
ANÁLISIS DEL ESTADO TRÓFICO DE LAS LAGUNAS PAMPEANAS (ARGENTINA)

ROLANDO QUIRÓS, JUAN JOSÉ ROSSO, ARMANDO RENNELLA,
ALEJANDRO SOSNOVSKY y MARÍA BOVERI

Las grandes planicies que cubren las regiones central y nordeste de Argentina son una de las vastas cuencas sedimentarias continentales. La región tiene suaves pendientes y una actividad neotectónica significativa. La sucesión de períodos climáticos secos y húmedos en el marco de su geomorfología lleva a un importante desarrollo de sistemas de humedales y de lagos muy poco profundos (lagunas; Iriondo, 1984, 1989). La región pampeana constituye una subregión en la cual los antiguos depósitos arenosos de origen fluvial fueron reelaborados por los vientos, bajo condiciones áridas, en el pasado geológico reciente, formando campos de dunas (Iriondo, 1999; Malagnino, 1988). Las dunas de arena y los depósitos de conchilla tienen su origen en las fuerzas eólicas que actuaron bajo paleoclimas áridos y en las oscilaciones del mar durante el cuaternario, respectivamente (Tricart, 1973). La planicie pampeana está constituida por áreas completamente planas que alternan con suaves lomadas cubiertas por pastizales, mientras que los relieves montañosos constituyen una por-

ción muy pequeña de la región pampeana (Soriano, 1992).

En la planicie pampeana pueden reconocerse varias unidades diferenciadas por su geología, geomorfología y drenaje, suelos y vegetación (ver Soriano, 1992). En gran parte de la planicie, el drenaje es endorreico o arreico, lo cual conduce a que, bajo las condiciones subhúmedas actuales, se produzcan inundaciones periódicas extensas y prolongadas, alternando con frecuentes períodos de sequía. Las áreas más deprimidas generalmente albergan lagunas permanentes o temporarias. Muchas de ellas tienen origen en procesos de deflación eólica ocurridos durante el cuaternario (Tricart, 1973), pero un número importante ha sido posiblemente remodelado por la acción fluvial. En otros pocos casos las lagunas se han formado por el embalsado natural del agua de escorrentía, debido a la presencia de médanos, montículos loésicos o cordones de conchillas. Un tipo especial de lagunas, situadas en los puntos más bajos de la planicie, lo constituye aquellas que han estado en comunicación con el mar en épocas geológicas

pasadas, y al producirse el ascenso del terreno quedaron aisladas, dulcificándose algo por el aporte paulatino de aguas pluviales. Algunas veces las lagunas, especialmente las temporarias, se han formado por acción combinada de agentes erosivos y disolución cársica (Vervoort, 1967). Muchas de las lagunas mayores son resultado de la construcción de presas sobre bajos inundables.

Las lagunas pampeanas son lagos de llanura, muy poco profundos, que no estratifican térmicamente excepto por períodos cortos de tiempo. Fueron caracterizadas por Quirós y Drago (1999) como lagos muy poco profundos, con tiempo de permanencia del agua y salinidad altamente variables, naturalmente eutróficos, y actualmente bajo estrés ambiental manifiesto que incrementa aún más sus contenidos de nutrientes (Quirós *et al.*, 2002). La gran mayoría de las lagunas presentan una hidroquímica altamente variable, mientras que las lagunas más salinas se sitúan en las cuencas más aisladas hidrológicamente (Quirós y Drago, 1999). Su concentración salina permite clasificarlas como lagos subsalinos y

PALABRAS CLAVE / Lagos Someros / Lagunas / Planicie Pampeana / Estado Trófico /

Recibido: 06/05/2002. Modificado: 06/08/2002. Aceptado: 02/09/2002

Rolando Quirós. Doctor en Ciencias Químicas, Universidad de Buenos Aires (UBA). Profesor Titular, UBA. Dirección: Área de Sistemas de Producción Acuática. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires. Av. San Martín 4453, (1417) Buenos Aires. e-mail: quiros@mail.agro.uba.ar

Juan José Rosso. Médico Veterinario, Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires. Estudiante de Doctorado, UBA. Docente Investigador, Facultad de Agronomía, UBA.

Armando Rennella. Licenciado en Biología, UBA. Estudiante de Doctorado, UBA. Docente Investigador, Facultad de Agronomía, UBA.

Alejandro Sosnovsky. Licenciado en Biología, UBA. de la Universidad de Buenos Aires. Estudiante de Doctorado, UBA. Docente Investigador, Facultad de Agronomía, UBA.

María Boveri. Ingeniera Agrónoma, UBA. Estudiante de Doctorado, UBA. UBA. Docente Investigador, Facultad de Agronomía, UBA.

TABLA I
CARACTERÍSTICAS LIMNOLÓGICAS Y PESQUERAS PARA 39 GRANDES LAGUNAS PAMPEANAS*

N	“claras” 11	“turbias” 15	“altamente turbias” 13
Superficie (km ²)	14,7 (1,4-62,9)	154,1 (2,1-1984)	26,2 (4,2-52,8)
Profundidad media (Zmedia, m)	1,8 (1,1-3,4)	2,6 (0,7-7,3)	1,3 (0,8-1,6)
Índice de uso de la tierra (nominal)	1,3 (1-4)	2,7 (1-4)	4
Lectura del disco de Secchi (m)	1,5 (0,6-4,6)	0,41 (0,15-1,1)	0,23 (0,11-0,35)
Zmedia / Zfótica	0,64 (0,17-0,97)	2,77 (1,38-5,43)	2,39 (1,37-5,80)
Fósforo total (TP, mg·m ⁻³)	230 (23-1288)	288 (25-1250)	895 (466-1275)
Nitrógeno total (TN, mg·m ⁻³)	6361 (2660-11592)	10617 (2900-28750)	7351 (3488-18399)
TN/TP (en peso)	63 (9-145)	51 (21-116)	10 (3-24)
Clorofila a (mg·m ⁻³)	19,2 (1,58-82,4)	103 (12,8-405)	113 (52-192)
Biomasa del zooplancton (µg dw·l ⁻¹)	819 (50-2449)	978 (20-3963)	1675 (62-3908)
Biomasa total de peces (CPUE, kg/noche)	158 (17-369)	175 (3-505)	768 (144-2019)
Biomasa de pejerrey (CPUEp, kg/noche)	56 (0-205)	96 (0-435)	396 (0-1512)
Biomasa de bagarito (CPUEb, kg/noche)	0	1,2 (0-16)	158 (1-1184)
Biomasa de tararira (CPUEt, kg/noche)	25 (0-69)	7,4 (0-76)	24 (0-228)
Tamaño del macrozooplankton (MASI, µg dw·ind ⁻¹)	2,84 (0,64-4,66)	2,35 (1,01-3,92)	3,68 (1,86-7,57)
Frecuencia de cianobacterias (%)	49,3 (23,9-90,4)	70,9 (2,6-99,1)	78,5 (76,4-82,5)

