

## EFFECTO DE LA RADIACIÓN SOLAR EN LA DESAPARICIÓN DE *EGERIA DENSA* PLANCH. (HYDROCHARITACEAE) DESDE EL HUMEDAL DEL RÍO CRUCES (VALDIVIA, CHILE)

### EFFECT OF SOLAR RADIATION ON THE DISAPPEARANCE OF *EGERIA DENSA* (HYDROCHARITACEAE) IN THE WETLANDS OF THE CRUCES RIVER (VALDIVIA, CHILE)

Cristina San Martín<sup>1</sup>, Carlos Ramírez<sup>1</sup>, Erwin Carrasco<sup>2</sup>, Osvaldo Vidal<sup>3</sup>, Gisela Toledo<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Instituto de Botánica, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Casilla 567, Valdivia, Chile. csanmart@uach.cl.

<sup>2</sup>Instituto de Ciencias y Tecnología de los Alimentos, Universidad Austral de Chile, Casilla 567, Valdivia, Chile.

<sup>3</sup>Waldbau Institut, Forstfakultät, Universidad de Freiburg, Alemania.

<sup>4</sup>Corporación Nacional Forestal (CONAF), Puerto Montt, Chile.

#### RESUMEN

**Antecedentes:** *Egeria densa* Planch., localmente conocida como "luchecillo" desapareció del humedal Santuario de la Naturaleza "Carlos Anwandter" en el río cruces (Valdivia, Chile), en octubre del año 2004. Se estableció que la causa del fenómeno era una contaminación química de origen industrial. **Objetivos:** Analizar una hipótesis alternativa que considera que la causa de la reducción de las poblaciones de *Egeria densa* fue un aumento de la intensidad de la radiación solar, especialmente en la región UV. **Métodos:** Se trabajó con cultivos cubiertos por malla Raschel, filtro UV-B mylar, filtro de acetato y una réplica sin cubierta. Durante el experimento se determinó la clorofila foliar con un medidor SPAD. **Resultados:** Según el estudio experimental la causa del daño no sería atribuible a la radiación UV, pero demuestra que la intensidad de la radiación solar afectó el desarrollo de *Egeria densa*, reduciendo su contenido de clorofila, proporcionalmente al tiempo de exposición. **Conclusiones:** Se concluye que un aumento de la intensidad lumínica del sol o de otra radiación desconocida pudo provocar la muerte de *Egeria densa* en lugares someros y su profundización, en los cauces más profundos. La ausencia de una epidermis protectora y filtradora de algunas longitudes de onda de las hojas de *Egeria densa* pudo facilitar la acción deletérea de la radiación, junto a una exposición prolongada durante la bajamar.

**Palabras clave:** *Egeria densa*, luchecillo, radiación solar, río Cruces, Chile.

#### ABSTRACT

**Background:** The submersed macrophyte *Egeria densa* Planch., locally known as "luchecillo", disappeared from the wetlands of Rio Cruces or Nature Sanctuary Carlos Anwandter (Valdivia, Chile) in October 2004. It was established that this phenomenon occurred due to the chemical pollution coming from industrial origin. **Objectives:** Analyze an alternative hypothesis that identifies the increase in the intensity of solar radiation as the cause of the reduction of *Egeria densa* populations, especially in the UV region. **Methods:** Cultures of *Egeria densa* were covered by Raschel mesh, mylar filter, acetate filter, while one of the cultures was not covered. During the experiment the *Egeria densa* chlorophyll content was determined by a SPAD-meter. **Results:** The experimental study showed that the damage was not likely to be attributed to UV radiation. However, it was determined that the intensity of solar radiation affected the development of *Egeria densa* by reducing chlorophyll content in direct proportion to exposure time. **Conclusions:** An increase in sunlight intensity or other unknown

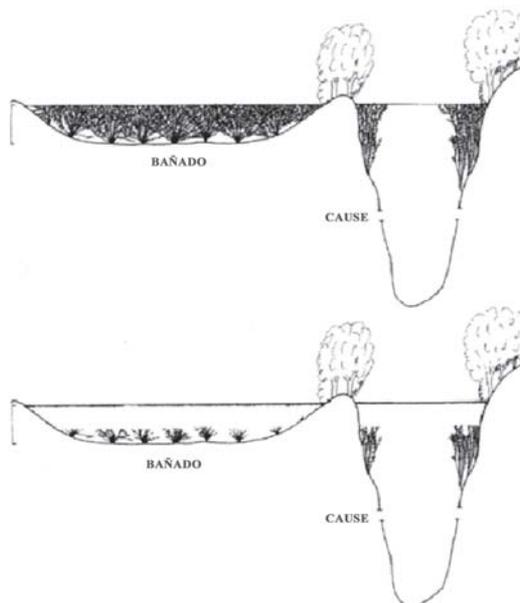
radiation could have caused the death of *Egeria densa* in shallow waters. The absence of a protective epidermis that filters certain wavelengths in *Egeria densa* leaves could facilitate the deleterious effect of radiation under prolonged exposure at low tide.

