

Factores que afectan la estructura y el funcionamiento de las lagunas pampeanas

ROLANDO QUIRÓS ✉, ARMANDO M RENNELLA, MARÍA B BOVERI,
JUAN J ROSSO & ALEJANDRO SOSNOVSKY

Área de Sistemas de Producción Acuática, Facultad de Agronomía, Univ. de Buenos Aires, ARGENTINA

RESUMEN. La estructura y el funcionamiento de las lagunas pampeanas pueden explicarse por su geomorfología, régimen climático, drenajes ubicados en suelos naturalmente ricos en nutrientes y por las modificaciones humanas en el uso de la tierra y el agua. Es posible caracterizarlas sintéticamente como lagos de llanura, someros, polimícticos, eutróficos o hipertróficos, y con tiempo de permanencia del agua y salinidad altamente variables. Estas características explicarían la elevada biomasa de sus comunidades bióticas. Un análisis sincrónico, durante el pico de la estación de crecimiento, nos permitió discriminar tres tipos dentro de las grandes lagunas de carácter permanente: lagunas con biomasa del fitoplancton relativamente baja y abundante desarrollo de las macrofitas acuáticas, lagunas con abundante desarrollo del fitoplancton pero escaso desarrollo de la macrofitia, y lagunas con alta turbidez inorgánica y escaso desarrollo de la macrofitia y del fitoplancton. 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”, y que generalmente presentan altas abundancias de peces planctívoros. El tercer tipo sería resultado de la acción humana directa sobre el espejo de agua o su cuenca de drenaje. La abundancia relativa de lagunas turbias es mayor en las zonas con mayor intensidad de uso de la tierra. Sin embargo, la alta variabilidad anual e interanual del paisaje pampeano se ve reflejada en el funcionamiento del ecosistema lacunar. Gran parte de las lagunas pasa por una fase estacional de aguas claras caracterizada por una alta abundancia de los cladóceros de gran tamaño, que finaliza cuando alcanza su pico de abundancia la clase 0^+ de planctívoros. La compleja interacción de factores climáticos y de uso de la tierra explicaría la ocurrencia de cambios no periódicos en la tipología de una determinada laguna, fenómeno que se intensifica a medida que las lagunas disminuyen de tamaño. [Palabras clave: lagos someros, región pampeana, ecosistemas acuáticos, estructura y funcionamiento.]

ABSTRACT. **Factors affecting the structure and functioning of shallow Pampean lakes:** The structure and function of the Pampa plain lakes are explained, in large part, by its history, geomorphology, climate, nutrient rich soils drainages, and by the modifications produced by man in his use of land and water. They can be synthetically characterized as plain lakes, very shallow, polimictic, eutrophic or hypertrophic, and with water renewal time and salinity highly fluctuating. This conjunction of external characteristics explains the high biomass of each one of its biotic communities. A synchronous analysis, during the peak of the growth season, permits us to discriminate three types within the large lakes of permanent character: lakes with relatively low phytoplankton biomass and abundant development of the rooted macrophyte, lakes with abundant development of the phytoplankton but scarce macrophyte development, and lakes with high inorganic turbidity, scarce aquatic macrophyte abundance, and low phytoplankton biomass. The first type coincides with what usually is known as “clear” lakes, of relatively transparent waters and high relative abundance of large piscivorous fishes. The second coincides with green, “turbid” lakes, of low water transparency, and usually with high abundance of visual planktivorous fishes. An increased relative abundance of filter feeding planktivores is noticeable in lakes impacted by organic waste discharges. The third type encompasses lakes clearly limited in their productivity by light availability, and would be the result of direct human action on their drainage basins. The relative abundance of turbid lakes is generally greater in zones with higher intensity of land use. However, the high annual and year-to-year variability of the Pampean landscape is seen reflected in the operation of the lake ecosystem. Large part of the lakes goes through a seasonal phase of clear waters characterized by a high abundance of cladocerans of greater size that ends when reaches its peak of abundance the class 0^+ of planktivores. The complex interaction between climatic factors and land use also would explain the non-periodic changes in the typology of a given lake. For permanent lakes, this phenomenon would be intensified with a decrease in lake surface area. [Keywords: shallow lakes, Pampa plains, aquatic ecosystems, structure and functioning.]

✉ Área de Sist. de Prod. Acuática; Fac. de Agronomía, UBA; Av. San Martín 4453; 1417 Buenos Aires, ARGENTINA. quiros@mail.agro.uba.ar

Recibido: 27 febrero 2002; Revisado: 5 agosto 2002
Versión final: 26 agosto 2002; Aceptado: 28 agosto 2002

INTRODUCCIÓN

Las grandes planicies que cubren las regiones central y noreste de Argentina son una de las vastas cuencas sedimentarias continentales. Esta 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 (Malagnino 1988; Iriondo 1999). Las dunas de arena y los depósitos de conchilla tienen su origen en las fuerzas eólicas que actuaron bajo los 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 naturalmente cubiertas por pastizales, mientras que los relieves montañosos constituyen una porción muy pequeña de la región pampeana (Soriano 1992).

