversidad del fitoplancton en el Embalse de Salto Grande (Argentina-Uruguay). Ciclo estacional y distribución espacial. *Limnetica* **22**, 103–113
- De Leon L. & Hill M. (2015). *Evolucion de la cuenca del Santa Lucía. 10 años de información*.
- De Oliveira M.D. & Calheiros D.F. (2000). Flood pulse influence on phytoplankton communities of the south Pantanal floodplain, Brazil. *Hydrobiologia* **427**, 101–112
- Decreto N°253/79 (1979).
- Delbene L. (2018). *Eutrofización del río Santa Lucía: Dinámica de nutrientes asociada al régimen hidrológico y a la intensificación productiva*. Universidad de la Republica- Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay.
- DINAMA (2016). *Atlas de la cuenca del río Santa Lucía*.
- DINAMA (2015). *Evolución de la calidad en la cuenca del Santa Lucía. 10 años de información*.
- DINAMA & JICA (2011). *Proyecto sobre control de contaminación y gestión de la calidad de agua en la cuenca del río Santa Lucía*.
- Dolman A.M., Rücker J., Pick F.R., Fastner J., Rohrlack T., Mischke U., *et al.* (2012). Cyanobacteria and Cyanotoxins: The Influence of Nitrogen versus Phosphorus. *PLoS ONE* **7**, e38757. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038757>
- Dormann C.F., Elith J., Bacher S., Buchmann C., Carl G., Carré G., *et al.* (2013). Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* **36**, 27–46
- Duttagupta S., Gupta S. & Gupta A. (2004). Euglenoid blooms in the floodplain wetlands of Barak Valley, Assam, North eastern India. *Journal of Environmental Biology* **25**, 369–373
- García A. (2001). Dynamics of the shallow-water fish assemblage of the Patos Lagoon estuary (Brazil) during cold and warm ENSO episodes. *Journal of Fish Biology* **59**, 1218–1238. <https://doi.org/10.1006/jfbi.2001.1734>
- Gervais F. (1998). Ecology of cryptophytes coexisting near a freshwater chemocline. *Freshwater Biology* **39**, 61–78
- Gervais F. (1997). Light-dependent growth, dark survival, and glucose uptake by cryptophytes isolated from a freshwater chemocline. *Journal of Phycology* **33**, 18–25
- Gibson C., Wu Y., Smith S. & Wolfe-Murphy S. (1995). Synoptic limnology of a diverse geological region: catchment and water chemistry. *Hydrobiologia* **306**, 213–227
- Glibert P., M Anderson D., Gentien P., Graneli E. & Sellner K. (2005). The global, complex phenomena of harmful algal blooms. *Oceanography* **18**, 130–141
- Glibert P.M., Kelly V., Alexander J., Codispoti L.A., Boicourt W.C., Trice T.M., *et al.* (2008). In situ nutrient monitoring: A tool for capturing nutrient variability and the antecedent conditions that support algal blooms. *Harmful Algae* **8**, 175–181. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2008.08.013>

- González-Piana M., Fabian D., Delbene L. & Chalar G. (2011). Toxics blooms of *Microcystis aeruginosa* in three Rio Negro reservoirs, Uruguay. *Harmful algae news* **43**, 16–17
- Goyenola G., Meerhoff M., Teixeira-de Mello F., González-Bergonzoni I., Graeber D., Fosalba C., *et al.* (2015). Phosphorus dynamics in lowland streams as a response to climatic, hydrological and agricultural land use gradients. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions* **12**, 3349–3390. <https://doi.org/10.5194/hessd-12-3349-2015>
- Grabowska M. & Mazur-Marzec H. (2011). The effect of cyanobacterial blooms in the Siemianówka Dam Reservoir on the phytoplankton structure in the Narew River. *Oceanological and Hydrobiological Studies* **40**. <https://doi.org/10.2478/s13545-011-0003-x>
- Granéli E., Carlsson P. & Legrand C. (1999). The role of C, N and P in dissolved and particulate organic matter as a nutrient source for phytoplankton growth, including toxic species. *Aquatic Ecology* **33**, 17–27
- Guildford S.J. & Hecky R.E. (2000). Total nitrogen, total phosphorus, and nutrient limitation in lakes and oceans: Is there a common relationship? *Limnology and Oceanography* **45**, 1213–1223
- Guo C., Zhu G., Paerl H.W., Zhu M., Yu L., Zhang Y., *et al.* (2018). Extreme weather event may induce *Microcystis* blooms in the Qiantang River, Southeast China. *Environmental Science and Pollution Research* **25**, 22273–22284. <https://doi.org/10.1007/s11356-018-2216-7>
- Ha K., Kim H.-W., Jeong K.-S. & Joo G.-J. (2000). Vertical distribution of *Microcystis* population in the regulated Nakdong River, Korea. *Limnology* **1**, 225–230
- Haakonsson S., Rodríguez-Gallego L., Somma A. & Bonilla S. (2017). Temperature and precipitation shape the distribution of harmful cyanobacteria in subtropical lotic and lentic ecosystems. *Science of The Total Environment* **609**, 1132–1139. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.07.067>
- Haande S., Rohrlack T., Semyalo R.P., Brettum P., Edvardsen B., Lyche-Solheim A., *et al.* (2011). Phytoplankton dynamics and cyanobacterial dominance in Murchison Bay of Lake Victoria (Uganda) in relation to environmental conditions. *Limnologia-Ecology and Management of Inland Waters* **41**, 20–29
- Halekoh U. & Højsgaard S. (2014). A kenward-roger approximation and parametric bootstrap methods for tests in linear mixed models—the R package pbrtest. *Journal of Statistical Software* **59**, 1–30
- Hauer F.R. & Lamberti G.A. eds (2006). *Methods in stream ecology*, 2nd ed. Academic Press/Elsevier, San Diego, Calif.
- Heaney S. & Talling J. (1980). *Ceratium hirundinella*-ecology of a complex, mobile, and successful plant
- Hecky R. & Kilham P. (1988). Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: a review of recent evidence on the effects of enrichment 1. *Limnology and Oceanography* **33**, 796–822
- Heisler J., Glibert P.M., Burkholder J.M., Anderson D.M., Cochlan W., Dennison W.C., *et al.* (2008). Eutrophication and harmful algal blooms: A scientific consensus. *Harmful Algae* **8**, 3–13. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2008.08.006>
- Hillebrand H., Dürselen C., Kirschtel D., Pollinger U. & Zohary T. (1999). Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of phycology* **35**, 403–424
- Huber-Pestalozzi G. (1938). Das phytoplankton des subwassers: systematik und biologie. In: *Das phytoplankton des subwassers: systematik und biologie*. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung.
- Hudnell H.K. ed. (2008). *Cyanobacterial harmful algal blooms: state of the science and research needs*. Springer, New York.
- Huisman J., Jonker R.R., Zonneveld C. & Weissing F.J. (1999). Competition for light between phytoplankton species: experimental tests of mechanistic theory. *Ecology* **80**, 211–222
- IIDDH (2017). Informe de la Institución Nacional de Derechos Humanos y Defensoría del Pueblo (IIDDH) sobre la Ley de Riego con destino Agrario, N°19.553
- Imai A., Fukushima T. & Matsushige K. (1999). Effects of iron limitation and aquatic humic substances on the growth of *Microcystis aeruginosa*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **56**, 1929–1937
- Jackson T.A. & Hecky R.E. (1980). Depression of primary productivity by humic matter in lake and reservoir waters of the boreal forest zone. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **37**, 2300–2317
- Jöhnk K.D., Huisman J., Sharples J., Sommeijer B., Visser P.M. & Stroom J.M. (2008). Summer heatwaves promote blooms of harmful cyanobacteria. *Global Change Biology* **14**, 495–512. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01510.x>
- Jyothi B., Sudhakar G. & Venkateswarlu V. (2013). Ecological studies on a desmid bloom. *Journal of the Indian Institute of Science* **69**, 285