**Keywords:** *Egeria densa*, lucheillo, solar radiation, Cruces River, Chile.

## INTRODUCCIÓN

En octubre de 2004 se denunció la desaparición de lucheillo, *Egeria densa* Planch. (Hydrocharitaceae), una maleza alóctona, acuática y sumergida (Cook & Urmi-König, 1984), desde los bañados someros del humedal del Santuario de la Naturaleza "Carlos Anwandter" del río Cruces en Valdivia, Chile (Ramírez *et al.*, 1991). Sin embargo, en los cauces

más profundos esta planta sobrevivió, pero curiosamente descendió de 1 a 2 m (Fig. 1). Con anterioridad, aunque vivía arraigada al fango, ella ocupaba toda la columna de agua llegando hasta la superficie para formar un dosel continuo, que dificultaba la natación y la navegación (San Martín *et al.*, 1993). Las plantas sobrevivientes en profundidad presentaban antocianos, especialmente en las hojas de los brotes apicales (Ramírez *et al.*, 2006).



**Figura 1.** Esquema de la posición de *Egeria densa* en bañados someros y cauces profundos del río Cruces (Valdivia, Chile) antes del año 2004 (arriba) y después del 2004 (abajo).

**Figure 1.** Scheme showing the position of *Egeria densa* in relation to the shallow swamps and deep riverbeds in the Cruces river (Valdivia, Chile) before 2004 (above) and after 2004 (below).

La desaparición de *Egeria densa* de los bañados del río Cruces provocó la migración de los cisnes de cuello negro, *Cygnus melancoryphus* (Molina), que se alimentaban de ella, reduciendo drásticamente sus poblaciones (Schlatter, 2005). El escaso alimento disponible debía ser extraído ahora por las aves desde la profundidad de los cauces, lo que causaba la remoción de la planta completa. Aquellas que flotaban libremente y las que se secaban al enredarse en la vegetación ribereña ya no podían ser utilizadas como alimento. De esta manera y por la acción de los cisnes, también se produjo una reducción de las poblaciones de plantas que sobrevivían sumergidas. Como consecuencia de ello, algunas de las aves que se quedaron murieron por inanición.

Sin embargo, el mismo fenómeno descrito se observó unos meses más tarde en otros ambientes acuá-

uticos de Chile central, como Laguna Grande de San Pedro de la Paz (Llacolén, Concepción) y Laguna Avendaño (Quillón, Chillán). Además, la sobrevivencia en el río Cruces de plantas acuáticas nativas sumergidas como *Potamogeton lucens* (huiriverde) y *P. berteroi* (huiriverde), que colonizaban aguas más profundas, pero con el mismo hábito de *Egeria densa*, era un enigma, ya que se supone que una maleza es más resistente a cambios de los factores ambientales que especies nativas, que también deberían haber desaparecido.

Aunque se propusieron varias hipótesis, ninguna logró explicar en forma satisfactoria la desaparición, profundización y deterioro de la planta, y la presencia de antocianos en sus tejidos. Una de las explicaciones más difundida fue la de una probable contaminación química de origen industrial (Jara-

millo, 2005; Mulsow & Grandjean, 2006; Lopetegui *et al.* 2007), la que sin embargo, tampoco daba explicación a los fenómenos expuestos anteriormente, dejando muchas interrogantes en el camino (Palma *et al.*, 2008). Esta hipótesis no explicaba, por ejemplo, la desaparición y profundización de *Egeria densa* en los otros cuerpos acuáticos chilenos.

Ramírez *et al.* (2006) plantearon la hipótesis que destacaba a la radiación UV (u otra) como responsable de la muerte del luchecillo. Esta hipótesis fue rebatida aduciendo que desde 1998 no había un incremento de dicha radiación, a pesar del aumento de tamaño del agujero de la capa de ozono (Lovengreen *et al.*, 2008) y que el gobierno de Chile dictó en el año 2006 la llamada "Ley del Ozono" que obliga a entregar equipos protectores a los trabajadores al aire libre. También fue rebatida con experimentos *in situ* realizados en condiciones actuales totalmente diferentes a las que existían antes de 2004, cuando el humedal presentaba un régimen de "aguas claras" y no de "aguas turbias" como ahora (Scheffer *et al.*, 1993).

El presente estudio da cuenta de los resultados de experimentos con filtros solares realizados *ex situ* en las cercanías del humedal para confirmar o rechazar la hipótesis de la radiación UV.

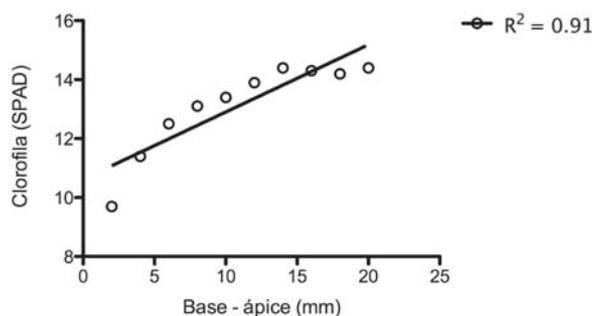
## MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio experimental se realizó en 4 invernaderos instalados junto al Santuario "Carlos Anwandter" en las riberas del río Cayumapu (Valdivia, Chile) (39°43'S, 73°08'W). Cada invernadero contenía un gran recipiente de plástico transparente, dentro del cual se instalaron tres recipientes más pequeños, de 320 L de capacidad cada uno. En el recipiente más grande se mantuvo un flujo constante de agua para disipar la energía solar y conseguir homogeneidad térmica en los recipientes de cultivo expuestos a la radiación. El primer invernadero fue cubierto por una malla Raschel negra doble de alta densidad y el segundo con un filtro mylar que detenía las radiaciones UV-B (280-320 nm). Como control de este filtro se cubrió otro tercer invernadero con un filtro de

acetato, que no filtra radiación solar pero que hace evidente un efecto invernadero. Un cuarto invernadero fue mantenido sin filtro ni cubierta.