En la planicie se pueden reconocer varias unidades diferenciadas con base en su geología, geomorfología, drenaje, suelos y vegetación (ver una recopilación en Soriano 1992). En gran parte de la planicie, el drenaje es endorreico o arreico, lo cual conduce a que, bajo las condiciones sub-húmedas actuales, se produzcan periódicas inundaciones 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 cárstica (Vervoort 1967). Muchas de las lagunas mayores son resultado de la construcción de presas sobre bajos inundables (Quirós, obs. pers.).

Las lagunas pampeanas son lagos de llanura, muy poco profundos, que no estratifican térmicamente excepto por períodos muy cortos de tiempo. Fueron caracterizadas por Quirós & 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. La gran mayoría de las lagunas presentan una hidroquímica altamente variable, mientras que las lagunas más salinas se sitúan en las cuencas hidrológicamente más aisladas (Quirós & Drago 1999). Su concentración salina permite clasificarlas como lagos subsalinos y salinos (Ringuelet 1962; Ringuelet et al. 1967; Drago & Quirós 1996) y, en algunos casos, como lagos de agua dulce (<0.5 g/L de sólidos disueltos totales). Como lagos de llanura, su hidrología es altamente dependiente de las precipitaciones in situ (Fuschini Mejía 1994), principalmente de aquellas que se producen hacia fines del otoño (Vervoort 1967). En las áreas menos salinas y con menor desarrollo humano, 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 (Vervoort 1967; Soriano 1992). Como resultado de ello, los patrones naturales del paisaje pampeano han sido transformados, aislando espacialmente sus componentes, fragmentándolo en parches (Ferraro et al., com. pública).

La región pampeana es el paisaje más productivo de Argentina. Paradójicamente, la ecología de las lagunas pampeanas ha sido relativamente poco estudiada. La falta de información generalmente ha impedido la conceptualización mínima necesaria para desarrollar medidas adecuadas de manejo sustentable. En el presente trabajo pretendemos contribuir a delinear las características y ex-

Tabla 1. Características limnológicas y pesqueras de 36 grandes lagunas pampeanas durante la estación de crecimiento. Los datos son promedios, con el rango entre paréntesis. p.s.: peso seco.

Table 1. Limnological and fish characteristics for 36 large Pampean lakes during the growing season. Data are means, with range in brackets. p.s.: dry weight.

	Claras (n = 11)	Turbias (n = 23)	Turbias inorgánico (n = 2)
Superficie (km ²)	14.7 (1.4–62.9)	139.3 (2.1–1984.0)	(5.6–48.2)
Profundidad promedio (m)	1.8 (1.1–3.4)	2.4 (0.7–7.3)	(1.9–3.2)
Lectura del disco de Secchi (m)	1.5 (0.6–4.6)	0.35 (0.12–1.10)	(0.15–0.15)
Conductividad eléctrica (μS.cm ⁻¹)	2532 (520–7000)	7262 (560–41000)	(1320–6700)
Fósforo total (mg/m ³)	230 (23–1288)	433 (25–1250)	(1137–7912)
Nitrógeno total (mg/m ³)	6361 (2660–11592)	10166 (2900–28750)	(6822–7675)
N:P (en peso)	63 (9–145)	51 (21–116)	(1–6)
Clorofila a (mg/m ³)	19.20 (1.58–82.40)	101.0 (12.8–405.0)	(5.7–8.6)
Biomasa del macrozooplancton (μg p.s./L)	705 (1–2156)	1182 (5–3638)	(20–292)
Biomasa total de peces (kg/noche)	158 (17–369)	442 (3–2019)	(8–24)
Biomasa de pejerrey (kg/noche)	56 (0–205)	254 (0–1511)	(2.9–5.9)
Biomasa de tararira (kg/noche)	25 (0–69)	19 (0–228)	(0–19.4)
Z _p /Z _f	0.64 (0.17–0.97)	2.54 (1.37–5.43)	(5.07–8.53)
Tamaño del macrozooplancton (μg p.s./individ.)	2.84 (0.64–4.66)	3.09 (1.01–7.57)	(2.44–3.35)
Frecuencia de cianofitas (%)	49.3 (23.9–90.4)	70.9 (2.6–99.1)	76.2
Índice de uso de la tierra	1.3 (1–4)	3.1 (1–4)	(1–4)

traer los patrones más generales que dan cuenta de la estructura y el funcionamiento de las lagunas en el paisaje pampeano.