- Khan M. & Bhat G. (2000). Biological Invasion and Red Water Phenomenon in Lake Manasbal of Kashmir Valley, India. *Pollution Research* **19**, 113–117
- Kirk J.T.O. (2011). *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*, 3rd ed. Cambridge University Press, Cambridge, UK ; New York.
- Kokociński M., Stefaniak K., Mankiewicz-Boczek J., Izydorczyk K. & Soininen J. (2010). The ecology of the invasive cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanophyta) in two hypereutrophic lakes dominated by *Planktothrix agardhii* (Oscillatoriales, Cyanophyta). *European Journal of Phycology* **45**, 365–374. <https://doi.org/10.1080/09670262.2010.492916>
- Komárek J., Anagnostidis K. & Komárek J. (2008a). *Chroococcales*, Unaltered reprint. Spektrum, Akad. Verl, Heidelberg.
- Komárek J., Anagnostidis K., Pascher A., Büdel B. & Komárek J. (2008b). *Oscillatoriales*, Unaltered reprint. Spektrum Akad. Verl, Heidelberg.
- Komárek J., Kaštovský J., Mareš J. & Johansen J.R. (2014). Taxonomic classification of cyanoprokaryotes (cyanobacterial genera) 2014, using a polyphasic approach. *Preslia* **86**, 295–335
- Komárek J., Pascher A., Büdel B. & Komárek J. (2013). *Heterocytous Genera*. Springer Spektrum, Berlin.
- Kosten S., Huszar V.L.M., Bécares E., Costa L.S., Donk E., Hansson L.-A., et al. (2012). Warmer climates boost cyanobacterial dominance in shallow lakes. *Global Change Biology* **18**, 118–126. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02488.x>
- Kruk C., Piccini C., Segura A., Nogueira L., Carballo C., Martinez de la Escalera Siri G., et al. (2015). Herramientas para el monitoreo y sistema de alerta de floraciones de cianobacterias nocivas: Río Uruguay y Río de la Plata. *INNOTECH*, 23–39
- Kummu M. & Varis O. (2007). Sediment-related impacts due to upstream reservoir trapping, the Lower Mekong River. *Geomorphology* **85**, 275–293. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2006.03.024>
- Lamparelli M.C. (2004). Graus de trofia em corpos d'água do estado de São Paulo: avaliação dos métodos de monitoramento.
- Langone J. (2005). Notas sobre el mejillón dorado *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalvia, Mytilidae) en Uruguay. *Publicación extra del Museo Nacional de Historia Natural y Antropología Montevideo* **1**, 1–17
- Langone J. (2017). ¿Qué sabemos de las potenciales amenazas a la biodiversidad en la cuenca del río Santa Lucía en Uruguay?. Una revisión sobre los anfibios (Amphibia, Anura). *Publicación extra del Museo Nacional de Historia Natural y Antropología Montevideo*
- Leigh C., Watkinson A. & Burford M. (2015). Effects of extreme inflows on the water quality and phytoplankton of seven reservoirs in subtropical Australia. *Inland Waters* **5**, 240–252. <https://doi.org/10.5268/IW-5.3.814>
- Li F., Zhang H., Zhu Y., Xiao Y. & Chen L. (2013a). Effect of flow velocity on phytoplankton biomass and composition in a freshwater lake. *Science of the Total Environment* **447**, 64–71
- Li J., Dong S., Liu S., Yang Z., Peng M. & Zhao C. (2013b). Effects of cascading hydropower dams on the composition, biomass and biological integrity of phytoplankton assemblages in the middle Lancang-Mekong River. *Ecological Engineering* **60**, 316–324. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2013.07.029>
- Lips I. & Lips U. (2008). Abiotic factors influencing cyanobacterial bloom development in the Gulf of Finland (Baltic Sea). *Hydrobiologia* **614**, 133–140
- Logan M. (2010). *Biostatistical design and analysis using R: a practical guide*. Wiley-Blackwell, Chichester, UK ; Hoboken, NJ.
- Maberly S. & Wang B. (2018). Preface to Effects of dams on river biogeochemistry and ecology
- Magrin G., Marengo J., Boulanger J., Buckeridge M., Castellanos E. & Poveda G. (2014). Central and South America in Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. *Part B: Regional Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel of Climate Change (eds. Barros, VR et al.)*, 1499–1566
- Maier H.R., Burch M.D. & Bormans M. (2001). Flow management strategies to control blooms of the cyanobacterium, *Anabaena circinalis*, in the River Murray at Morgan, South Australia. *Regulated Rivers: Research & Management* **17**, 637–650
- Marshall H. & Burchardt L. (1998). Phytoplankton composition within the tidal freshwater region of the James River, Virginia. *PROCEEDINGS-BIOLOGICAL SOCIETY OF WASHINGTON* **111**, 720–730
- McCune B., Grace J.B. & Urban D.L. (2002). *Analysis of ecological communities*. MjM software design Gleneden Beach.