Los recipientes pequeños fueron llenados con agua de noria hasta un nivel de 80 cm y se mantuvieron aireados con pequeñas bombas y acuario, por un mínimo de 2 días antes de proceder a la experimentación. En cada recipiente se colocaron bastidores formados por una barra horizontal superior, de la cual colgaban 4 barras rígidas. En estas últimas y cada 10 cm se fijaron trozos del vástago (con yema apical) de 10 cm de largo de *Egeria densa*, que fueron colectados en una profundidad de 1 m en el río Calle-Calle en la ciudad de Valdivia. Para aclimatarlas se mantuvieron todos los bastidores durante 24 h en el invernadero bajo la malla Raschel, iniciándose el experimento a las 8 h del día siguiente, con la distribución de los bastidores en todos los invernaderos.

El estado de las hojas se estimó mediante su contenido en clorofila, el que se midió cada 1 ó 2 h con un medidor de clorofila (SPAD-502 de Spectrum Technologies Inc.) entre las 08:00 y las 16:00 h y cuyos valores se expresan en unidades SPAD (Caires *et al.*, 2005). En las tablas y gráficos cada valor representa el promedio de 45 mediciones, realizadas en los trozos de planta de cada profundidad. Además, se controló la temperatura, la conductividad eléctrica y el pH del agua y la intensidad lumínica con un Luxímetro EXTECH 407026 (Extech Instrument Corporation). Con el propósito de homogeneizar los valores SPAD, las mediciones de clorofila se realizaron siempre ½ cm antes del ápice foliar, debido a que como se comprobó experimentalmente, es la zona con mayor contenido de clorofila (Fig. 2). El experimento preliminar se mantuvo durante 1 día (08/febrero/06), mientras que el principal duró 2 días (9 y 10/marzo/06). En las mediciones sólo se consideraron las profundidades de 10, 30 y 60 cm dada la dificultad de medición, ya que las hojas se deterioraban muy pronto. Sólo los resultados del segundo experimento fueron analizados estadísticamente con el programa STATSGRAPHICS 5.1. Las diferencias se consideraron significativas al nivel  $p < 0,05$ .



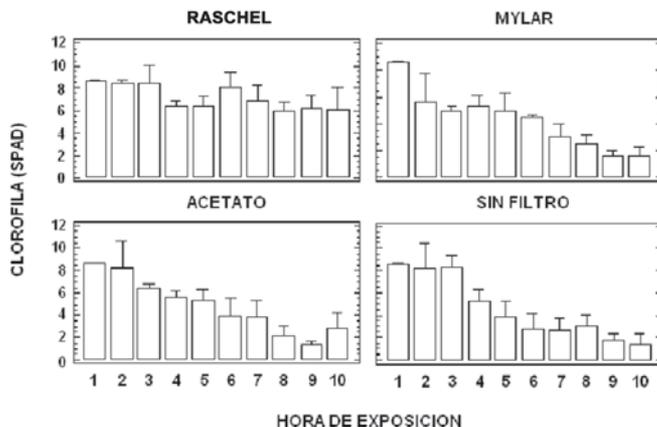
**Figura 2.** Contenido de clorofila desde la base al ápice de la hoja en plantas de *Egeria densa* normales.

**Figure 2.** Chlorophyll content from base to apex of the leaves of normal plants of *Egeria densa*.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El experimento preliminar demostró que todas las muestras de *Egeria densa* perdían clorofila al

transcurrir las horas de exposición al sol, pero esta pérdida fue significativamente menor en aquellas plantas colocadas bajo malla Raschel (Fig. 3).

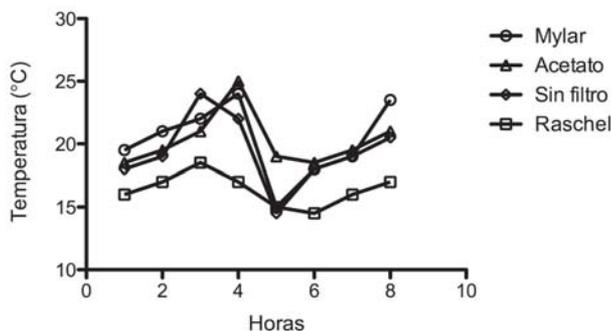


**Figura 3.** Variación del contenido de clorofila foliar de *Egeria densa* durante el transcurso del experimento preliminar, que duró 1 día colocado bajo diferentes filtros.

**Figure 3.** Variation of the leaf chlorophyll content of *Egeria densa* during the preliminary experiment, which lasted one day placed under different filters.

El análisis de varianza demostró que no hubo diferencias significativas entre las mediciones de clorofila realizadas cada hora durante un día de experimentación en las plantas sombreadas con malla Raschel. Al final del experimento, que duró sólo un día, las plantas de *Egeria densa*, que no fueron protegidas por la malla Raschel, habían perdido toda la clorofila, presentando un aspecto clorótico y comenzaban a desintegrarse. Junto con la pérdida de clorofila se observó también una pérdida de biomasa,

que no fue posible cuantificar, ya que la planta se desintegró en el agua que se volvió turbia. Detrimentos de biomasa similares fueron observados por Barko & Smart (1981) al aumentar la temperatura de cultivos de la misma especie. La temperatura de los diferentes ensayos osciló entre 15°C en el agua bajo la malla sombreadora y 25°C bajo filtro de acetato, sin superar el máximo señalado por la literatura para detener la fotosíntesis de *Egeria densa*, que sería a 28°C (Barko & Smart, 1981) (Fig. 4).