MÉTODOS

La base de datos utilizada para los análisis comparativos está compuesta de datos para 28 grandes lagunas muestreadas en el verano de 1985 (Quirós et al. 1988) y de 4 lagunas de la alta cuenca del río Salado muestreadas mensualmente durante los años 1998–2000 (Quirós et al., datos no publ.). Entre estas últimas, no todas fueron muestreadas durante los tres veranos, con lo cual el total se reduce a 8 sitios-verano. Toda la información limnológica y pesquera utilizada corresponde a los meses de enero o febrero, pico de la estación de crecimiento. El total de sitios-verano es de 36 lagunas, 34 de las cuales no fueron inorgánicamente turbias. Los métodos de muestreo y de análisis de las muestras fueron descritos con anterioridad (Quirós et al. 1988; Quirós 1991). Con el objeto de diferenciar entre lagunas “claras” 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 promedio de la laguna (Z_p) y la profundi-

dad de la zona fótica (Z_f) durante el muestreo (Reynolds & Walsby 1975). Para los análisis comparativos a priori fueron consideradas como lagunas claras aquellas con un cociente menor a 1 (Tabla 1). Para tomar en cuenta la intensidad de uso de la cuenca de drenaje fue elaborado un índice de intensidad de uso de la tierra. El índice ordena las lagunas en orden creciente de impacto según una escala nominal de cuatro grados: 1) ganadería extensiva (cría) o ganadería extensiva y agricultura en zona de sierras; 2) ganadería semi-intensiva (engorde a campo y engorde 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 con respecto a la suma de planctívoros y piscívoros. Como se analiza sólo la zona pelágica de las lagunas, fueron considerados como planctívoros el pejerrey pampeano (*Odontesthes bonariensis*) y el bagarito (*Parapimelodus valenciennesi*). Como piscívoros solo fue considerada, por su alto porte, la tararira (*Hoplias malabaricus*).

Fue realizado un Análisis de Componentes Principales (ACP) con el objeto de ordenar las

Tabla 2. Análisis de Componentes Principales sobre información limnológica y pesquera de 34 grandes lagunas pampeanas durante la estación de crecimiento. Se indican el porcentaje de la varianza total explicada por cada factor y el peso de cada variable (>0.40).

Table 2. Principal Component Analysis on limnological and fish data for 34 large Pampean lakes during the growing season. Percent of variance explained and factor loadings (>0.40) are shown.

Variable	Primer factor (52.1%)	Segundo factor (16.4%)
Fósforo total	-0.90	
Nitrógeno total	-0.71	
Clorofila a	-0.93	
N:P	0.76	
Z_p/Z_f	-0.66	0.57
Tamaño del macrozooplancton		-0.65
Planctívoros / (planctívoros + piscívoros)	-0.60	0.42

grandes lagunas. Como variables fueron utilizadas las concentraciones de fósforo total y de nitrógeno total, la relación entre ambas (N:P), la concentración de clorofila equivalente como indicador de la biomasa del fitoplancton, la relación Z_p/Z_f como indicador de la capacidad de la laguna de ser colonizada por macrófitas arraigadas, la relación entre la abundancia de peces planctívoros con respecto a la suma de planctívoros más piscívoros de alto porte (como indicador de la estructura de la comunidad de peces en la zona pelágica) y el tamaño promedio del macrozooplancton.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Características y ordenamiento de las lagunas pampeanas

El estado trófico de las grandes lagunas actualmente varía entre eutrófico e hipertrófico. Aquellas que presentan un mayor estado trófico son las que soportan una mayor intensidad de uso de la tierra en sus respectivas cuencas de drenaje (Tabla 1). Cuando se las compara sincrónicamente, en este caso durante mediados de verano, presentan una alta variabilidad en la concentración de sales disueltas (Tabla 1). Sin embargo, como veremos más adelante, a la alta variabilidad entre lagunas se superpone el ciclo de sequía-inundación característico del paisaje pampeano,

Tabla 3. Valores del Coeficiente de Correlación de Pearson entre la abundancia de las comunidades bióticas y la concentración de nutrientes en 34 grandes lagunas pampeanas durante la estación de crecimiento. Para cianofitas, $n = 24$. **: $P < 0.05$.

Table 3. Values of the Pearson Correlation Coefficient for the relationship between abundance of biotic communities and nutrient concentration for 34 large Pampean lakes during the growing season. For the cyanophytes, $n = 24$. **: $P < 0.05$.

	Fósforo total	Nitrógeno total
Clorofila a	0.78 **	0.75 **
Biomasa de microzooplancton	0.54 **	0.69 **
Biomasa de macrozooplancton	0.59 **	0.50 **
Biomasa total de zooplancton	0.67 **	0.62 **
Pejerrey	0.52 **	0.22
Planctívoros	0.57 **	0.22
Piscívoros	0.05	0.11
Total de peces	0.54 **	0.24
Cianofitas	0.21	0.41 **

que durante la inundación tiende a homogeneizar las lagunas. Las lagunas más alejadas de los centros urbanos y sin agricultura en sus cuencas de drenaje son las que presentaron concentraciones de fósforo total inferiores a los 100 mg/m^3 . Por el contrario, las ubicadas en la alta cuenca del río Salado siempre mostraron concentraciones superiores a los 500 mg/m^3 . Estas últimas, además de tener importantes centros urbanos en sus cuencas de drenaje, reciben las aguas provenientes de la zona de agricultura intensiva de la vertiente sudoeste de la pampa ondulada y de gran parte de la pampa plana.