- Meichtry de Zaburlín N., Vogler R.E., Molina M.J. & Llano V.M. (2016). Potential distribution of the invasive freshwater dinoflagellate *Ceratium furcoides* (Levander) Langhans (Dinophyta) in South America. *Journal of Phycology* **52**, 200–208. <https://doi.org/10.1111/jpy.12382>
- Meriluoto J., Spoof L. & Codd G.A. eds (2017). *Handbook of cyanobacterial monitoring and cyanotoxin analysis*. Wiley, Chichester, West Sussex.
- Michalak A.M., Anderson E.J., Beletsky D., Boland S., Bosch N.S., Bridgeman T.B., *et al.* (2013). Record-setting algal bloom in Lake Erie caused by agricultural and meteorological trends consistent with expected future conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **110**, 6448–6452. <https://doi.org/10.1073/pnas.1216006110>
- Mitrovic S.M., Hardwick L. & Dorani F. (2011). Use of flow management to mitigate cyanobacterial blooms in the Lower Darling River, Australia. *Journal of Plankton Research* **33**, 229–241. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbq094>
- Møller A. & Jennions M.D. (2002). How much variance can be explained by ecologists and evolutionary biologists? *Oecologia* **132**, 492–500. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-0952-2>
- Moradi M. (2014). Comparison of the efficacy of MODIS and MERIS data for detecting cyanobacterial blooms in the southern Caspian Sea. *Marine pollution bulletin* **87**, 311–322
- Mosley L.M. (2015). Drought impacts on the water quality of freshwater systems; review and integration. *Earth-Science Reviews* **140**, 203–214. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2014.11.010>
- Moss B.R. (2009). *Ecology of fresh waters: man and medium, past to future*. John Wiley & Sons.
- Nakagawa S. & Schielzeth H. (2013). A general and simple method for obtaining R^2 from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution* **4**, 133–142. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x>
- Nogueira L., Somma A., Martigani F. & Langone J. (en preparación). Temporal dynamics of *Ceratium furcoides* (Levander, 1900) Langhans, 1925 (Dinophyta, Ceratiaceae) in two drinking water reservoirs of southern Uruguay
- O'Hara R.B. & Kotze D.J. (2010). Do not log-transform count data: Do not log-transform count data. *Methods in Ecology and Evolution* **1**, 118–122. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2010.00021.x>
- Oksanen J. (2011). *Vegan: an introduction to ordination*
- O'Neil J.M., Davis T.W., Burford M.A. & Gobler C.J. (2012). The rise of harmful cyanobacteria blooms: The potential roles of eutrophication and climate change. *Harmful Algae* **14**, 313–334. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2011.10.027>
- Padisák J., Köhler J. & Hoeg S. (1999). Effect of changing flushing rates on development of late summer *Aphanizomenon* and *Microcystis* populations in a shallow lake, Müggelsee, Berlin, Germany
- Padulles M.L., Conforti V.T., Nannavecchia P. & O'Farrell I. (2017). Impacto de la contaminación orgánica sobre el fitoplancton de un arroyo de la llanura pampeana. *Ecología Austral* **27**, 437–448
- Paerl H.W., Fulton R.S., Moisaner P.H. & Dyble J. (2001). Harmful Freshwater Algal Blooms, With an Emphasis on Cyanobacteria. *The Scientific World JOURNAL* **1**, 76–113. <https://doi.org/10.1100/tsw.2001.16>
- Paerl H.W., Hall N.S. & Calandrino E.S. (2011). Controlling harmful cyanobacterial blooms in a world experiencing anthropogenic and climatic-induced change. *Science of The Total Environment* **409**, 1739–1745. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2011.02.001>
- Paerl H.W. & Huisman J. (2008). Blooms Like It Hot. *Science* **320**, 57–58. <https://doi.org/10.1126/science.1155398>
- Paerl H.W. & Huisman J. (2009). Climate change: a catalyst for global expansion of harmful cyanobacterial blooms. *Environmental Microbiology Reports* **1**, 27–37. <https://doi.org/10.1111/j.1758-2229.2008.00004.x>
- Paerl H.W. & Paul V.J. (2012). Climate change: links to global expansion of harmful cyanobacteria. *Water research* **46**, 1349–1363
- Paerl H.W., Scott J.T., McCarthy M.J., Newell S.E., Gardner W.S., Havens K.E., *et al.* (2016). It Takes Two to Tango: When and Where Dual Nutrient (N & P) Reductions Are Needed to Protect Lakes and Downstream Ecosystems. *Environmental Science & Technology* **50**, 10805–10813. <https://doi.org/10.1021/acs.est.6b02575>
- Park M.-H., Han M.-S., Ahn C.-Y., Kim H.-S., Yoon B.-D. & Oh H.-M. (2006). Growth inhibition of bloom-forming cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* by rice straw extract. *Letters in Applied Microbiology* **43**, 307–312. <https://doi.org/10.1111/j.1472-765X.2006.01951.x>

- Parra O., Gonzalez M., Dellarossa V., Rivera P. & Orellana M. (1983). *Manual taxonomico del fitoplancton de aguas continentales: con especial referencia al fitoplancton de Chile*. Universidad de Concepcion, Concepción, Chile.
- Pearson L., Mihali T., Moffitt M., Kellmann R. & Neilan B. (2010). On the Chemistry, Toxicology and Genetics of the Cyanobacterial Toxins, Microcystin, Nodularin, Saxitoxin and Cylindrospermopsin. *Marine Drugs* **8**, 1650–1680. <https://doi.org/10.3390/md8051650>
- Peek M.S., Leffler A.J., Flint S.D. & Ryel R.J. (2003). How much variance is explained by ecologists? Additional perspectives. *Oecologia* **137**, 161–170. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1328-y>
- Phlips E.J., Hendrickson J., Quinlan E.L. & Cichra M. (2007). Meteorological influences on algal bloom potential in a nutrient-rich blackwater river. *Freshwater Biology* **52**, 2141–2155. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01844.x>
- Pick F.R. (2016). Blooming algae: a Canadian perspective on the rise of toxic cyanobacteria. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **73**, 1149–1158. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2015-0470>
- Pírez M., Gonzalez-Sapienza G., Sienna D., Ferrari G., Last M., Last J.A., *et al.* (2013). Limited analytical capacity for cyanotoxins in developing countries may hide serious environmental health problems: Simple and affordable methods may be the answer. *Journal of Environmental Management* **114**, 63–71. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2012.10.052>
- Prokhotskaya V.Y. & Steinberg C.E.W. (2007). Differential sensitivity of a coccal green algal and a cyanobacterial species to dissolved natural organic matter (NOM). *Environmental Science and Pollution Research - International* **14**, 11–18. <https://doi.org/10.1065/espr2007.01.379>
- Qu Y., Wu N., Guse B. & Fohrer N. (2018). Riverine phytoplankton shifting along a lentic-lotic continuum under hydrological, physiochemical conditions and species dispersal. *Science of The Total Environment* **619–620**, 1628–1636. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.10.139>
- R Core Team R: *A Language and Environment for Statistical Computing*.
- Rangel L.M., Silva L.H.S., Rosa P., Roland F. & Huszar V.L.M. (2012). Phytoplankton biomass is mainly controlled by hydrology and phosphorus concentrations in tropical hydroelectric reservoirs. *Hydrobiologia* **693**, 13–28. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1083-3>
- Rangel M., Malpezzi E.L., Susini S.M. & De Freitas J. (1997). Hemolytic activity in extracts of the diatom *Nitzschia*. *Toxicon* **35**, 305–309
- Rao C. (1953). On the distribution of algae in a group of six small ponds. *The Journal of Ecology*, 62–71
- Reichwaldt E.S. & Ghadouani A. (2012). Effects of rainfall patterns on toxic cyanobacterial blooms in a changing climate: Between simplistic scenarios and complex dynamics. *Water Research* **46**, 1372–1393. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2011.11.052>
- Remmal Y., Hudon C., Hamilton P.B., Rondeau M. & Gagnon P. (2017). Forecasting the magnitude and composition of phytoplankton blooms in a eutrophic lowland river (Rivière Yamaska, Que., Canada). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **74**, 1298–1311. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0305>
- Reynolds C. (2000). Hydroecology of river plankton: the role of variability in channel flow. *Hydrological Processes* **14**, 3119–3132
- Reynolds C. (1984). Phytoplankton periodicity: the interactions of form, function and environmental variability. *Freshwater Biology* **14**, 111–142
- Reynolds C. & Descy J.-P. (1996). The production, biomass and structure of phytoplankton in large rivers. *Large Rivers*, 161–187
- Reynolds C., Descy J.-P. & Padisák J. (1994). Are phytoplankton dynamics in rivers so different from those in shallow lakes? In: *Phytoplankton in Turbid Environments: Rivers and Shallow Lakes*. pp. 1–7. Springer.
- Reynolds C.S. (2006). *Ecology of phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge; New York.
- Richardson K., Beardall J. & Raven J. (1983). Adaptation of unicellular algae to irradiance: an analysis of strategies. *New Phytologist* **93**, 157–191
- Ripley B. (2002). *Modern applied statistics with S. Statistics and Computing, fourth ed.* Springer, New York
- Romo S., Soria J., Fernandez F., Ouahid Y. & BARÓN-SOLÁ Á. (2013). Water residence time and the dynamics of toxic cyanobacteria. *Freshwater Biology* **58**, 513–522
- Sabater S., Artigas J., Durán C., Pardos M., Romani A.M., Tornés E., *et al.* (2008). Longitudinal development of chlorophyll and phytoplankton assemblages in a regulated large river (the Ebro River). *Science of The Total Environment* **404**, 196–206. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2008.06.013>
- Sandgren C.D. (1988). *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press.