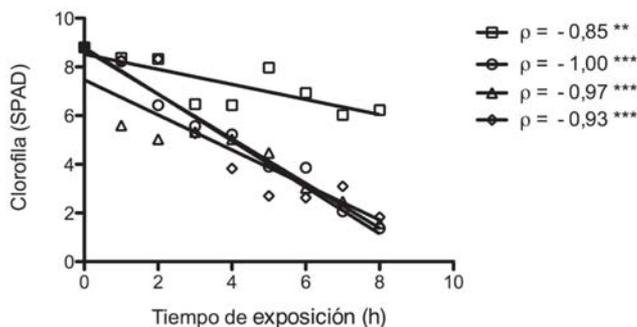


**Figura 4.** Variación de la temperatura de agua de los cultivos de *Egeria densa* durante el experimento preliminar. Filtros: Raschel (□), mylar (○), acetato (Δ) y sin filtro (◇).

**Figure 4.** Variation of water temperature in *Egeria densa* cultures during the preliminary experiment. Filter: Raschel (□), mylar (○), acetate (Δ) and no filter system (◇).

La correlación entre el tiempo de exposición a las distintas longitudes de onda de la radiación natural del sol y la pérdida de clorofila SPAD fue directa, presentándose altos valores de  $r$  (Fig. 5). Sin embargo, el valor de  $r$  fue menor bajo malla

Raschel, lo que podría indicar en este caso que la causa de la pérdida de clorofila, más que un daño por exceso de radiación, se debería a una falta de iluminación, provocada por el sombreado de la malla de alta densidad utilizada en los experimentos.



**Figura 5.** Correlación de Spearman entre la reducción de la clorofila foliar de *Egeria densa* y el tiempo de exposición a la radiación natural en el experimento preliminar. Filtros: Raschel (□), mylar (○), acetato (Δ) y sin filtro (◇).

**Figure 5.** Spearman correlation showing the decrease in foliar chlorophyll content in relation to time of exposure during the preliminary experiment. Filtres: (□) Raschel mesh, (○) mylar, (Δ) acetate and (◇) no filteres system.

Resultados similares se obtuvieron en el segundo experimento. Nuevamente hubo una disminución del contenido de clorofila en todas las situaciones, el que también fue menor en las plantas sombreadas con malla Raschel. En este caso el experimento se desarrolló durante 2 días, porque las plantas se mantuvieron en buenas condiciones un mayor tiempo. Este experimento fue realizado en el mes de marzo del año 2006, época en que la intensidad de la radiación solar estaba descendien-

do, situación propia de la época otoñal. Esta mayor resistencia de *Egeria densa* debido a la disminución de la intensidad de radiación, coincidió con la reparación de poblaciones de la planta en diversos lugares someros del río Valdivia (en la ciudad homónima), desde donde había desaparecido. Sólo se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre el sombreado y todos los otros tratamientos. Entre los tratamientos sin sombreado no hubo diferencias significativas (Tablas 1 y 2).

**Tabla 1.** Formación de grupos homogéneos entre los diferentes sombreados.

**Table 1.** Homogeneous groupings between the different shading.

Tratamiento	Diferencia promedio	Grupos homogéneos
Sin filtro	4,433	X
Filtro acetato	4,435	X
Filtro mylar	4,507	X
Filtro Raschel	7,835	X

Este segundo experimento se mantuvo durante dos días dada la menor intensidad de radiación natural existente. Sin embargo, durante la noche no se realizaron mediciones, las que sólo se reanudaron en la mañana del 2º día. En la Fig. 6 se observa

una leve recuperación de la cantidad de clorofila foliar durante la noche. Esto coincide con el hecho de que los daños causados al aparato fotosintético por una mayor intensidad de radiación pueden ser reparados por la maquinaria celular durante las horas de oscuridad (Strid *et al.*, 1994).

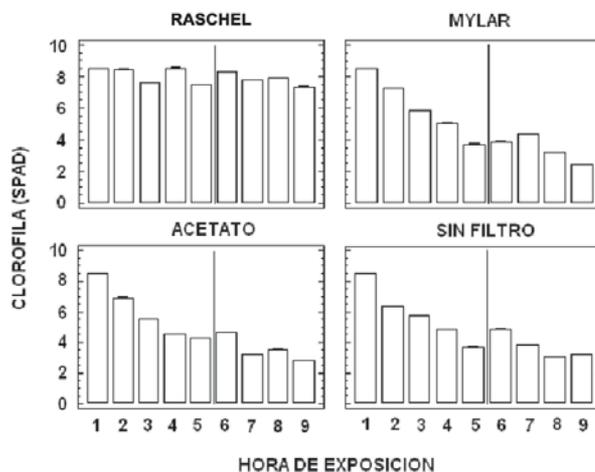
**Tabla 2.** Niveles de significancia para las variables tiempo, profundidad y sombreado mediante ANOVA a tres vías.

**Table 2.** Significance levels for the variables time, depth and shading with three ways ANOVA.

Variable	Suma de cuadrados	Df	Media cuadrada	F	P
Tiempo (hora)	1397,23	7	199,60	46,87	0
Profundidad	93,77	2	46,88	11,01	0
Sombreado	3080,08	3	1026,69	241,07	0

Los resultados no permiten establecer una relación directa entre la profundidad y el contenido de clorofila de las plantas en los experimentos. La reducción de clorofila fue alta en la superficie y en profundidad pero tuvo valores más bajos en la profundidad intermedia. Seguramente, la reducción superficial se debió al exceso de radiación solar y la reducción en profundidad, puede coincidir con una

falta de luz. Esto justifica el comportamiento encontrado en los dos ensayos, pero deberá hacerse más estudios para dilucidar la respuesta. Los análisis estadísticos sólo mostraron diferencias significativas entre la menor profundidad y la intermedia y entre esta última y la mayor profundidad. Entre los resultados de ambos extremos de profundidad no hubo diferencias significativas (Tabla 3).