En el ordenamiento producido por el ACP, los dos primeros autovalores explican el 68% de la variabilidad total (Tabla 2). El primer factor pondera lagunas eutróficas e hipertróficas, con alta turbidez algal, dominadas por cianofitas 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 factor toma en cuenta las lagunas más turbias, dominadas por peces planctívoros visuales y filtradores y con menor tamaño promedio del macrozooplancton, en contraposición a las lagunas claras, con características opuestas.

El ordenamiento producido por el ACP discrimina dos grupos principales (Figura 1). El primer factor pondera lagunas eutróficas e hipertróficas en contraposición a las mesotróficas más claras. Sin embargo, aunque pueden ser identificados dos grupos principales, la existencia de un continuo de estados de laguna no puede ser rechazada. Las grandes lagunas se distribuyen entre un estado neto de laguna clara, eutrófica, colonizada por macrófitas y con comunidades de peces más balanceadas, hasta un estado definido de laguna turbia, hipereutrófica, dominada por el fitoplancton y los peces planctívoros (Figura 1). Entre estos estados extremos se ubican la mayor parte de las grandes lagunas pampeanas. Algunas de ellas, las ubicadas hacia el centroide del ordenamiento, pasarían con mayor facilidad de un estado a otro dependiendo del grado de influencia que sobre ellas ejerza la variabilidad de ciertos factores externos tales como el tiempo promedio de permanencia del agua, la acción de los vientos, el tipo de sedimentos o las acciones humanas.

La intensidad de uso de la tierra también se ve reflejada en las características del ecosistema lagunar (Figura 1). La mayoría de las lagunas claras presenta una intensidad relativamente baja de uso de la tierra en sus cuencas de drenaje. Por el contrario, todas las lagunas con alta utilización humana de sus drenajes se ubican entre las turbias, que presentan las mayores concentraciones de nutrientes y alta abundancia de peces planctívoros. Entre estos últimos, para el pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) ha sido experimentalmente probado que potencia los procesos de eutrofización lagunar (Boveri & Quirós, en prensa).

Relación entre los niveles de nutrientes y la biomasa de las comunidades bióticas

Para el total de las lagunas analizadas, la biomasa de fitoplancton, las del micro y macrozooplancton y la abundancia total de peces están positiva y significativamente relacionadas con las concentraciones de nutrientes (Tabla 3). Sin embargo, la biomasa total de peces solo estuvo significativamente relacionada con la concentración de fósforo total (Tabla 3). En otras palabras, las lagunas que presentaron los mayores niveles de nutrientes totales también presentaron las mayores biomásas de las dis-

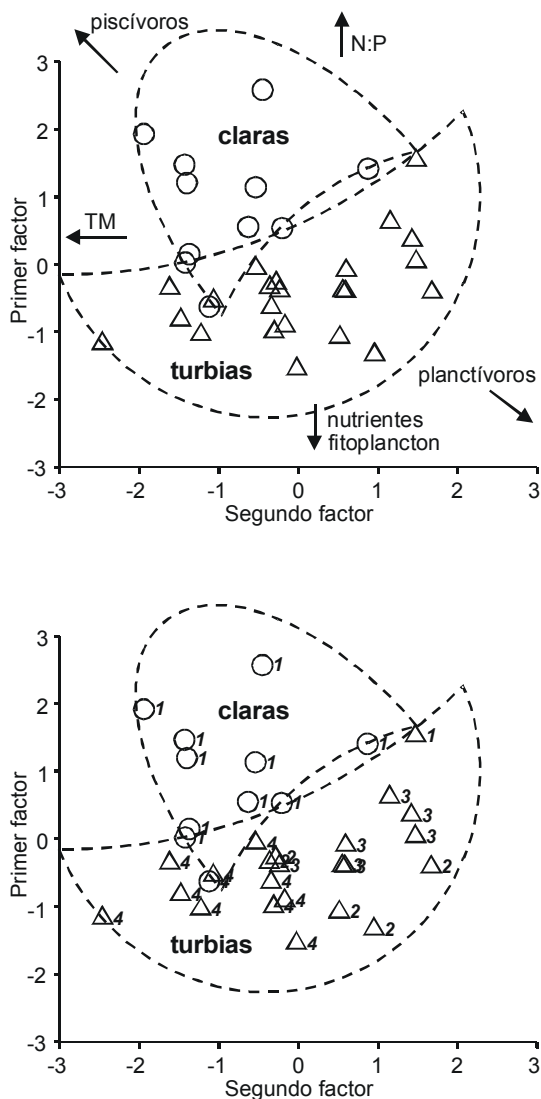


Figura 1. Ordenamiento obtenido de un Análisis de Componentes Principales sobre información limnológica y pesquera de 34 grandes lagunas pampeanas turbias (triángulos) y claras (círculos) durante la estación de crecimiento. Arriba: ordenamiento ambiental según las características de las lagunas. Abajo: relación entre el ordenamiento ambiental y la intensidad de uso de la tierra en las cuencas de drenaje. TM: tamaño del macrozooplancton. La escala de intensidad de uso de la tierra es nominal (en orden creciente de 1 a 4).