* Valores medios y límites de variación.

salinos (Ringuelet, 1962; Ringuelet *et al.*, 1967; Drago y Quirós, 1996) y en algunos casos como lagos de agua dulce (<0,5g.l⁻¹ de sólidos disueltos totales). Como lagos de llanura, su hidrología es altamente dependiente de las precipitaciones “in situ” (Fuschini, 1994), principalmente de aquellas que se producen hacia fines del otoño (Voorst, 1967). En las áreas menos salinas y con menor desarrollo antrópico, la vegetación arraigada generalmente cubre, en parches y con extensión variable, la superficie de las lagunas.

La estepa pampeana ha sufrido el pastoreo del ganado a lo largo de los últimos cuatro siglos, y, especialmente durante el siglo XX, ha sido objeto de la agricultura (Voorst 1967; Soriano, 1992). Como resultado, los patrones naturales del paisaje pampeano han sido transformados, aislando espacialmente sus componentes y fragmentándolo en parches (Ferraro *et al.*, 2000).

La región pampeana es el paisaje más productivo de Argentina. Paradójicamente, la ecología de las lagunas pampeanas ha sido relativamente poco estudiada. La escasa información disponible sólo ha permitido una mínima conceptualización de su estructura y funcionamiento (Quirós *et al.*, 2002). En el presente trabajo se analiza la relación directa entre la intensidad de uso de la tierra en la cuenca de drenaje, los contenidos de nutrientes y la biomasa de las comunidades bióticas. El cambio en la estructura de la comunidad de peces es resaltado. Por otra parte, se estudia la hipótesis de que las biomásas de las comuni-

dades bióticas, en la zona pelágica de los lagos someros, dependen principalmente del uso de la tierra en sus cuencas de drenaje.

Materiales y Métodos

La base de datos utilizada para los análisis comparativos esta compuesta de datos para 28 grandes lagunas muestreadas en el verano de 1985 (Quirós *et al.*, 1988) y de cinco lagunas de la alta cuenca del río Salado muestreadas mensualmente entre 1998 y 2001. Para éstas últimas, cada verano fue tomado como un sitio diferente. Toda la información limnológica y pesquera utilizada corresponde a enero y febrero, pico de la estación de crecimiento. El total de sitios-verano totaliza 39 lagunas con relativamente baja turbidez inorgánica (Quirós *et al.*, 2002). Las metodologías de muestreo y de análisis de las muestras fueron descriptas con anterioridad (Quirós *et al.*, 1988; Quirós, 1988; 1990^a; 1991). Con el objeto de diferenciar entre lagunas “cla-

ras” y lagunas verdes y “turbias” se consideró una variable que toma en cuenta la profundidad de la zona fótica para el promedio de cada laguna. Dicha variable fue definida como el cociente entre la profundidad media de la laguna (Zm) y la profundidad de la zona fótica (Zf) durante el muestreo (Reynolds y Walsby, 1975). Para los análisis comparativos “a priori” fueron consideradas como lagunas “claras” aquellas con Zm/Zf <1. Para algunos análisis, el subconjunto de 5 lagunas situadas en la alta cuenca del río Salado fue considerado como de lagunas “altamente turbias” (Tabla I) principalmente por estar altamente impactadas por descargas cloacales no tratadas y la agricultura. Para tomar en cuenta la intensidad de uso de la cuenca de drenaje, fue elaborado un índice de intensidad de uso de la tierra, que ordena las lagunas en orden creciente de impacto según una escala de cuatro grados: 1) ganadería extensiva (cría) o ganadería extensiva y agricultura en zona de sierras; 2) ganadería semi-intensiva (engorde a campo y engor-

TABLA II
ESPECIES DE PECES CONSIDERADAS COMO PISCÍVOROS
O PLANCTÍVOROS EN LAS LAGUNAS PAMPEANAS ANALIZADAS*

Piscívoros	Planctívoros
tararira (<i>Hoplias malabaricus</i>) (16) pequeños Characidae ^a (31)	pejerrey (<i>Odontesthes bonariensis</i>) (36) bagarito (<i>Parapimelodus valenciennesi</i>) (15) pequeños Characidae ^a (18)

* Entre paréntesis; Número de lagunas con esas especies, presentes durante el muestreo.

^a Pequeños planctívoros y piscívoros no considerados en los principales análisis.

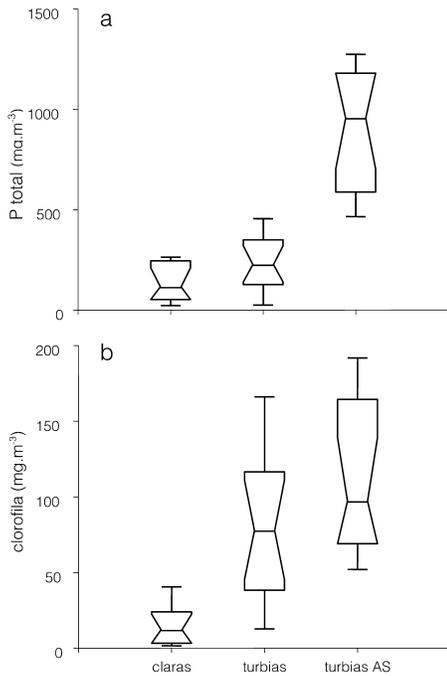


Figura 1. Diagramas de cajas para las concentraciones de a) fósforo total ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) y b) clorofila *a* equivalente ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$).

de en cabañas); 3) ganadería semi-intensiva, agricultura y lechería; y 4) agricultura intensiva, feed-lots y descargas urbanas. La composición de la comunidad pelágica de peces fue considerada a través de un indicador de frecuencia relativa de peces planctívoros visuales y filtradores (Planct) con respecto a la suma de planctívoros y piscívoros (Planct+Piscv). Como piscívoros sólo fue considerada, por su alto porte y abundancia, la tararira (Tabla II).