**Figura 6.** Disminución del contenido de clorofila foliar de *Egeria densa* durante el transcurso del segundo experimento (principal), que duró 2 días con diferentes filtros. Las líneas verticales separan los dos días de duración del experimento.  
**Figure 6.** Decrease in leaf chlorophyll content of *Egeria densa* during the two days principal experiment with different filters. The vertical lines separate the two days of the experiment.

La temperatura promedio del agua de los cultivos en la segunda experiencia bordeó los 20°C en los tratamientos sin filtro y con filtros mylar y acetato (Tabla 4). En el experimento con malla Raschel de doble densidad, la temperatura promedio del agua fue casi 4°C menor, con un promedio de 16,35°C. Esta última temperatura está bajo el óptimo que necesita *Egeria densa* para su

crecimiento normal (Barko & Smart, 1981). Sin embargo, en este tratamiento la planta se mantuvo en mejores condiciones durante el experimento. En el primer día la temperatura aumentó hasta la tercera medición, mientras que en el segundo, subió hasta la última medición, coincidente con la presencia de un día más caluroso que el anterior.

**Tabla 3.** Formación de grupos homogéneos entre las profundidades.  
**Table 3.** Homogeneous groups between different depth.

Profundidad	Diferencia promedio	Grupos homogéneos
Media (30 cm)	4,97	X
Mayor (60 cm)	5,33	X
Menor (10 cm)	5,59	X

El pH promedio no presentó diferencias entre todos los tratamientos, siendo mayor en los cultivos bajo malla Raschel (Tabla 4). El pH fue bajo en todos los tratamientos durante el primer día, pero en la primera medición en la mañana del segundo día se presentaron valores muy altos, que señalan un cambio brusco durante la noche, que podrían atribuirse al proceso de degradación de la necro-

masa de *Egeria densa*. Sin embargo, este valor se recuperó rápidamente en la medición del segundo día. La conductividad fue alta en todos los tratamientos con la única excepción de los cultivos bajo malla Raschel, que presentaron un valor muy bajo (Tabla 4). Se supone que una menor degradación de *Egeria densa* fue la responsable de este fenómeno.

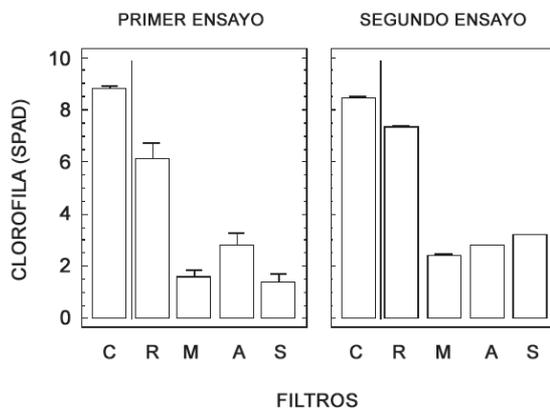
**Tabla 4.** Promedios de temperatura, pH, conductividad y luminosidad del agua de los cultivos.  
**Table 4.** Temperature average, pH, conductivity and luminosity means in water cultures.

Tratamiento	Temperatura (°C)	pH	Conductividad (μSiemens)	Luminosidad (Lux)
Sin filtro	19,33	6,18	470,00	>37 000
Filtro mylar	20,66	6,13	497,63	>28 000
Filtro acetato	20,40	6,25	492,25	>31 432
Filtro Raschel	16,35	6,30	448,00	5 717

La intensidad lumínica promedio fue mayor en los cultivos expuestos, con valores menores para los cultivos bajo acetato y filtro mylar (Tabla 1). Los promedios de luminosidad de todos estos cultivos están subestimados debido a que a pleno sol el instrumento sólo era capaz de medir hasta 50.000 lux. Sin embargo, la luminosidad en los cultivos bajo malla Raschel doble fue muy baja (5.717 lux), demostrando la efectividad de este filtro para impedir el paso de la radiación solar. En todo caso, esta intensidad lumínica no alcanzó a valores óptimos para *Egeria densa*, que también sufrió daño en su aparato fotosintético.

De los ensayos realizados se desprende que *Egeria densa* en la zona de Valdivia no tolera la

actual intensidad de la radiación solar estival (con todas las longitudes de onda del espectro electromagnético), ya que su aparato fotosintético fue destruido en un tiempo relativamente corto en casi todos los tratamientos (Fig. 7). Esto explicaría su desaparición de la superficie de los cuerpos acuáticos que colonizaba en Chile central y donde se han denunciado públicamente por la prensa altos valores de índice de radiación UV-B. Actualmente, en las aguas oligotróficas del Lago Riñihue (Valdivia), ubicado al pie de los Andes en la provincia de Valdivia y con alta radiación solar, *Egeria densa* coloniza la ribera norte, ubicando su dosel entre 4 y 6 m de profundidad.