Figure 1. Ordination obtained from a Principal Component Analysis of limnological and fish data for 34 large turbid (triangles) and clear (circles) Pampean lakes during the growing season. Above: environmental ordination based on lake characteristics. Below: relationship between the environmental ordination and land use intensity in lake drainages. TM: macrozooplankton size. The scale for land use intensity is nominal (increasing in order from 1 to 4).

tintas comunidades bióticas. Una singularidad a nivel específico lo constituye la relación directa entre la abundancia de pejerrey y la concentración de fósforo total (Tabla 3).

Como se mencionó, la biomasa del fitoplancton se relaciona significativamente tanto con la concentración de fósforo total ($\log_e \text{Clorofila} = -1.492 + 0.959 \log_e \text{Fósforo total}$, $R^2 = 0.60$, $P < 0.0001$, $n = 34$) como con la de nitrógeno total ($\log_e \text{Clorofila} = -12.195 + 1.777 \log_e \text{Nitrógeno total}$, $R^2 = 0.57$, $P < 0.0001$, $n = 34$). Sin embargo, cuando se analizaron por separado las lagunas turbias y las claras, se obtuvieron regresiones significativamente diferentes ($P < 0.001$) tanto para la relación clorofila–fósforo total ($\log_e \text{Clorofila} = 0.906 + 0.605 \log_e \text{Fósforo total}$, $R^2 = 0.60$, $P < 0.0001$, $n = 23$, para las lagunas turbias; $\log_e \text{Clorofila} = -1.881 + 0.877 \log_e \text{Fósforo total}$, $R^2 = 0.62$, $P = 0.004$, $n = 11$, para las claras) como para la relación clorofila–nitrógeno total ($\log_e \text{Clorofila} = -6.575 + 1.202 \log_e \text{Nitrógeno total}$, $R^2 = 0.67$, $P < 0.0001$, $n = 23$, para las lagunas turbias; $\log_e \text{Clorofila} = -10.139 + 1.445 \log_e \text{Nitrógeno total}$, $R^2 = 0.43$, $P = 0.028$, $n = 11$, para las claras).

En las lagunas claras, la biomasa de algas está más relacionada con la concentración de fósforo total que con la de nitrógeno total. Por el contrario, en las turbias está más relacionada con la concentración de nitrógeno total. En las lagunas turbias, a similar concentración total de nutrientes la biomasa del fitoplancton es notoriamente mayor que en las claras (Figura 2). Sin embargo, las mayores pendientes de las regresiones correspondientes a las lagunas claras sugieren que a concentraciones de nutrientes más elevadas ambos tipos de laguna convergerían en un solo tipo: lagunas turbias. Las mayores pendientes para las regresiones clorofila–nitrógeno total que para las regresiones clorofila–fósforo total podrían estar indicando que el desbalance con respecto al nitrógeno aumenta con el estado trófico de la laguna, para ambos tipos de laguna. Cuando se comparan las pendientes con las obtenidas en lagos profundos (Quirós 1991), éstas son apreciablemente menores. Esto sugiere que, para la mayoría de las lagunas pampeanas, los efectos de la turbidez inorgánica son apreciables, lo cual apoyaría la hipótesis que el componente no directamente biodisponible en la concentración de fósforo total puede ser de importancia.

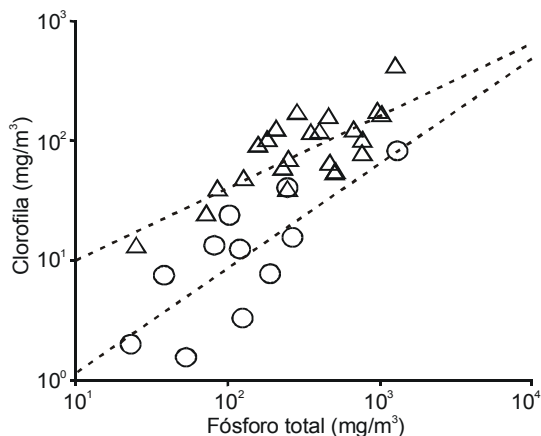


Figura 2. Relación entre la concentración de fósforo total y la concentración de clorofila en 34 grandes lagunas pampeanas turbias (triángulos) y claras (círculos) durante la estación de crecimiento.

Figure 2. Relationship between total phosphorus concentration and chlorophyll concentration for 34 large turbid (triangles) and clear (circles) Pampean lakes during the growing season.