Un análisis de componentes principales (PCA) fue realizado con el objeto de ordenar las lagunas. Como variables fueron utilizadas las concentraciones de fósforo (TP, $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) y nitrógeno (TN, $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) totales; la relación entre las concentraciones totales de nutrientes (TN/TP); la concentración de clorofila equivalente (Chl, $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) como correlato de la biomasa del fitoplancton; la relación Z_m/Z_f como indicador de la capacidad de la laguna de ser colonizada por la macrófita arraigada; la relación entre la abundancia de peces planctívoros con respecto a la suma de planctívoros más piscívoros de alto porte (Planct/Planct+Piscv)), como indicador de la estructura de la comunidad de peces en la zona pelágica, y el tamaño medio del macrozooplancton (MASI; μg peso seco/individuo). En los análisis realizados todas las variables, con excepción de las relaciones, fueron transformadas logarítmicamente.

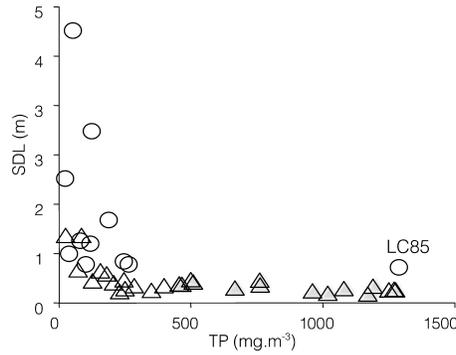


Figura 2. Relación entre la lectura del disco de Secchi (SDL) y la concentración de fósforo total (TP) para 39 lagunas pampeanas, "turbias" (Δ) y "claras" (O). LC85, laguna del Carpincho en Enero de 1985.

Resultados

Características y estado trófico de las lagunas pampeanas

El estado trófico de las grandes lagunas pampeanas varía entre eutrófico e hipertrófico. Las lagunas "claras", con mayor transparencia del agua, estuvieron generalmente dominadas por la macrófita acuática, especialmente la macrófita sumergida. Sus concentraciones de TP fueron relativamente menores (Tabla I, Figura 1a), pero siempre dentro del rango eutrófico-hipertrófico. Sin embargo, para este grupo de lagunas, la biomasa algal fue relativamente baja (Tabla I, Figura 1b). Por otra parte, las lagunas "turbias" estuvieron dominadas por el fitoplancton. Su biomasa algal fue apreciablemente mayor al de las lagunas "claras" (Tabla I, Figura 2b); sin embargo ese patrón no se vio claramente reflejado en la concentración de TP (Tabla I, Figura 1a). A diferencia de éstas últimas, las lagunas "altamente turbias" de la alta cuenca del río Salado presentaron las mayores concentraciones de TP y de clorofila (Tabla I, Figuras 1a y 1b). Estas lagunas se encontrarían así en un estado de alta hipertroficidad.

La relación entre la transparencia del agua y la concentración de TP se muestra en la Figura 2. A concentraciones de TP menores a $250\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ las lagunas se presentaron tanto en estados "turbios" como "claros". Por encima de $250\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$, las lagunas sólo se presentaron en estado "turbio", fitoplancton dominadas. Una excepción fue la laguna del Carpincho, ubicada en la alta cuenca del Salado, en el verano de 1985 (Figura 2). Esta laguna pasa, pese a su alta hipertroficidad, por frecuentes estados de "aguas claras". Sin embargo, el desarrollo

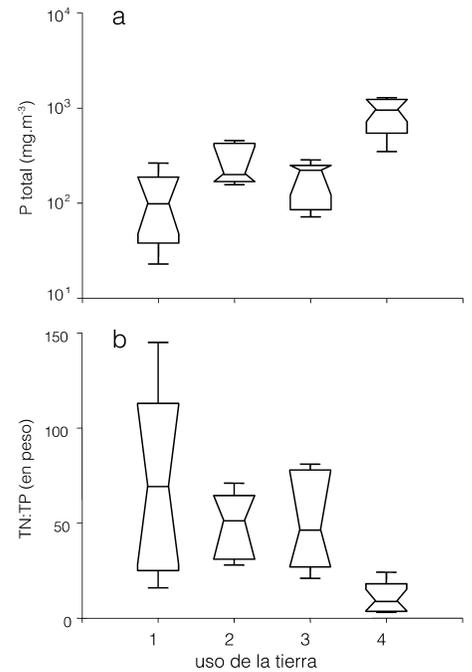


Figura 3. Diagramas de cajas para a) la concentración de fósforo total ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$), b) la relación entre las concentraciones de nitrógeno y fósforo totales (TN/TP). Uso de la tierra, es la intensidad de uso de la tierra en escala de 1 a 4 (ver texto).

de la macrófita sumergida estaría impedido por la habitual anoxia de la interface agua-sedimento.

La proporción de cianobacterias en el fitoplancton también estuvo relacionada las características del ecosistema lagunar. Si bien tal proporción es alta para la mayoría de las lagunas pampeanas, aumenta desde las lagunas "claras" hacia las lagunas "altamente turbias" (Tabla I).

El estado de una laguna es en parte explicado también por la intensidad de uso de la tierra en su cuenca de drenaje (Quirós *et al.*, 2002). La intensidad de uso de la tierra se ve reflejada en las características del ecosistema lagunar. Las lagunas ubicadas en drenajes con alta intensidad de uso de la tierra también mostraron las mayores concentraciones de TP (Figura 3a). Por otra parte, el aumento de la intensidad de uso de la tierra está relacionado con una disminución de la relación TN/TP (Figura 3b). La inmensa mayoría de las lagunas "claras" estudiadas presentó una relativamente baja intensidad de uso de la tierra en sus cuencas de drenaje. Por otra parte, todas las lagunas con alta utilización humana de sus drenajes se ubican entre las "altamente turbias", que presentan las mayores concentraciones de nutrientes y alta abundancia de peces planctívoros (Tabla I). Entre estos últimos, para el

TABLA III
ORDENACIÓN POR ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES (PCA) DE
GRANDES LAGUNAS PAMPEANAS*

Variable	LFF1(49,2%)	LFF2(16,3%)	LFF3(14,3%)
Fósforo total (TP, mg·m ⁻³)	-0,89		
Nitrógeno total (TN, mg·m ⁻³)	-0,47	0,65	-0,53
Clorofila a equivalente (Chl, mg·m ⁻³)	-0,93		
TN/TP	0,79		-0,49
Relación Zm/Zf	-0,68		-0,43
Tamaño del macrozooplancton (MASI)		0,72	(0,39)
Planct / (Planct + Piscv)	-0,66	(-0,33)	

* Se utilizó información limnológica y pesquera para 39 lagunas durante el pico de la estación de crecimiento. Porcentaje de la varianza total explicada y pesos de los factores (LFF >0,40).

pejerrey ha sido experimentalmente probado que potencia los procesos de eutrofización (Boveri y Quirós, 2002).