- Sant'Anna C.L., Azevedo M.T. de P., Werner V.R., Dogo C.R., Rios F.R. & de Carvalho L.R. (2008). Review of toxic species of Cyanobacteria in Brazil. *Algological Studies* **126**, 251–265. <https://doi.org/10.1127/1864-1318/2008/0126-0251>
- Scheffer M., Hosper S., Meijer M., Moss B. & Jeppesen E. (1993). Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in ecology & evolution* **8**, 275–279
- Schielzeth H. (2010). Simple means to improve the interpretability of regression coefficients: Interpretation of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution* **1**, 103–113. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00012.x>
- Schwaderer A.S., Yoshiyama K., de Tezanos Pinto P., Swenson N.G., Klausmeier C.A. & Litchman E. (2011). Eco-evolutionary differences in light utilization traits and distributions of freshwater phytoplankton. *Limnology and Oceanography* **56**, 589–598. <https://doi.org/10.4319/lo.2011.56.2.0589>
- Seitzinger S.P., Mayorga E., Bouwman A.F., Kroeze C., Beusen A.H.W., Billen G., *et al.* (2010). Global river nutrient export: A scenario analysis of past and future trends: GLOBAL RIVER EXPORT SCENARIOS. *Global Biogeochemical Cycles* **24**, n/a-n/a. <https://doi.org/10.1029/2009GB003587>
- Seppälä J., Ylöstalo P. & Kuosa H. (2005). Spectral absorption and fluorescence characteristics of phytoplankton in different size fractions across a salinity gradient in the Baltic Sea. *International Journal of Remote Sensing* **26**, 387–414. <https://doi.org/10.1080/01431160410001723682>
- Silva F.A. e & Giani A. (2018). Population dynamic of bloom-forming *Microcystis aeruginosa* in the presence of the invasive bivalve *Limnoperna fortunei*. *Harmful Algae* **73**, 148–156. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2018.02.007>
- Sing T., Sander O., Beerenwinkel N. & Lengauer T. (2005). ROCr: visualizing classifier performance in R. *Bioinformatics* **21**, 3940–3941
- Sinha E., Michalak A.M. & Balaji V. (2017). Eutrophication will increase during the 21st century as a result of precipitation changes. *Science* **357**, 405–408. <https://doi.org/10.1126/science.aan2409>
- Soares M.C.S., Marinho M.M., Huszar V.L.M., Branco C.W.C. & Azevedo S.M.F.O. (2008). The effects of water retention time and watershed features on the limnology of two tropical reservoirs in Brazil. *Lakes & Reservoirs: Research & Management* **13**, 257–269. <https://doi.org/10.1111/j.1440-1770.2008.00379.x>
- Sournia A. (1978). Phytoplankton manual. Muséum National d'Histoire Naturelle. *United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization (UNESCO), Paris*
- Steinberg C.E.W., Meinelt T., Timofeyev M.A., Bittner M. & Menzel R. (2008). Humic substances: Part 2: Interactions with organisms. *Environmental Science and Pollution Research* **15**, 128–135. <https://doi.org/10.1065/espr2007.07.434>
- Sun B., Tanji Y. & Unno H. (2006). Extinction of cells of cyanobacterium *Anabaena circinalis* in the presence of humic acid under illumination. *Applied Microbiology and Biotechnology* **72**, 823–828. <https://doi.org/10.1007/s00253-006-0327-4>
- Sun B., Tanji Y. & Unno H. (2005). Influences of iron and humic acid on the growth of the cyanobacterium *Anabaena circinalis*. *Biochemical Engineering Journal* **24**, 195–201. <https://doi.org/10.1016/j.bej.2005.02.014>
- Talling J. (1957). Photosynthetic characteristics of some freshwater plankton diatoms in relation to underwater radiation. *New Phytologist* **56**, 29–50
- Teixeira de Mello F. (2007). Efecto del uso del suelo sobre la calidad del agua y las comunidades de peces en sistemas lóticos de la cuenca baja del Río Santa Lucía (Uruguay)
- Tell G., O'Farrell I. & Lombardo R.J. (2005). Euglenoid morphospecies replacement along a hydraulic gradient of the Lower Parana Basin (Argentina). *Freshwater Biology* **50**, 616–626. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01347.x>
- Tranvik L.J., Downing J.A., Cotner J.B., Loiselle S.A., Striegl R.G., Ballatore T.J., *et al.* (2009). Lakes and reservoirs as regulators of carbon cycling and climate. *Limnology and Oceanography* **54**, 2298–2314. https://doi.org/10.4319/lo.2009.54.6_part_2.2298
- URSEA (2017). Informe de situación de las medidas que se están implementado para el aseguramiento de la potabilización del agua del sistema de abastecimiento de Montevideo y Laguna del Sauce
- Viak (1990). *Study of water quality problems caused by algae growth in the dam at Paso Severino*. Montevideo - Stockholm.
- van Vliet M.T.H., Franssen W.H.P., Yearsley J.R., Ludwig F., Haddeland I., Lettenmaier D.P., *et al.* (2013). Global river discharge and water temperature under climate change. *Global Environmental Change* **23**, 450–464. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2012.11.002>