**Figura 7.** Comparación entre la concentración inicial y final de clorofila foliar de *Egeria densa* al final de ambos experimentos (primer y segundo ensayo) con los distintos sombreados: C = Control (inicio del experimento), Filtros: R = Raschel, M = mylar, A = acetato y S = sin filtro. La línea vertical separa el control de los experimentos.

**Figure 7.** Comparison between initial and final leaf chlorophyll content in *Egeria densa* during the first (left) and second experiment (right) with different filters: C = Initial condition, R = Raschel mesh, M = mylar, A = acetate and S = no filters system. The vertical lines separate the control from the experiments.

Los drásticos cambios de clorofila medidos y la clorosis y degradación de las hojas de *Egeria densa* en tan corto tiempo (24 y 48 h) señalan una situación muy complicada y de alta peligrosidad para la sobrevivencia de la especie en las condiciones actuales de radiación. Posiblemente en las poblaciones naturales hay un efecto protector de la densidad de los individuos, como pudo ser observado en forma adicional al experimento. No obstante lo

anterior, en lugares someros del Santuario de la Naturaleza, aun cuando la especie crecía en grandes poblaciones, la mayor intensidad de radiación estival, el consiguiente aumento de la temperatura y la sequía debido a la bajamar, bastaron para provocar la desaparición parcial de la planta de los bañados (Marín *et al.*, 2009).

Los resultados expuestos permiten suponer que la desaparición de *Egeria densa* de los bañados so-

meros del río Cruces se debería a un aumento de la intensidad de la radiación solar en todas sus longitudes de onda, lo que provocó la destrucción de su aparato fotosintético, la muerte y la posterior degradación de los tejidos foliares. En lugares más profundos donde sobrevivió, el dosel que la planta formaba en superficie desapareció totalmente. Según Barko & Smart (1981) el dosel superficial de *Egeria densa* se desarrolla en bajas intensidades lumínicas. Además, no sólo la radiación UV está afectando a la planta sino todo el espectro, lo que coincide con un aumento inusual de la temperatura en los últimos años en la región de Valdivia. Últimamente, se ha demostrado que no sólo la radiación UV-B actúa negativamente sobre las plantas, sino también la radiación UV-A (315 a 400 nm). Aunque la actividad electromagnética del sol tiene una relación inversa con la intensidad de la radiación UV-B (Rozema *et al.*, 2002) hay que considerar que las plantas reaccionan ante complejas interacciones entre la radiación UV (A y B) y la radiación visible (Riederer, 2004).

Los resultados observados podrían tener su origen en una actividad electromagnética inusual del sol y también, en el debilitamiento de la capa de ozono en altas latitudes del hemisferio Sur, que ocasionalmente alcanza la latitud de Valdivia (Mckenzie *et al.*, 1999; Lovengreen *et al.*, 2000; Houvinen *et al.*, 2004). Los resultados sugieren un efecto deletéreo de las radiaciones UV y visible sobre *Egeria densa* cuyo origen podría estar en el cambio climático global (Marín *et al.*, 2009), lo que plantea muchas preguntas o interrogantes que deberán investigarse y no descartan la sinergia con algún tipo de radiación artificial. Sin embargo, de acuerdo con Jaramillo (2005) y Lovengreen *et al.* (2000, 2008) los valores de radiación UV medidos en Valdivia son altos, pero no han aumentado desde 1998. A pesar de que los valores presentados corresponden al resultado de mediciones realizadas cada 15 min, la intensidad de la radiación UV-B puede cambiar en lapsos menores a 1 min (Lovengreen *et al.*, 2004), alcanzando valores altos que no se aprecian en las curvas promedios. Si estas pulsaciones altas se repiten a intervalos muy cortos, la planta no tiene el tiempo necesario para reparar su maquinaria celular (Tevine *et al.*, 1991). Además, se ha descrito un mecanismo que aumenta la intensidad de la radiación UV-B con la nubosidad cumuliforme, frecuente en Valdivia (Lovengreen *et al.*, 2005). Por último, hay que considerar que el efecto de la radiación UV es acumulativo, incluso por períodos mayores a 3 años (Teramura & Sullivan, 1994).

En las plantas terrestres la epidermis foliar es la responsable de producir sustancias protectoras (compuestos fenólicos tipo flavonoides) (Frohnmeyer & Staiger, 2003) que se acumulan en el vacuolo de sus células y que actúan como efi-

cientos filtros UV-B reduciendo su transmitancia (Tevini *et al.*, 1991; Bilger *et al.*, 1997). La ausencia de una epidermis en las hojas de *Egeria densa* deja los tejidos fotosintéticos más expuestos a la radiación y también sin el efecto sombreador de moléculas que actúan como filtros protectores (Rodríguez *et al.*, 1987). Esto explicaría la desaparición del dosel y su profundización en los hábitats naturales, como un mecanismo de evasión (Pinto & Lizana, 2004). Ya desde hace más de 50 años se sabe que una mayor intensidad de radiación UV-B estimula la biosíntesis de antocianos (Arthur, 1936), lo que se observó en los brotes apicales cercanos a la superficie de *Egeria densa* sumergida.

Según Haeder (1999) los organismos que viven en las capas superiores del medio acuático son más afectados por una mayor intensidad de la radiación, cuyo componente UV-B puede causar daños al ADN y al aparato fotosintético, llegando a destruir la clorofila. Un aumento en la materia orgánica disuelta en el agua atenúa la intensidad de la radiación UV-B (Tanner *et al.*, 1993). Además, una alta irradiancia de luz visible contribuye a aumentar el efecto de la radiación UV-B (Lubin & Holm-Hansen, 1995).