Otras características que también distinguen a las lagunas “claras” de las “turbias”, no discutidas en extenso aquí, están relacionadas con otros cambios que se producen en la columna de agua y en la interface agua-sedimento, relacionados con la carga y el procesamiento de la materia orgánica. A medida que las algas aumentan su trofismo y pasan del estado de “aguas claras” al de “aguas turbias” se produce un deterioro en las condiciones de oxigenación de la interface agua-sedimento que llega a la anoxia casi permanente en algunas de las lagunas “altamente turbias”. Esto se ve reflejado en pronunciados cambios en el ciclo del N en la columna de agua y en dramáticos cambios en la estructura de las comunidades (Quirós, 2002).

Ordenamiento de lagunas pampeanas

De resultados de la ordenación por PCA, los tres primeros autovalores explican casi el 80% de la variabilidad total (Tabla III). El primer factor (LFF-1) pondera lagunas eutróficas e hipertróficas, con alta turbidez algal, dominadas por cianobacterias y peces planctívoros, y con cuencas de drenaje situadas en las regiones más explotadas, como opuestas a lagunas eutróficas, más claras, con comunidades de peces más balanceadas, situadas en las regiones de menor intensidad de explotación (Tablas 1 y 3). El segundo (LFF-2) y tercer factor (LFF-3) son productos principalmente de la inclusión en la base de datos de las lagunas altamente hipertróficas de la alta cuenca del río Salado con una baja relación TN/TP. Ambos factores indicarían que tanto a altas como a bajas concentraciones de TN existen lagunas con un macrozooplancton de mayor tamaño, no sólo dependiente de la abundancia de planctívoros. Según el LFF-2 un mayor tamaño

estaría asociado a la presencia de piscívoros y según el LFF-3 a la macrófita sumergida, tal como puede visualizarse en las Figuras 4a y 4b, respectivamente.

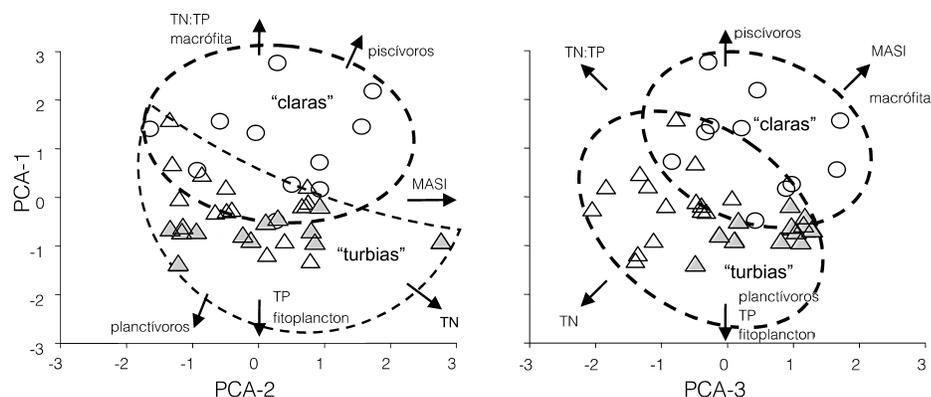


Figura 4. Ordenamiento de grandes lagunas pampeanas (n= 39) “turbias” (Δ) y “claras” (O). Escala de intensidad de uso de la tierra en las cuencas de drenaje, en orden creciente de 1 a 4. PCA-1, PCA-2 y PCA-3: primer, segundo y tercer eje de la ordenación por PCA, respectivamente. TN/TP: relación entre las concentraciones de N y de P; MASI: tamaño del macrozooplancton.

La ordenación por PCA discrimina los grupos de las lagunas “claras” y “turbias”, pero sólo parcialmente (Figuras 4a y 4b). Aunque dos grupos principales pueden ser identificados, la existencia de un continuo de estados de laguna no puede ser rechazada. Las grandes lagunas pampeanas se distribuyen entre un neto estado de laguna “clara”, eutrófica, colonizadas por la macrófita, y con comunidades de peces más balanceadas, hasta un definido estado de laguna “turbia”, hipertrófica, dominado por el fitoplancton y los peces planctívoros (Figuras 4a y 4b). Entre estos estados extremos de lagunas “clara” y “turbia” parecen ubicarse la mayor parte de las grandes lagunas pampeanas. Algunas de ellas, las ubicadas hacia el centroide de la ordenación, pasarían con mayor facilidad de un estado a otro dependiendo del grado de influencia que sobre ellas ejerza la

variabilidad de factores externos, tales como el tiempo medio de permanencia del agua, la acción de los vientos, el tipo y estado de oxigenación de los sedimentos, o las acciones humanas.

Relación entre el estado trófico y la biomasa de las comunidades bióticas

Es de esperar que ante el aumento de las concentraciones de nutrientes en un lago, aumenten las biomásas de todas sus comunidades pelágicas (Quirós, 1998), generalización que también se cumple para las grandes lagunas pampeanas (Quirós *et al.*, 2002). Para el total de grandes lagunas analizadas, tanto la biomasa del fitoplancton, como las del micro y macrozooplancton y la biomasa de la comunidad de peces estuvieron positiva y significativamente relacionadas

con las concentraciones de nutrientes (Tabla IV). En otras palabras, las lagunas con los mayores niveles de nutrientes totales presentaron las mayores biomásas de las distintas comunidades bióticas en aguas abiertas. Singularidades a nivel específico lo constituyen las relaciones directas de la abundancia de pejerrey y de bagarito, con la concentración de TP (Tabla IV). La biomasa de peces planctívoros, sean visuales o filtradores, aumentó significativamente con el estado trófico de las lagunas.