- Wang F., Maberly S.C., Wang B. & Liang X. (2018). Effects of dams on riverine biogeochemical cycling and ecology. *Inland Waters* **8**, 130–140. <https://doi.org/10.1080/20442041.2018.1469335>
- Watson S.B. (2003). Cyanobacterial and eukaryotic algal odour compounds: signals or by-products? A review of their biological activity. *Phycologia* **42**, 332–350
- Wehr J.D., Sheath R.G. & Kociolek J.P. (2015). *Freshwater algae of North America: ecology and classification*. Elsevier.
- Wetzel R.G. (2001). *Limnology: lake and river ecosystems*, 3rd ed. Academic Press, San Diego.
- Whitton B.A. & Potts M. (2012). Introduction to the cyanobacteria. In: *Ecology of Cyanobacteria II*. pp. 1–13. Springer.
- Whitton B.A. & Potts M. (2002). *The ecology of cyanobacteria: their diversity in time and space*.
- Wiedner C., Visser P.M., Fastner J., Metcalf J.S., Codd G.A. & Mur L.R. (2003). Effects of Light on the Microcystin Content of Microcystis Strain PCC 7806. *Applied and Environmental Microbiology* **69**, 1475–1481. <https://doi.org/10.1128/AEM.69.3.1475-1481.2003>
- Xavier M.B., Mainardes-Pinto C. & Takino M. (1991). Euglena sanguinea Ehrenberg bloom in a fish-breeding tank (Pindamonhangaba, São Paulo, Brazil). *Archiv für Hydrobiologie. Supplementband. Untersuchungen des Elbe-AEstuars* **89**, 133–142
- Xiao Y., Li Z., Guo J., Fang F. & Smith V.H. (2016). Succession of phytoplankton assemblages in response to large-scale reservoir operation: a case study in a tributary of the Three Gorges Reservoir, China. *Environmental Monitoring and Assessment* **188**. <https://doi.org/10.1007/s10661-016-5132-7>
- Xu H., Paerl H.W., Qin B., Zhu G. & Gao G. (2010). Nitrogen and phosphorus inputs control phytoplankton growth in eutrophic Lake Taihu, China. *Limnology and Oceanography* **55**, 420
- Zafar A. (1986). Seasonality of phytoplankton in some South Indian lakes. In: *Seasonality of Freshwater Phytoplankton*. pp. 177–187. Springer.
- Zalocar De Domitrovic Y. (2003). Effect of fluctuations in water level on phytoplankton development in three lakes of the Paraná river floodplain (Argentina). *Hydrobiologia* **510**, 175–193
- Zarfl C., Lumsdon A.E., Berlekamp J., Tydecks L. & Tockner K. (2015). A global boom in hydropower dam construction. *Aquatic Sciences* **77**, 161–170. <https://doi.org/10.1007/s00027-014-0377-0>
- Zhu R., Wang H., Chen J., Shen H. & Deng X. (2018). Use the predictive models to explore the key factors affecting phytoplankton succession in Lake Erhai, China. *Environmental Science and Pollution Research* **25**, 1283–1293. <https://doi.org/10.1007/s11356-017-0512-2>
- Zimba P., Rowan M. & Triemer R. (2004). Identification of euglenoid algae that produce ichthyotoxin(s). *Journal of Fish Diseases* **27**, 115–117
- Zimba P.V., Moeller P.D., Beauchesne K., Lane H.E. & Triemer R.E. (2010). Identification of euglenophycin – A toxin found in certain euglenoids. *Toxicon* **55**, 100–104. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2009.07.004>
- Zuur A.F. & Ieno E.N. (2016). *Beginner's guide to zero-inflated models with R*. Highland Statistics Ltd, Newburgh.
- Zuur A.F., Ieno E.N., Walker N., Saveliev A.A. & Smith G.M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer New York, New York, NY.

Anexo I

Estadísticos de la prueba de Kruskal-Wallis que compara la distribución de las variables fósforo total (PT), nitrógeno total (NT), Turbidez (NTU), CDOM (URFB), oxígeno disuelto (OD), pH, caudal ($\text{m}^3\text{día}^{-1}$), tiempo de residencia (días) y biovolumen de fitoplancton entre los cuerpos de agua lóticos de ambas subcuencas (arroyos-ríos), embalses de las dos subcuencas (embalse-embalse), arroyos o ríos y embalses de la subcuenca del arroyo Canelón y del río Santa Lucía (arroyos/ríos-embalse). Se muestra el valor del Chi cuadrado (χ) y el p-valor. Para todos los análisis, los grados de libertad fueron 1. En negrita se marcan aquellas variables que presentan diferencias significativas. Para estos análisis no fue utilizado el dato de 3/12/2014 ya que fue considerado un outlier. Para el CDOM solamente fueron considerados los datos del 19/05/2015 al 15/12/2015.

	Subcuenca Canelón		Subcuenca Santa Lucía	
	Arroyos-Ríos	Embalse-Embalse	Arroyos-Embalse	Ríos-Embalse
PT	$\chi = 43.3$ p-valor < 0.05	$\chi = 15.8$ p-valor < 0.05	$\chi = 1.6$ p-valor > 0.05	$\chi = 24.2$ p-valor < 0.05
PRS	$\chi = 43.2$ p-valor < 0.05	$\chi = 15.8$ p-valor < 0.05	$\chi = 1.6$ p-valor > 0.05	$\chi = 25.3$ p-valor < 0.05
NT	$\chi = 37.6$ p-valor < 0.05	$\chi = 0.3$ p-valor > 0.05	$\chi = 7.8$ p-valor < 0.05	$\chi = 20.8$ p-valor < 0.05
NID	$\chi = 37.3$ p-valor < 0.05	$\chi = 5.74$ p-valor < 0.05	$\chi = 11.04$ p-valor < 0.05	$\chi = 24.6$ p-valor < 0.05
Turbidez	$\chi = 27.4$ p-valor < 0.05	$\chi = 15.3$ p-valor < 0.05	$\chi = 11.0$ p-valor < 0.05	$\chi = 0.3$ p-valor > 0.05
CDOM	$\chi = 19.3$ p-valor < 0.05	$\chi = 0.2$ p-valor > 0.05	$\chi = 11.4$ p-valor < 0.05	$\chi = 9.7$ p-valor < 0.05
OD	$\chi = 28.4$ p-valor < 0.05	$\chi = 0.9$ p-valor > 0.05	$\chi = 9.6$ p-valor < 0.05	$\chi = 10.5$ p-valor < 0.05
pH	$\chi = 28.1$ p-valor < 0.05	$\chi = 1.0$ p-valor > 0.05	$\chi = 8.0$ p-valor < 0.05	$\chi = 6.0$ p-valor < 0.05
Caudal	$\chi = 37.0$ p-valor < 0.05			
Tiempo de Residencia	$\chi = 8.5$ p-valor < 0.05			
Biovolumen de Fitoplancton	$\chi = 9.9$ p-valor < 0.05	$\chi = 2.6$ p-valor > 0.05	$\chi = 0.3$ p-valor > 0.05	$\chi = 1.6$ p-valor > 0.05

Anexo II

Coefficientes de correlación de Spearman (ρ) entre las variables físicas y químicas y el nivel de significancia (p-valor) para los cuerpos de agua lóticos y lénticos.