Se ha comprobado que ante un exceso de radiación los organismos fotosintéticos responden inhibiendo la fotosíntesis para limitar el transporte de electrones y disipar el exceso de energía. Si la energía no utilizada en la fotosíntesis tampoco se disipa (Kato *et al.*, 2003), disminuye la fotosíntesis por degradación de la proteína D1 del fotosistema II (Frohnmeyer & Staiger, 2003) y se produce una destrucción de la clorofila con la consiguiente clorosis de las hojas, fenómeno observado en los experimentos realizados con *Egeria densa*. Un exceso de radiación puede reducir la actividad de la enzima Ribulosa difosfato carboxilasa (Rubisco) (Casati *et al.*, 2002), lo cual concuerda con el hecho de que en verano, al aumentar la radiación y la temperatura, *Egeria densa* adopta un metabolismo del tipo C4, cambiando la fisiología del sistema fotosintético, pero sin modificar su anatomía (Lara *et al.*, 2002; Yarrow *et al.*, 2009).

La desaparición de *Egeria densa* desde los baños y la profundización en los cauces del Santuario de la Naturaleza "Carlos Anwandter" del río Cruces (Valdivia, Chile) de *Egeria densa* podría deberse a un aumento inusual de la intensidad de la radiación electromagnética natural del sol (aunque no es posible descartar sinergia con alguna radiación artificial), contribuyendo a este desenlace las bajas mareas, que dejan en seco las poblaciones de la planta que carece de una epidermis protectora y filtradora de luz en sus hojas. Actualmente (diciembre 2009), el fenómeno se mantiene sin variación dentro del Santuario y sin recuperación de las poblaciones, pero en los cauces y tributarios fuera de él, *Egeria densa* tiende a recuperarse durante oto-

ño e invierno, cuando comienza a descender la intensidad de la radiación por la lejanía del sol en el hemisferio Sur.

## BIBLIOGRAFÍA

- Arthur, J.M. 1936. Radiation and anthocyanin pigments. In: Effects of radiation. B.M. Duggan (ed.): 1109-1118. McGraw-Hill, New York, USA.
- Barko, J.W. & R.M. Smart. 1981. Comparative influences of light and temperature on the growth and metabolism of selected submersed freshwater macrophytes. *Ecol. Monogr.* 51: 219-236.
- Bilger, W., M. Velt, L. Schreiber & U. Schreiber. 1997. Measurement of leaf epidermal transmittance of UV radiation by chlorophyll fluorescence. *Physiol. Plant.* 101: 754-763.
- Caires, O.S., J. Guedes, F. Díaz, T. Pereira & P. de Pinto. 2005. Uso do SPAD-502 na avaliação dos teores foliares de clorofila, nitrogênio, enxofre, ferro e manganês do algodeiro herbáceo. *Pesq. Agropec. Bras.* 40: 517-521.
- Casati, P., M.V. Lara & C.S. Andreo. 2002. Regulation of enzymes involved in C4 photosynthesis and the antioxidant metabolism by UV-B radiation in *Egeria densa*, a submersed aquatic species. *Photosynthesis Res.* 71: 251-264.
- Cook, C.D.K. & K. Urmi-König. 1984. A revision of the genus *Egeria* (Hydrocharitaceae). *Aquatic Bot.* 19: 73-96.
- Frohnmeier, H. & D. Staiger. 2003. Ultraviolet-B radiation-mediated responses in plants, balancing damage and protection. *Plant Physiol.* 133: 1420-1428.
- Haeder, D.P. 1999. Effects of solar UV-B radiation on aquatic ecosystems. *Verhandlungen der Gesellschaft fuer Oekologie* 29: 463-471.
- Houvinen, P., Ch. Lovengreen & I. Gómez. 2004. Estudio de cinco años de radiación UV en el sur de Chile (40°S): Potencial impacto en sistemas marinos costeros. *Charlas de Física, Universidad de Tarapacá (Chile)* 18: 42-48.
- Jaramillo, E. 2005. Origen de la mortalidad y disminución poblacional de aves acuáticas en el Santuario de la Naturaleza "Carlos Anwandter" en la provincia de Valdivia. E. Jaramillo (ed.) CONAMA, Valdivia, Chile. 539 pp.
- Kato, M.C., K. Hikosaka, N. Hirotsu, A. Makino & T. Hirose. 2003. The excess light energy that is neither utilized in photosynthesis nor dissipated by photoprotective mechanisms determines the rate of photoinactivation in Photosystem II. *Plant Cell Physiol.* 44: 318-325.
- Lara, M.V., P. Casati & C.S. Andreo. 2002. CO<sub>2</sub>-concentrating mechanisms in *Egeria densa*, a submersed aquatic plant. *Physiol. Plant.* 115: 487-495.
- Lopetegui, E., R. Vollmann, H. Cifuentes, C. Valenzuela, N. Suárez, J. Huele, G. Jaramillo, B. Leischner & R. Riveros. 2007. Emigration and mortality of black-necked swans (*Cygnus melancoryphus*) and disappearance of the macrophyte *Egeria densa* in a Ramsar wetland site of southern Chile. *Ambio* 36: 607-609.
- Lovengreen, Ch., H. Fuenzalida & L. Villanueva. 2000. Ultraviolet solar radiation at Valdivia, Chile (39,8°S). *Atmospheric Environm.* 34: 4051-4061.
- Lovengreen, Ch., H. Fuenzalida, L. Videla & M. Valdebenito. 2004. Dependencia espectral de la atenuación y alzas de radiación UV y visible por la nubosidad estival en Valdivia. *Charlas de Física, Universidad de Tarapacá, Chile* 18: 49-55.
- Lovengreen, Ch., H.A. Fuenzalida & L. Videla. 2005. On the spectral dependency of UV radiation enhancements due to clouds in Valdivia, Chile (39,8°S). *J. Geophys. Res.* 110: D14207 1-7.
- Lovengreen, Ch., J. Morrow, E. Jaramillo, N. Lagos, H. Contreras & C. Duarte. 2008. Incident ultraviolet radiation and disappearance of the aquatic macrophyte *Egeria densa* in a Ramsar wetlands site. *Clean* 36 (10-11): 858-862.
- Lubin, D. & O. Holm-Hansen. 1995. Atmospheric ozone and the biological impact of solar ultraviolet radiation. *Encicl. Environm. Biol.* 1: 147-168.
- Marín, V., A. Tironi, L.E. Delgado, M. Contreras, F. Novoa, M. Torres-Gómez, R. Garreaud, I. Vila & I. Serey. 2009. On the suden disappearance of *Egeria densa* from a Ramsar wetland site of southern Chile: a climatic event trigger model. *Ecol. Mod.* 220: 1752-1763.
- Mckenzie, R., B. Connor & G. Bodeker. 1999. Increased UV radiation in New Zealand in response to ozone loss. *Science* 285: 1709-1711.
- Mulsow, S. & M. Grandjean. 2006. Incompatibility of sulphate compounds and soluble bicarbonate salts in the Río Cruces waters: an answer to the disappearance of *Egeria densa* and black-necked swans in a Ramsar sanctuary. *Ethics Sci. Environm. Politics* 2006: 5-11.
- Palma, A., M. Silva, C. Muñoz, C. Cartes & F. Jaksic. 2008. Effect of prolonged exposition of pulp mill effluents on the invasive aquatic plant *Egeria densa* and others primary producers. A mesocosm approach. *Environm. Toxicol. Chem.* 27: 387-396.
- Pinto, M. & C. Lizana. 2004. Respuestas y mecanismos de protección en las plantas a la radiación ultravioleta-B: Con comentarios sobre su evolución. p. 43-58. En: *Fisiología ecológica en plantas - Mecanismos y respuestas a estrés en los ecosistemas*. H. Marino (ed.) Universidad