Determinantes de la biomasa fitoplanctónica en las lagunas pampeanas

El desarrollo de modelos de Regresión Múltiple para la biomasa fitoplanctónica en lagunas pampeanas nos permite una descripción complementaria a las obtenidas por el ordenamiento y por el desarrollo de modelos de Regresión Simple entre la concentración de nutrientes y de clorofila para ambos tipos de lagunas. Como se muestra en la Tabla 4, fueron desarrollados varios modelos de Regresión Múltiple, siendo excluidas las lagunas netamente turbias por arcillas. Los modelos obtenidos son altamente compatibles con los mecanismos propuestos para explicar la variabilidad de la biomasa fitoplanctónica en lagos poco profundos (Scheffer et al. 1993). Como era esperado, la concentración de clorofila fue menor en las lagunas claras, dominadas por macrófitas arraigadas, que en las lagunas verdes y turbias. Las macrófitas generalmente representan un refugio potencial para los herbívoros del zooplancton. Por lo tanto, era también de esperar que la biomasa de algas fuera menor en las lagunas con herbívoros de mayor tamaño (Tabla 4). La abundancia total de peces y la abundancia relativa de peces planctívoros con respecto a los piscívoros fueron también variables importantes para explicar la variación residual en la biomasa de algas.

Tabla 4. Modelos de Regresión Múltiple para la biomasa fitoplanctónica (expresada como concentración de clorofila) en 34 grandes lagunas pampeanas durante la estación de crecimiento. Se muestran el incremento de R^2 y el valor de T para cada variable. RMSE: raíz del error cuadrático medio.

Table 4. Multiple Regression models for phytoplankton biomass (expressed as chlorophyll concentration) in 34 large Pampean lakes during the growing season. R^2 increase and T -value for each variable are shown. RMSE: root mean square error.

	Modelo 1		Modelo 2	
	R^2 incremento	T	R^2 incremento	T
Nitrógeno total	0.09	4.3	0.22	7.4
Fósforo total	0.09	4.4		
Z_p/Z_f	0.02	2.3	0.04	2.9
Tamaño del macrozooplancton	0.02	-2.2	0.03	-2.5
Abundancia total de peces			0.03	2.6
Planctívoros / (planctívoros + piscívoros)	0.04	3.0	0.03	2.8
N:P			0.03	-2.5
R^2	0.87		0.89	
P	< 0.0001		< 0.0001	
RMSE	0.519		0.487	

Esto último sugiere que los peces afectarían la biomasa de algas tanto en cascada, a través de la predación directa sobre el macrozooplancton herbívoro (Carpenter et al. 1985; Brett & Goldman 1997), como indirectamente, a través de favorecer el reciclado y la biodisponibilidad de los nutrientes (Quirós 1990; Schindler et al. 1993).

Dinámica de las lagunas pampeanas

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 entre la precipitación y la evapotranspiración durante el ciclo de sequía-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 (Figura 3). Una laguna grande situada en la alta cuenca del río Salado puede aumentar o disminuir su concentración salina en más de cuatro veces. Este efecto concentración-dilución se ve directamente reflejado en la abundancia de las comunidades bióticas. Durante el ciclo estacional, en el período de balance hídrico negativo la laguna no solo concentra sus componentes disueltos sino que también se produce un aumento de la biomasa por unidad de volumen del fito y zooplancton y de los peces. Es durante este

período durante el cual son más notorias las mortalidades generalizadas de peces. Las mismas se ven, además, agravadas durante las sequías extremas. Durante estas últimas se producen los eventos de máxima disminución de la concentración de oxígeno disuelto por encima de la interfase agua-sedimento, generalmente acompañados por una estratificación térmica transitoria. Durante el período húmedo se produce el efecto inverso, el de dilución de los compartimentos bióticos y abióticos y el aumento de la concentración de oxígeno disuelto en la interfase agua-sedimento. Duran-

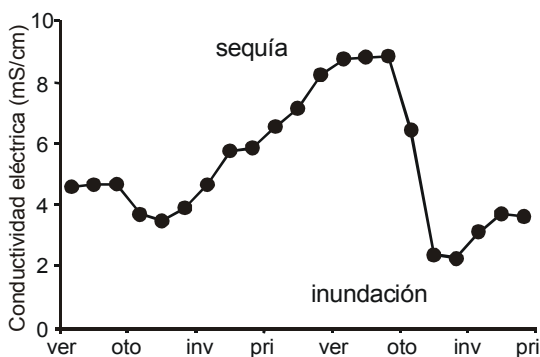


Figura 3. Variación estacional de los valores de conductividad eléctrica (a 25 °C) en la Laguna de Gómez, en la alta cuenca del río Salado, durante 1998–2000.