Tabla 1. Coeficientes de correlación de Spearman (ρ) entre las variables físicas y químicas y el nivel de significancia (p-valor) para los cuerpos de agua lóticos, N=72. Las variables son: fósforo total (PT), nitrógeno total (NT), fósforo reactivo soluble (PRS), nitrógeno disuelto (NID), turbidez, temperatura (temp), oxígeno disuelto (OD), pH, conductividad (K) y caudal ($m^3 \text{dia}^{-1}$). En negrita se destacan aquellas variables que presentan diferencias significativas. Códigos de significancia de p-valor < 0.001 “***”; 0.01”**, 0.05”*; 0.1” ”

<i>Variables físicas y químicas</i>	PT	NT	PRS	NID	Temp	OD	Turbidez	K	pH	Caudal
PT	1	0.77***	0.98***	0.82***	-0.09	-0.65***	0.58***	0.34**	-0.45***	-0.46***
NT		1	0.77***	0.91***	-0.39***	-0.61***	0.76***	0.12	-0.75***	-0.20
PRS			1	0.84***	-0.14	-0.61***	-0.14	0.37**	-0.43***	-0.46***
NID				1	-0.39***	-0.56***	0.64***	0.18	-0.66***	-0.30
Temp					1	0.21*	-0.19	-0.03	0.36*	-0.0078
OD						1	-0.52***	-0.17	0.48***	0.37**
Turbidez							1	-0.20	-0.63***	0.02
K								1	0.17	-0.75***
pH									1	0.11
Caudal										1

Tabla 2. Coeficientes de correlación de Spearman (ρ) entre las variables físicas y químicas y el nivel de significancia (p-valor) para los cuerpos de agua lénticos, N=24. Las variables son: fósforo total (PT), nitrógeno total (NT), fósforo reactivo soluble (PRS), nitrógeno disuelto (NID), turbidez (NTU), temperatura (temp), oxígeno disuelto (OD), pH, conductividad (K) y tiempo de residencia (TR, días). En negrita se destacan aquellas variables que presentan diferencias significativas. Códigos de significancia de p-valor < 0.001 “***”; 0.01 “**”, 0.05 “*”; 0.1 “ ”

<i>Variables físicas y químicas</i>	PT	NT	PRS	NID	Temp	OD	Turbidez	K	pH	TR
PT	1	-0.05	0.83***	-0.33	0.15	-0.05	0.71***	0.05	-0.02	0.31
NT		1	-0.31	0.71***	-0.49*	0.10	-0.20	-0.42*	-0.52*	-0.47*
PRS			1	-0.44*	0.24	0.14	0.74***	0.27	0.24	0.66***
NID				1	-0.42*	-0.03	-0.43*	-0.47*	-0.59**	-0.51*
Temp					1	-0.59**	-0.06	-0.14	0.28	0.27
OD						1	0.43*	0.71***	0.29	0.34
Turbidez							1	0.55**	0.20	0.50*
K								1	0.67***	0.56**
pH									1	-0.63**
TR										1

Anexo III

Validaciones gráficas de los modelos finales seleccionados (gráficos de análisis de residuos y curvas ROC).

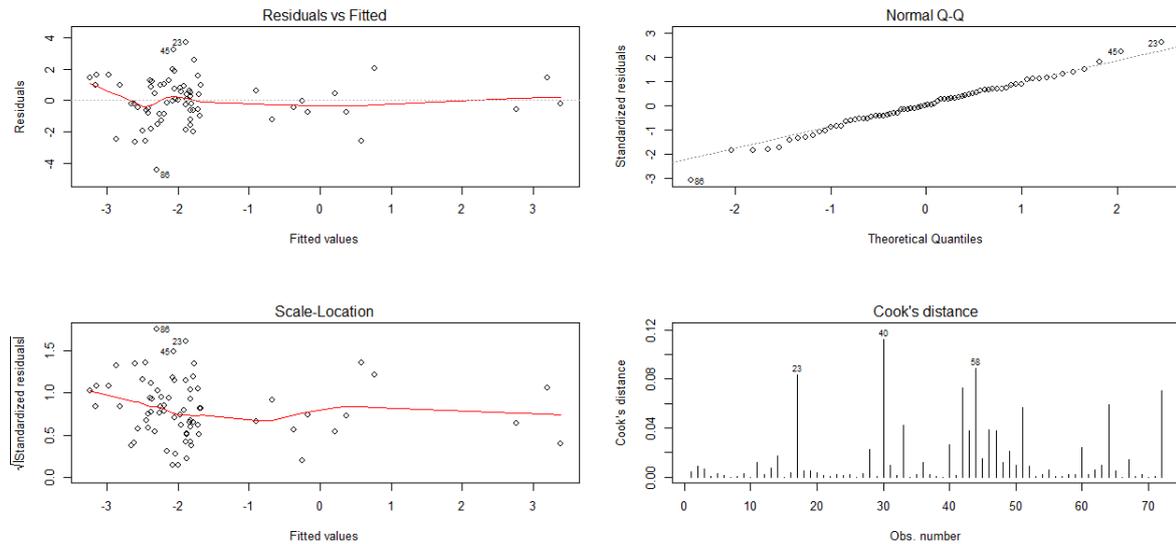


Figura 1. Validación gráfica del GLM final que modela el biovolumen de fitoplancton total en función de las variables explicativas seleccionadas (NID y temperatura, ambas centradas y estandarizadas) en los sistemas lóticos. a) residuos del modelo en función de los valores ajustados. b) Gráfico de los cuantiles teóricos en función de los residuos estandarizados. c) Gráfico de los residuos estandarizados (\sqrt{de} los residuos) en función de los valores ajustados. d) Distancias de Cook.