- Católica de Valparaíso, Valparaíso.
- Ramírez, C., C. San Martín, R. Medina & D. Contreras. 1991. Estudio de la flora hidrófila del Santuario de la Naturaleza "Río Cruces" (Valdivia, Chile). *Gayana Bot.* 48: 67-80.
- Ramírez, C., E. Carrasco, S. Mariano & N. Palacios. 2006. La desaparición del luchecillo (*Egeria densa*) del Santuario del río Cruces (Valdivia, Chile): Una hipótesis plausible. *Ciencia & Trabajo* 20: 79-86.
- Riederer, M. 2004. Erhöhte UV-Strahlung: Folgen und Massnahmen, Schlussfolgerungen und Forschungsbedarf. p. 177-180 In: Bayerische Akademie Forschung (eds.). Friedrich Pfeil Verlag, München.
- Rozema, J., B. Van Geel, L. Olof, J. Lean & S. Madronich. 2002. Toward solving the UV Puzzle. *Science* 296: 1621-1622.
- Rodríguez, R., V. Dellarosa & M. Muñoz. 1987. *Egeria densa* Planchon (Hydrocharitaceae) en la Laguna Grande de San Pedro, Concepción, Chile: Anatomía de los órganos vegetativos y aspectos ecológicos. *Bol. Soc. Biol. Conc.* 58: 141-149.
- San Martín, C., R. Medina, P. Ojeda & C. Ramírez. 1993. La biodiversidad vegetal del Santuario de la Naturaleza "Río Cruces" (Valdivia, Chile). *Acta Bot. Malac.* 18: 259-279.
- Scheffer, M., S.H. Hosper, M.L. Meijer, B. Moss & E. Jeppesen. 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Tree* 8 (8): 275-279.
- Schlatter, R. 2005. Distribución del cisne de cuello negro en Chile y su dependencia de hábitats acuáticos de la Cordillera de la Costa. p. 498-504. En: Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile. C. Smith-Ramírez, J. Armesto & C. Valdovinos (eds.). Editorial Universitaria, Santiago.
- Strid, A., W.H. Chow & J.M. Anderson. 1994. UV-B damage and protection at the molecular level in plants. *Photosynthesis Res.* 39: 475-489.
- Tanner, C., J. Clayton & R. Wells. 1993. Effects of suspended solids on the establishment and growth of *Egeria densa*. *Aquatic Bot.* 45: 299-310.
- Teramura, A.H. & J.H. Sullivan. 1994. Effects of UV-B radiation on photosynthesis and growth of terrestrial plants. *Photosynthesis Res.* 39: 463-473.
- Tevini, M., J. Braun & G. Fieser. 1991. The prospective function of the epidermal layer of rye seedlings against ultraviolet B radiation. *Photochem. Photobiol.* 53: 329-333.
- Yarrow, M., V. Marín, M. Finlayson, A. Tironi, L. Delgado & F. Fischer. 2009. The ecology of *Egeria densa* (Liliopsida: Alismatales): A wetland ecosystem engineer? *Rev. Chil. Hist. Nat.* 82: 299-313.

**Recibido:** 04.12.2009

**Aceptado:** 16.03.2010