Figure 3. Seasonal variation of water conductivity (25 °C) in Laguna de Gómez lake, located in the upper basin of Salado river, during 1998–2000.

te los eventos extremos de inundación, la laguna primero se diluye, luego deviene turbia por arcillas para luego reiniciar, con la disminución de la velocidad del agua, un nuevo ciclo de aumento de biomasa. Estos procesos pueden ejemplificarse con el comportamiento de la Laguna de Gómez durante el período 1998–2001 (Figura 3). Las pequeñas lagunas pampeanas (e.g., algunas de las ubicadas en la pampa plana) siguen un patrón de cambio similar al de las grandes lagunas (Sosnovsky, datos no publ.). Sin embargo, su área de drenaje relativamente menor conduce a que la variación de la concentración de sales sea menos drástica que en las lagunas mayores (Figura 4). En síntesis, la alta variabilidad ambiental del paisaje pampeano se vería reflejada en el funcionamiento de los ecosistemas lagunares. Además, es de esperar que dicha variabilidad influya de manera importante sobre la competencia macrofitia–fitoplancton, así como sobre la composición florística y faunística de las lagunas.

Una laguna turbia (i.e., aquella que además de tener altas concentraciones de nutrientes y alta biomasa de algas tiene una relación Z_p/Z_f mayor que 1) generalmente pasa, sin embargo, por un período estacional de aguas claras. Para esas lagunas puede ser sospechada una compleja interacción entre sus diferentes com-

ponentes bióticos y abióticos (Figura 5). La abundancia de pejerreyes pequeños (clase 0⁺), planctívoros visuales (Boveri & Quirós, en prensa), es generalmente mayor durante la primavera tardía y el verano que durante el invierno (Rosso, datos no publ.), en conjunción con una marcada estacionalidad en la composición de especies de cladóceros (Rennella & Quirós, en prensa). Durante el invierno predominan las especies de tamaño menor (géneros *Bosmina*, *Ceriodaphnia*, *Alona* y *Leydigia*), mientras que en la época estival predominan las de mayor tamaño (géneros *Daphnia* y *Moina*). En la Figura 5 se muestra la dinámica de los herbívoros del zooplancton (cladóceros), la abundancia de pejerreyes pequeños (12–20 cm) y la transparencia del agua para la zona pelágica de la Laguna del Carpincho durante el período 1998–2000. La transparencia del agua fue en general mayor cuando mayor fue la abundancia de los grandes herbívoros (género *Daphnia*). Los efectos de la predación de los planctívoros (pejerreyes pequeños) sobre los grandes cladóceros estuvieron menos definidos, pero fue notorio durante el primer año y los comienzos del segundo. Sin embargo, la evidente variación interanual en el reclutamiento de los peces queda aún por ser analizada. Por lo tanto, durante el ciclo anual ocurren episodios más o

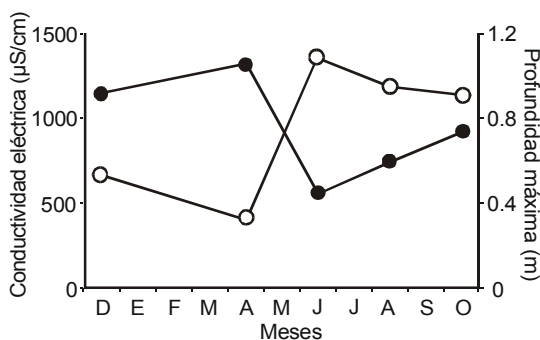


Figura 4. Variación estacional de los valores de conductividad eléctrica a 25 °C (círculos negros) y de la profundidad máxima (círculos vacíos) en una pequeña laguna en la pampa plana durante 1999–2000.

Figure 4. Seasonal variation of water conductivity at 25 °C (black circles) and of maximum depth (open circles) for a small Pampean lake during 1999–2000.

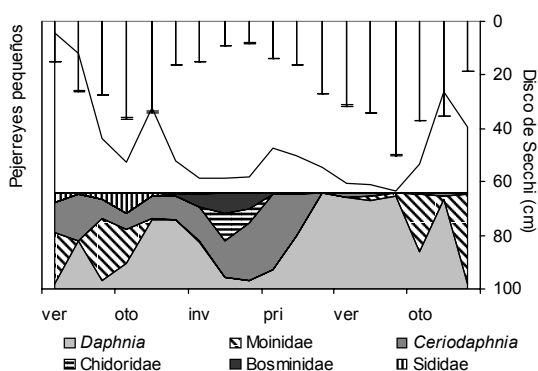


Figura 5. Variación estacional de la abundancia de pejerreyes pequeños y de la transparencia del agua (arriba), y de la estructura del macrozooplancton (abajo) en la Laguna del Carpincho durante 1999–2000.

Figure 5. Seasonal variation of small silverside abundance and water transparency (above), and of macrozooplankton structure (below) for Laguna del Carpincho lake during 1999–2000.

menos prolongados durante los cuales la relación Z_p/Z_t se hace menor que uno, lo cual favorecería, en principio, que la laguna sea recolonizada por las macrófitas arraigadas.