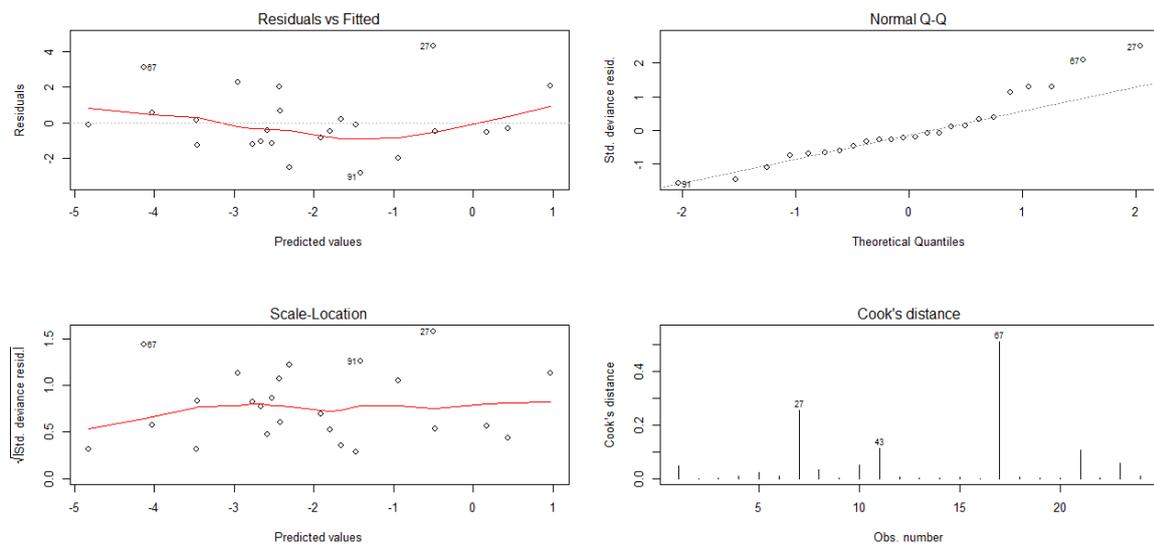


Figura 2. Validación gráfica del GLM final que modela el biovolumen de fitoplancton en función de las variables explicativas seleccionadas (NID y TR, ambas centradas y estandarizadas, y subcuenca) en los embalses. a) residuos del modelo en función de los valores ajustados. b) Gráfico de los cuantiles teóricos en función de los residuos estandarizados. c) Gráfico de los residuos estandarizados (\sqrt{de} los residuos) en función de los valores ajustados. d) Distancias de Cook.

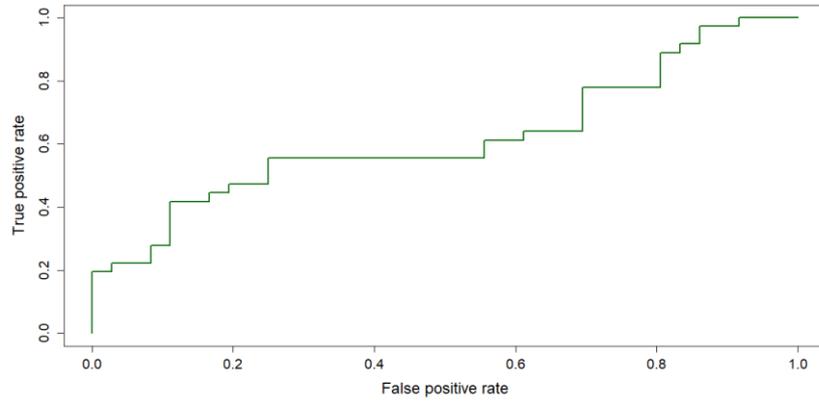


Figura 3. Curva ROC para el componente binomial (presencia/ausencia) del modelo de mezcla de cianobacterias

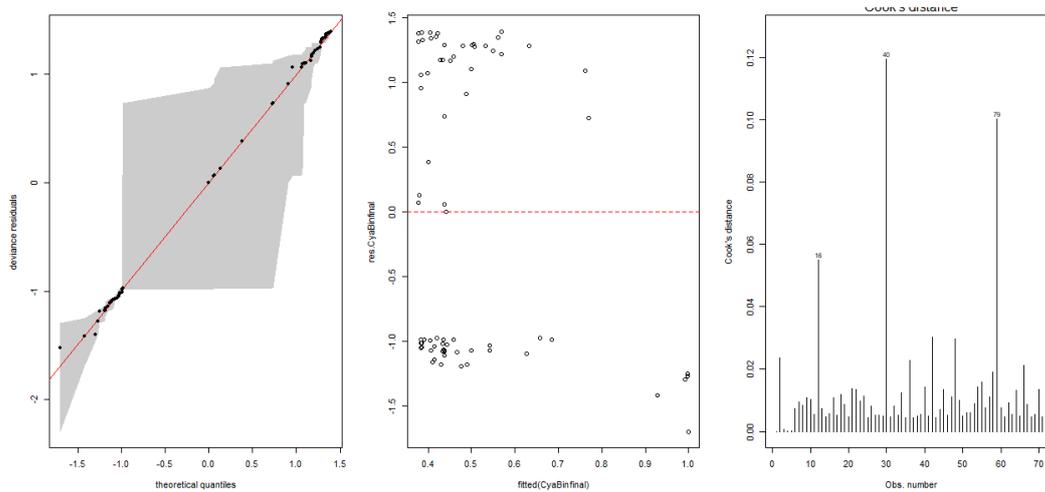


Figura 4. Validación gráfica del componente binomial de presencia/ausencia de cianobacterias en función de las variables seleccionadas (PRS y caudal, centradas y estandarizadas) en los ecosistemas lóticos. a) Gráfico de residuos estandarizados: deviancia de los residuos en función de los cuantiles teóricos. b) Gráfico de residuos en función de los ajustados. c) Distancias de Cook.