Los resultados no permiten cuantificar los efectos del aumento de los niveles de nutrientes en la columna de agua sobre la macrófita arraigada o la comunidad bentónica. Sin embargo, la disminución de la biomasa de la macrófita arraigada en las lagunas “turbias” y “altamente turbias” puede concluirse a partir de la baja transparencia de sus

TABLA IV
MATRIZ DE CORRELACIÓN ENTRE ABUNDANCIA DE COMUNIDADES BIÓTICAS Y CONCENTRACIONES DE NUTRIENTES TOTALES EN 39 GRANDES LAGUNAS DURANTE EL PICO DE LA ESTACIÓN DE CRECIMIENTO

	TP	TN	TN:TP	Chl
Chl	0,79*	0,55*	-0,63*	1
MIZOO	0,39**	0,65*	-0,16	0,55*
MAZOO	0,33**	0,54*	-0,23	0,34**
TOZOO	0,36**	0,64*	-0,23	0,40**
pejerrey	0,42*	0,17	-0,44*	0,48*
bagarito	0,59*	-0,09	-0,53*	0,39**
Planct	0,58*	0,10	-0,58*	0,59*
Piscv	-0,09	0,20	0,18	-0,14
peces totales	0,55*	0,14	-0,51*	0,33**
Pejerrey, CPUE	0,16	0,07	-0,19	0,29
Bagarito, CPUE	0,44*	-0,07	-0,39**	0,32**
Piscv, CPUE	-0,35**	-0,05	0,47*	-0,42*
Planct / (Planct+Pisciv)	0,37**	-0,04	-0,48*	0,50*

TP: fósforo total; TN: nitrógeno total; Chl: concentración de clorofila; MIZOO, MAZOO y TOZOO: biomasa del micro, macro y zooplancton total, respectivamente; Planct: abundancia (como CPUE) de la suma de pejerrey y bagarito; Piscv: abundancia (como CPUE) de tararira; peces totales, abundancia (como CPUE) del total de peces. *: P<0,01. ** P<0,05.

aguas. Con respecto a la biomasa del bentos, es altamente probable que la misma aumente con la concentración de nutrientes hasta un punto en el cual la anoxia de la interfase agua-sedimento limite gravemente su desarrollo.

Relación entre el estado trófico y la estructura de las comunidades

Si bien la biomasa de las comunidades bióticas de las aguas abiertas aumenta con la concentración de nutrientes en la columna de agua, ello poco dice con respecto a los cambios en la estructura de las mismas. Por ejemplo, la proporción de cianobacterias en el fitoplancton no estuvo relacionada significativamente con las concentraciones de nutrientes pero sí con la concentración de clorofila ($r=0,38$; $n=27$; $P<0,05$). La proporción de biomasa tanto del micro como del macrozooplancton en el zooplancton total no estuvo relacionada con las concentraciones de nutrientes; sin embargo, la relación entre la biomasa del macro con respecto a la del microzooplancton estuvo relacionada negativamente con la concentración de clorofila ($r=-0,34$; $n=39$; $P<0,01$). Por otra parte, la abundancia relativa de pejerrey estuvo más relacionada con la concentración de clorofila que con las concentraciones de nutrientes (Tabla IV). Estos resultados estarían indicando ciertos efectos indirectos en las interacciones tróficas, más que una relación directa con el aumento de la carga de nutrientes a las lagunas (Quirós, 1998). Los efectos del pejerrey pampeano (planctívoro visual) como potenciador de

los procesos de eutrofización ha sido mostrado en comparaciones entre lagos (Quirós, 1990b), en estudios de lagos individuales (Rennella y Quirós, 2002) y en experiencias controladas (Boveri y Quirós, 2002).

La relación directa entre la abundancia relativa de un planctívoro filtrador como el bagarito y la concentración de TP (Tabla IV) estaría indicando que esta especie tiende a aumentar su abundancia en condiciones de alta hipertroficidad y alta turbidez de origen biológico, tales como las predominantes en las lagunas de la alta cuenca del río Salado.

Es de esperar que la estructura de las comunidades varíe con el cambio en el estado trófico de un lago. Para las lagunas pampeanas, cambios en la estructura de las comunidades con el estado trófico han sido reportados con anterioridad. Se han descrito diferencias en la estructura del fitoplancton entre lagunas "claras" y "turbias" (Izaguirre y Vinocur, 1994). La comunidad de peces también sufre profundos cambios a medida que el estado trófico de las lagunas aumenta (Tabla IV, Figura 5). Las lagunas "claras", dominadas por la macrófita acuática y con concentraciones de nutrientes relativamente menores (Tabla I), presentaron una comunidad de peces más balanceada. El porcentaje de piscívoros, en biomasa, alcanzó casi un 16% del total de peces, mientras que la biomasa media de los planctívoros visuales constituyó casi un 36% del total (Figura 5). A medida que el estado trófico aumenta, con el consiguiente aumento de la turbidez de origen biológico, la proporción de

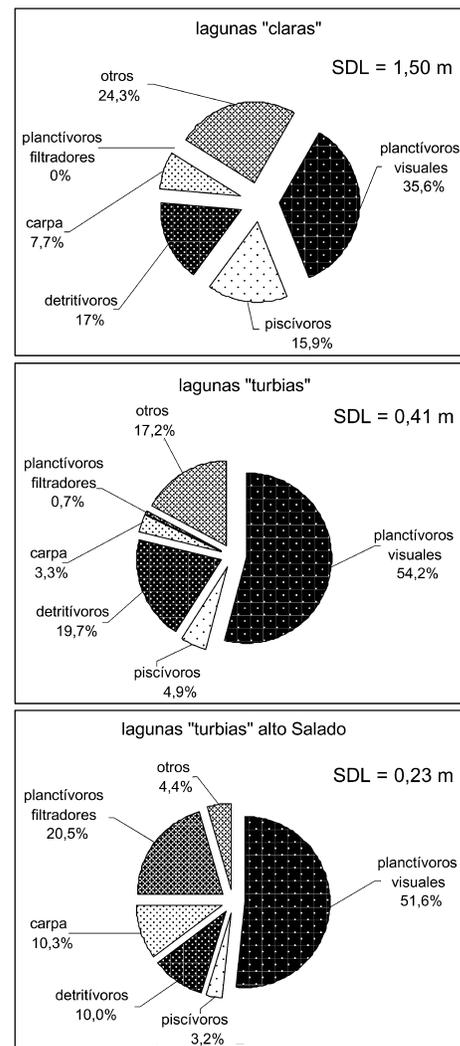


Figura 5. Estructura de la comunidad de peces en los tres tipos de lagunas pampeanas estudiadas. SDL, lectura media del disco de Secchi para cada subconjunto de lagunas (m).

piscívoros de alto porte disminuye apreciablemente (Figura 5). Por último, en las lagunas "altamente turbias" la abundancia de los predadores se hace mínima mientras los planctívoros filtradores, como el bagarito, adquieren relevancia.