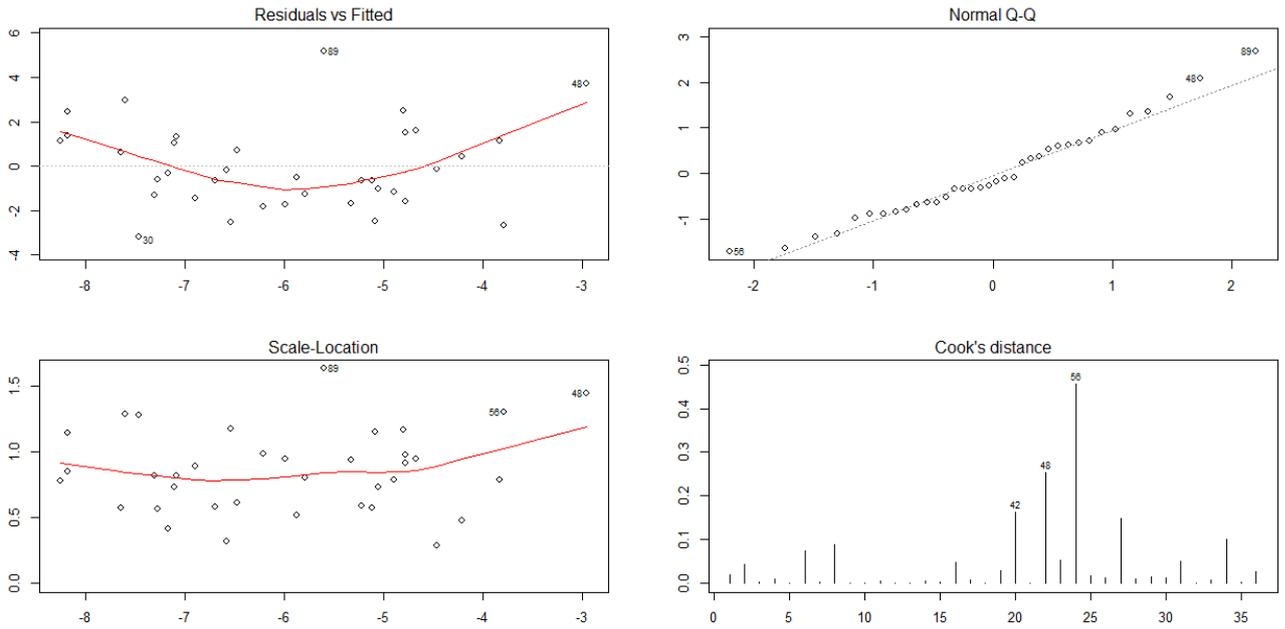


Figura 5. Validación gráfica del componente lognormal para los biovolumenes positivos de cianobacterias en los ecosistemas loticos. Las variables seleccionadas en el modelo más parsimonioso fueron Subcuenca y PRS y K centradas y estandarizadas. a) residuos del modelo en función de los valores ajustados. b) Gráfico de los cuantiles teóricos en función de los residuos estandarizados. c) Gráfico de los residuos estandarizados ($\sqrt{|\text{residuos}|}$) en función de los valores ajustados. d) Distancias de Cook.

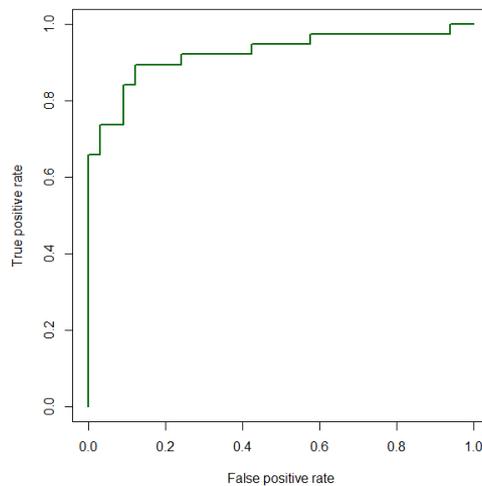


Figura 6. Curva ROC para el ajuste del GLMM binomial de la presencia/ausencia de la clase Euglenophyceae.

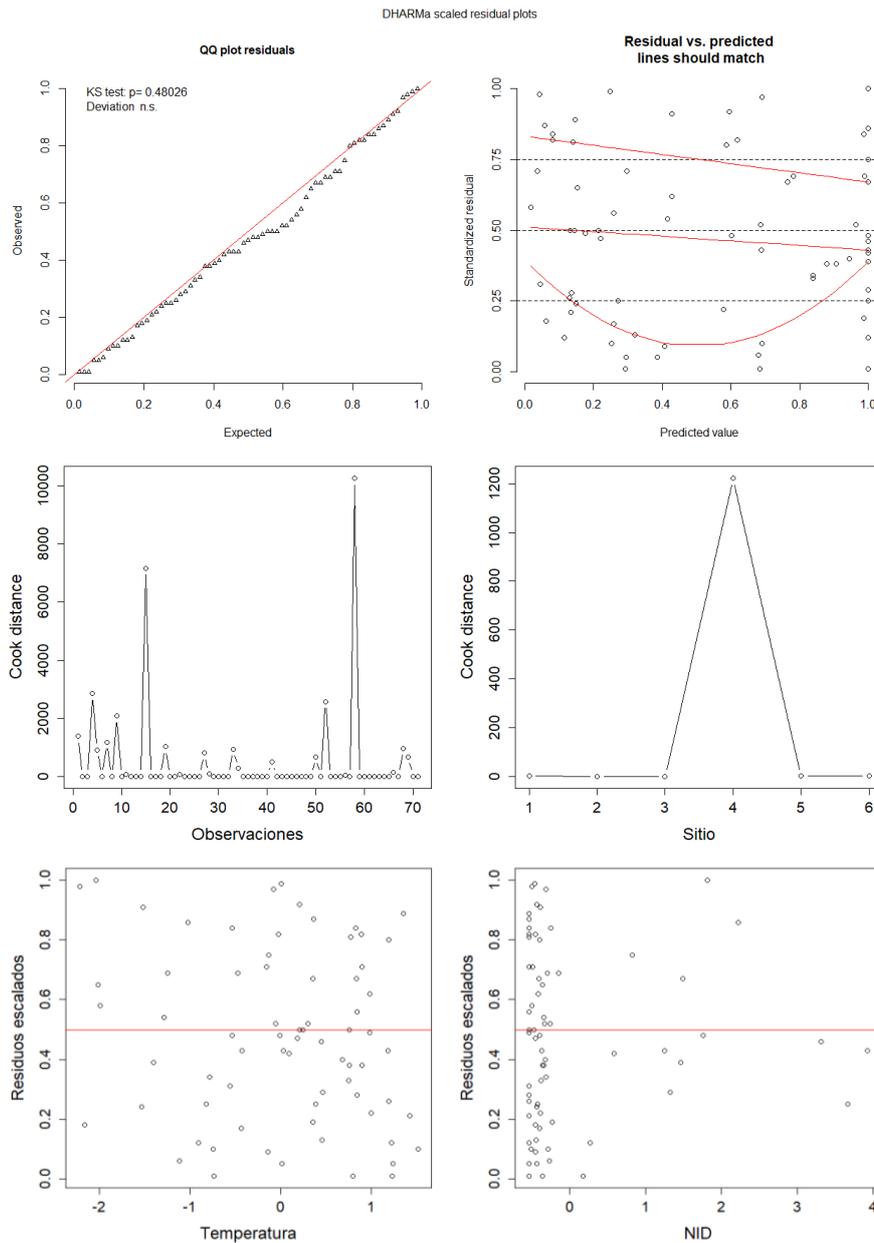


Figura 7. Análisis de residuos y ajustes del modelo para el GLMM binomial de la presencia/ausencia de organismos de la clase Euglenophyta en los ecosistemas lóticos. En los gráficos superiores se muestra el Gráfico de cuantiles teóricos (QQ plot, izquierda) y el gráfico de los residuales estandarizados en función de los valores estimados (derecha). En los gráficos del medio se muestran las distancias de Cook en función de las observaciones (izquierda) y de los sitios (derecha). En los gráficos inferiores se muestran los residuos parciales para las dos variables seleccionadas como efectos fijos (temperatura y NID, izquierda y derecha, respectivamente). Para estos análisis fueron utilizados los paquetes *DHARMA* para los dos gráficos superiores y los dos inferiores y la librería *influence.ME* para los graficos del medio (Software R, versión 3.4.2). Cabe destacar que los dos datos que se despegan en ambos graficos de las distancias de Cook pertenecen al sitio PP y presentan valores de NID estandarizados negativos.