Relación entre el estado trófico y la intensidad de uso de la tierra

Cuando lo que se desea es controlar la eutrofización en sus fuentes, las herramientas conceptuales que han tenido mayor éxito son los modelos de carga de nutrientes tipo Vollenweider (Vollenweider, 1968; Dillon y Rigler, 1975; Canfield y Bachmann, 1981; OECD, 1982). Si bien en algunos casos particulares su aplicación no alcanza para disminuir el estado trófico de todo tipo de ambiente acuático, su base empírica

puede considerarse incuestionable. En otras palabras, para disminuir o controlar el estado trófico de un lago hay que disminuir o controlar la exportación de nutrientes, principalmente P y N, desde los ecosistemas terrestres circundantes hacia el lago. Esta deducción nos permite concluir que es de esperar que la intensidad de uso de la tierra en la cuenca de un lago se vea reflejada en el estado trófico del mismo, lo cual se cumple en la región pampeana. Las lagunas más alejadas de los centros urbanos y sin agricultura en sus cuencas de drenaje son de las pocas que presentaron concentraciones de TP inferiores a los $100\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$. Por otra parte, aquellas ubicadas en la alta cuenca del río Salado, con una alta intensidad de uso de la tierra en sus drenajes, siempre mostraron concentraciones de TP superiores a los $500\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ (Tabla I). Estas últimas, además de tener importantes centros urbanos en sus cuencas de drenaje, reciben aguas provenientes de la zona de agricultura intensiva de la vertiente sudoeste de la pampa ondulada y de gran parte de la pampa plana.

Como vimos anteriormente, las lagunas con drenajes más intensamente utilizados generalmente también presentaron mayores concentraciones de nutrientes (Figura 3a) y un pronunciado desbalance del P frente al N (Figura 3b).

Si, como vimos arriba, al aumento de la concentración de nutrientes le sigue un aumento en las biomasa de las comunidades biológicas de las aguas abiertas, también sería de esperar una relación directa entre la intensidad de uso de la tierra y las biomasa de comunidades. En la Figura 6 se presentan los resultados para la biomasa del zooplancton total (Figura 6a) y para el total de la comunidad de peces (Figura 6b); en ambos casos se puede observar que a mayor intensidad de uso de la tierra le sigue un esperado aumento en la biomasa de cada comunidad.

Lo anterior todavía no resuelve, ni siquiera en parte, la relación entre la intensidad de uso de la tierra y la composición en especies de las comunidades. Sin embargo, siguiendo el mismo razonamiento empleado arriba, es de esperar que el aumento en la intensidad de uso de la tierra conduzca a cambios en la composición en especies de las comunidades bióticas. Por ejemplo, el fitoplancton de las altamente hipertróficas lagunas de la alta cuenca del Salado es bastante menos diverso que el de las lagunas “claras”, estando alternativamente dominado por cianobacterias y clorococales. Del mismo modo, la comunidad de peces cambia en su estructura a medida

que las lagunas se hipertrofizan y devienen más turbias (Figura 5). Coincidentemente, las lagunas “claras” tienen una intensidad de uso de la tierra francamente menor en sus drenajes cuando se las compara con las lagunas “turbias” y “altamente turbias” (Tabla I).

Discusión y Conclusiones

La conjunción de características externas, drenajes en suelos naturalmente ricos en nutrientes y la intensidad de uso de la tierra, permitió las elevadas biomasa de las comunidades bióticas de las lagunas pampeanas. Por otra parte, las mismas se mostraron como alta y significativamente relacionadas con las concentraciones de nutrientes totales en la columna de agua (Quirós, 1991; Quirós *et al.*, 2002).

Los procesos de eutrofización de lagos muy poco profundos, de aguas duras y polimicticos, tal como el que presentaron la gran mayoría de las lagunas pampeanas, es un problema relativamente poco estudiado a nivel mundial. Las lagunas pampeanas se sitúan en fértiles drenajes que les aportan grandes cargas de nutrientes. La acción antrópica ha incrementando sustancialmente esas cargas; algunas de las lagunas estudiadas presentaron niveles de nutrientes que están entre los más altos reportados en la literatura para lagos naturales (ver Kalff, 2002).

El ordenamiento por PCA nos permitió discriminar parcialmente dos tipos de grandes lagunas pampeanas de carácter permanente: a) lagunas con relativamente baja biomasa de fitoplancton y abundante desarrollo de la macrófita acuática arraigada, sumergida o emergente; y b) lagunas con abundante desarrollo del fitoplancton pero escaso desarrollo de la macrófita acuática. El primer tipo coincide con lo que comúnmente se conoce como lagunas “claras”, de aguas relativamente transparentes y alta abundancia relativa de peces piscívoros de alto porte. El segundo coincide con lagunas verdes y “turbias”, de baja transparencia, generalmente con alta abundancia de peces planctívoros visuales. Para un subconjunto de estas últimas, las aquí denominadas “altamente turbias”, generalmente también impactadas por descargas orgánicas no tratadas, se produce un incremento en la abundancia relativa de los planctívoros filtradores.

Un tercer tipo, el de las lagunas con alta turbidez inorgánica y escaso desarrollo de la macrófita y del fitoplancton, no fue considerado en este trabajo. Este tercer tipo, que abarca lagunas limitadas en su productividad por la baja disponibilidad de luz, sería resultado de

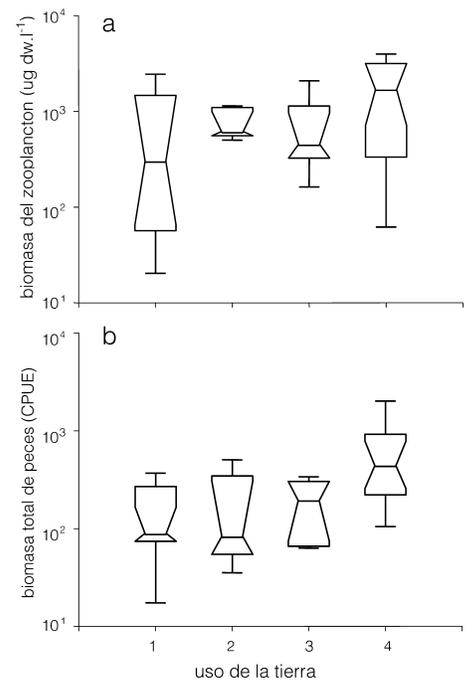


Figura 6. Diagramas de cajas para a) la biomasa del zooplancton total (μg en peso seco $\cdot\text{l}^{-1}$) y b) la biomasa total de peces (en captura por unidad de esfuerzo, CPUE). Uso de la tierra, es la intensidad de uso de la tierra en escala de 1 a 4 (ver texto).

la acción antrópica directa sobre el espejo de agua o su cuenca de drenaje, y fue poco numeroso dentro del total de lagunas estudiadas (ver Quirós *et al.*, 2002). Sin embargo, el efecto de resuspensión del sedimento es un factor de importancia en el funcionamiento de las lagunas pampeanas, debido principalmente a su baja profundidad media, (Quirós *et al.*, 2002).

El ordenamiento obtenido coincide, en términos generales, con resultados obtenidos para otros conjuntos de lagos pocos profundos de llanura (Canfield *et al.*, 1984; Jeppessen *et al.*, 1991; Phillips *et al.*, 1996; Jeppessen, 1998). Las teorías vigentes predicen que sólo existirían dos tipos de lagos poco profundos, los “claros” y los “turbios” (Scheffer *et al.*, 1993). Según las mismas, a relativamente bajas concentraciones de TP, una laguna podría oscilar alternativamente entre uno y otro “estado de equilibrio estable”. Nuestros resultados coinciden con la base empírica de la teoría de los “estados estables alternativos” (Scheffer *et al.*, 1993); para concentraciones de TP menores a $250\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ las lagunas se presentaron tanto en estados “turbios” como “claros”. Por otra parte, los mismos también sugieren que los correspondientes estados estacionarios nunca son completamente expresados en la realidad; un

continuo de estados se manifiesta en nuestro ordenamiento de las lagunas pampeanas. Sin embargo, la ocurrencia de cambios aperiódicos en la tipología de una determinada laguna sería explicada por la compleja interacción entre factores climáticos y de uso de la tierra (Quirós *et al.*, 2002). Como lago de llanura, la cubeta de una laguna pampeana es generalmente pequeña con relación a la superficie de su espejo de agua. Ello conduce a que el tiempo de permanencia del agua en una laguna varíe directamente con el balance precipitación-*evapotranspiración* durante el ciclo de *seca-inundación* característico del paisaje pampeano. Los casos de extrema sequía o intensas precipitaciones producen cambios drásticos en la estructura y el funcionamiento de una laguna pampeana típica (Quirós *et al.*, 2002).

La dinámica de las lagunas pampeanas ha sido descripta con anterioridad (Rennella y Quirós, 2002; Quirós *et al.*, 2002). La alta variabilidad anual e interanual del paisaje pampeano se ve reflejada en el comportamiento estacional del ecosistema lagunar. Gran parte de las lagunas pasa por una fase estacional de "aguas claras" y durante el ciclo estacional se desarrollan complejas interacciones ecosistémicas que favorecen que una laguna generalmente "turbia" sea recolonizada por la macrofitia, especialmente durante la estación de crecimiento. Para las lagunas "turbias" y "altamente turbias" este proceso se ve rápidamente impedido en proporción al grado de deterioro del sedimento. Para las últimas, la interfase agua-sedimento está altamente enriquecida en materia orgánica y la anoxia es frecuente. Episodios singulares, tales como la disminución de la profundidad de la laguna durante las sequías extremas, tendrían efectos positivos sobre la macrofitia acuática. Por otra parte, las tormentas de viento provocan comúnmente la resuspensión del abundante sedimento (orgánico e inorgánico) en ambos tipos de laguna. Sin embargo, la acción del oleaje sería menor en las lagunas "claras" dada la protección mecánica ejercida por la macrofitia. Aunque el efecto de sombreado durante las tormentas o los picos de inundación podría en principio favorecer la subsiguiente colonización por la macrofitia, sus efectos netos sobre la dinámica de la interacción fitoplancton-macrofitia arraigada son de difícil predicción al nivel de ecosistema. La alteración del balance entre precipitación, *evapotranspiración*, y el nivel freático, puede hacer variar la concentración de los nutrientes y la salinidad. Durante la estación seca, en aguas bajas, la disminución de la descarga y el aumento del tiempo de permanencia del agua conduce a bajas concentra-

ciones de oxígeno disuelto en la interface agua-sedimento, entrada de P por carga interna, aumento a concentraciones tóxicas de amonio y sulfhídrico, y la mortalidad masiva de peces.

El estado trófico de las lagunas pampeanas varió entre eutrófico y altamente hipertrófico. Las lagunas "claras", generalmente meso-eutróficas, representarían el estado de mayor similitud con el estado natural de las lagunas pampeanas en la zona de pastizales y tal como fueran descriptas por los viajeros desde fines del siglo XVIII (ver Vervorst, 1967). Ello permite aventurar que, con excepción de los casos en los que la elevada salinidad impide naturalmente el abundante desarrollo de la macrofitia y el desarrollo autosostenido de ciertas especies de peces, el estado natural de las lagunas pampeanas era uno dominado por una macrofitia altamente diversa, con el P como factor limitante de la producción acuática, de aguas relativamente más claras, y con comunidades de peces más balanceadas. Los resultados apoyan que el estado actual de laguna "turbia", hipertrófica, y con comunidades de peces dominadas por planctívoros, es producto del accionar de los humanos y altamente dependiente de la intensidad de uso de la tierra en sus drenajes. Por último, las lagunas "altamente turbias" constituyen un estado avanzado de hipertrofia, caracterizado por una baja relación N/P, frecuentes floraciones algales, alta abundancia de peces planctívoros y frecuentes mortalidades generalizadas de peces.

Los resultados permiten rastrear el origen del estado trófico de la mayoría de las lagunas pampeanas hasta la intensidad de uso de la tierra en sus cuencas de drenaje. La abundancia relativa de lagunas "turbias" es sustancialmente importante en las zonas con mayor intensidad de uso de la tierra. Por otra parte, las lagunas "claras" predominan en las zonas de pastizales con menor acción antrópica. A mayor intensidad de uso de la tierra, mayores cargas de nutrientes y mayores concentraciones de los mismos en la laguna. Ello explica gran parte de la variabilidad en la biomasa de las comunidades bióticas de las aguas abiertas. Las lagunas con las mayores concentraciones de nutrientes también presentaron las mayores biomásas para el fitoplancton, el zooplancton y el total de peces. Esto es predicho por el enfoque sistémico externo para el estudio de los ecosistemas acuáticos (Quirós, 1998). Este enfoque permite también predecir cambios en la estructura de comunidades con el aumento de estado trófico. Numerosos y diversos mecanismos pueden proponerse para explicar los cambios estructurales. Sin embargo,

la necesidad de la ocurrencia de los mismos se ve ejemplificada por los cambios que se producen en la estructura de las comunidades de las lagunas pampeanas cuando su estado trófico cambia.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Daniel Blanco Bello y Hugo T. von Bernhard por su asistencia técnica. Este trabajo fue parcialmente subsidiado por la Agencia Nacional de Promoción Científica y Técnica (PICT 04698). R. Quirós reconoce el apoyo del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICET).

REFERENCIAS

- Boveri MB, Quirós R (2002) Trophic interactions in Pampean shallow lakes: Evaluation of silverside cascading effects in mesocosm experiments. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 28: (in press).
- Canfield DE Jr., Shireman JV, Colle DE, Haller WT, Watkins CE, Maicena MJ (1984) Prediction of chlorophyll a concentration in Florida lakes: importance of aquatic macrophytes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41: 497-501.
- Canfield DE Jr., Bachmann RW (1981) Prediction of total phosphorus concentrations, chlorophyll a, and Secchi depths in natural and artificial lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sciences* 38: 414-423.
- Dillon PJ, Rigler FH (1975) A simple method for predicting the capacity of a lake for development based on lake trophic state. *J. Fish. Board Can.* 31: 1518-1531.
- Drago E, Quirós R (1996) The hydrochemistry of the inland waters of Argentina; a review. *Int. J. Salt Lake Res.* 4: 315-325.
- Ferraro DO, Ghersa CM, Leon RJC (2000) Natural landscapes and the agricultural mosaic in the Pampas: Interactions and impacts on some ecosystems. *Primeras Jornadas sobre Ecología y Manejo de Ecosistemas Acuáticos Pampeanos* (EMEAP 1). Junín, Buenos Aires, Argentina. 4 pp.
- Fuschini Mejía MC (1994) *El agua en las llanuras*. UNESCO/ORCYT. Montevideo, Uruguay. 54 pp.
- Iriondo M (1984) The Quaternary of northeastern Argentina. En Rabassa J (Ed.) *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 2: 51-78.
- Iriondo M (1989) Quaternary lakes of Argentina. *Paleogeogr., Paleoclimatol., Paleocol.* 70: 81-88.
- Iriondo M (1999) Climatic changes in the South American plains: Records of a continent-scale oscillation. *Quaternary Internat.* 57-58: 93-112.
- Izaguirre I, Vinocur A (1994) Typology of shallow lakes of the Salado River basin (Argentina), based on phytoplankton communities. *Hydrobiologia* 277: 49-62.
- Jeppesen E (1998) *The ecology of shallow lakes - Trophic interactions in the pelagial*. DSc Dissertation. National Environmental Re-

- search Institute. Silkeborg, Dinamarca. NERI Technical Report 247. 420 pp.
- Jeppesen E, Kristensen P, Jensen JP, Sondergaard M, Mortensens E, Lauridsen T (1991) Recovery resilience following a reduction in external phosphorus loading of shallow, eutrophic Danish lakes: duration, regulating factors and methods for overcoming resilience. *Memoria del Instituto Italiano di Idrobiologica* 48: 127-148.
- Kalff J (2002) *Limnology*. Prentice Hall. Upper Saddle River, NJ, EEUU. 592 pp.
- Malagnino EC (1988) Evolución del sistema fluvial de la Provincia de Buenos Aires desde el Pleistoceno hasta la actualidad. *Segundas Jornadas de Geología Bonaerense*. Bahía Blanca, Argentina. pp. 201-211.
- OECD (1982) *Eutrophication of waters: monitoring, assessment and control*. Organization for Economic and Cooperative Development. Paris, Francia. 154 pp.
- Phillips GL, Perrow M, Stranfield J (1996) Manipulating the fish-zooplankton interaction in shallow lakes: a tool for restoration. En Greenstreet SPR, Tasker ML (Eds.) *Aquatic Predators and their Prey*. Blackwell Science. Oxford, RU. pp. 174-183.
- Quirós R (1988) Relationships between air temperature, depth, nutrients and chlorophyll in 103 Argentinian lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 23: 647-658.
- Quirós R (1990a) Predictors of relative fish biomass in lakes and reservoirs of Argentina. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 47: 928-939.
- Quirós R (1990b) Factors related to variance of residuals in chlorophyll - total phosphorus regressions in lakes and reservoirs of Argentina. *Hydrobiologia* 200/201: 343-355.
- Quirós R (1991) Empirical relationships between nutrients, phyto and zooplankton, and relative fish biomass in lakes and reservoirs of Argentina. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 1198-1206.
- Quirós R (1998) Fish effects on trophic relationships in the pelagic zone of lakes. *Hydrobiologia* 361: 101-111.
- Quirós R (2002) The relationship between nitrate and ammonia concentrations in the pelagic zone of lakes. *Limnetica* (Spain): (in press).
- Quirós R, Drago E (1999) The environmental state of Argentinean lakes: An overview. *Lakes and Reservoirs: Research and Management* 4: 55-64.
- Quirós R, Baigún CRM, Cuch S, Delfino R, de Nichilo A, Guerrero C, Marinone MC, Menu Marque S, Scapini MC (1988) *Evaluación del rendimiento pesquero potencial de la República Argentina: I. Datos I*. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero. Informes Técnicos del Departamento de Aguas Continentales N° 7. 55 pp.
- Quirós R, Rennella A, Boveri M, Rosso JJ, Sosnovsky A (2002) Factores que afectan la estructura y el funcionamiento de las lagunas pampeanas. *Ecología Austral*. Aceptado para publicación.
- Rennella AM, Quirós R (2002) Relation between planktivorous fish and zooplankton in two very shallow lakes of the Pampa Plain. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 28: (in press).
- Reynolds CS, Walsby AE (1975) Waterblooms. *Biol. Rev.* 50: 437-481.
- Ringuelet RA (1962) *Ecología Acuática Continental*. EUDEBA. Buenos Aires, Argentina. 138 pp.
- Ringuelet RA, Salibián A, Claverie E, Ilhero S (1967) *Limnología química de las lagunas pampásicas (provincia de Buenos Aires)*. *Physis XXVII*: 201-221.
- Scheffer M, Hopper SH, Meijer ML, Moss B, Jeppesen E (1993) Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends Ecol. Evol.* 8: 275-279.
- Soriano A (1992) Rio de la Plata grasslands En Coupland RT (Ed.) *Ecosystems of the world 8A. Natural grasslands. Introduction and western hemisphere*. Elsevier. New York, EEUU. pp. 367-407.
- Tricart JFL (1973) *Geomorfología de la Pampa Depresionada*. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Buenos Aires, Argentina. 202 pp.
- Vervoort FB (1967) Las comunidades vegetales de la Depresión del Salado (Provincia de Buenos Aires). En *La vegetación de la República Argentina*. Serie Fitogeográfica 7. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Buenos Aires, Argentina. 219 pp.
- Vollenweider RA (1968) *Scientific fundamentals of lake and stream eutrophication, with particular reference to phosphorus and nitrogen as eutrophication factors*. Technical Report DAS/DSI/68.27. OECD. Paris, Francia. 274 pp.