Discusión General

Los procesos de eutrofización de lagos poco profundos, de aguas duras y polimícticos, tal como la gran mayoría de las lagunas pampeanas, es un problema poco estudiado en el ámbito mundial. Algunas de las lagunas presentan niveles de nutrientes que están entre los más altos reportados en la literatura para lagos naturales (Wetzel 2001). Las lagunas pampeanas se sitúan en fértiles drenajes que naturalmente les aportan grandes cargas de nutrientes. La acción humana ha incrementado sustancialmente esas cargas. Las lagunas turbias constituyen un estado avanzado de hipereutrofización, caracterizado por una relación N:P relativamente baja, frecuentes florecimientos de algas y alta abundancia de peces planctívoros. Además, este tipo de lagunas es más proclive a presentar florecimientos de cianobacterias (Izagirre & Vinocur 1994).

La conjunción de características externas nos permitió explicar las elevadas biomásas de las comunidades bióticas de las lagunas. Además, estas biomásas estuvieron alta y significativamente relacionadas con las concentraciones totales de nutrientes en la columna de agua (Quirós 1991). El análisis sincrónico realizado permitió discriminar tres tipos de grandes lagunas de carácter permanente, a saber: 1) lagunas con relativamente baja biomasa de fitoplancton y abundante desarrollo de macrófitas acuáticas arraigadas, ya sea estructuradas en parches, sumergidas o emergentes, ya sea en densas matas de vegetación con abundante masa foliar flotante; 2) lagunas con abundante desarrollo del fitoplancton pero escaso desarrollo de macrófitas; y 3) lagunas con alta turbidez inorgánica y escaso desarrollo de macrófitas acuática y del fitoplancton. 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, que generalmente presentan altas abundancias de peces planctívoros visuales. En las lagunas impactadas por descargas orgánicas no tratadas se

produce un incremento en la abundancia relativa de planctívoros filtradores (Quirós, datos no publ.). El tercer tipo, que abarca lagunas claramente limitadas en su productividad por la baja disponibilidad de luz, sería resultado de la acción humana directa sobre el espejo de agua o su cuenca de drenaje. El ordenamiento obtenido coincide, en términos generales, con los realizados en otros conjuntos de lagos pocos profundos de llanura distribuidos mundialmente (Canfield et al. 1984; Jeppesen et al. 1991; Phillips et al. 1996; Jeppesen 1998). Las teorías vigentes predicen que solo existen dos tipos de lagos poco profundos, los claros y los turbios (Scheffer et al. 1993). Según las mismas, a concentraciones de fósforo total relativamente bajas una laguna podría oscilar alternativamente entre uno y otro "estado de equilibrio estable". Nuestros resultados sugieren que los correspondientes estados estacionarios nunca son completamente expresados en la realidad; en el ordenamiento de las lagunas pampeanas se manifiesta un continuo de estados.

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 regiones donde la acción humana es menor. La compleja interacción de factores climáticos y de uso de la tierra también explicaría la ocurrencia de cambios no periódicos en la tipología de una determinada laguna. Este fenómeno se ve intensificado, en el caso de las lagunas de carácter permanente, a medida que las mismas disminuyen de tamaño.

La alta variabilidad anual e interanual del paisaje pampeano se ve reflejada en el comportamiento estacional del ecosistema lacunar. Gran parte de las lagunas pasa por una fase estacional de aguas claras caracterizada por una alta abundancia de los cladóceros de mayor tamaño que finaliza cuando alcanza su pico de abundancia la clase 0^+ de los planctívoros más abundantes. Durante el ciclo estacional se desarrollan complejas interacciones ecosistémicas que favorecen que una laguna generalmente turbia sea recolonizada por las macrófitas, especialmente durante la estación de crecimiento. Episodios singulares, tales como la disminución de la profundidad de la laguna durante las sequías extremas, tendrían efectos similares. Por otra parte, las tormentas

de viento comúnmente provocan la resuspensión del abundante sedimento lagunar (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 las macrófitas. Aunque el efecto de sombreado durante las tormentas o los picos de inundación podría, en principio, favorecer la subsiguiente colonización por las macrófitas, sus efectos netos sobre la dinámica de la interacción entre el fitoplancton y la macrofitia arraigada son de difícil predicción al nivel de ecosistema. La alteración del balance entre la precipitación, la evapotranspiración y el nivel de la capa freática, puede variar la concentración de los nutrientes y la salinidad. Durante la estación más seca, en aguas bajas, la disminución de la descarga y el aumento del tiempo de permanencia del agua conduciría a bajas concentraciones de oxígeno disuelto en la interfase agua-sedimento (Quirós, datos no publ.), entrada de fósforo por carga interna, aumento a concentraciones tóxicas de amonio y sulfhídrico, y mortandad masiva de peces. Es de prever que la carga interna de fósforo sea especialmente más alta en las lagunas turbias por la alta biomasa de algas (ver Wetzel 2001).

Con excepción de los casos en los cuales la elevada salinidad impide naturalmente el abundante desarrollo de las macrófitas y el desarrollo autosostenido de ciertas especies de peces, las descripciones realizadas por viajeros desde fines del siglo XVIII, tanto de la vegetación terrestre como la de las lagunas (ver recopilación en Vervoorst 1967), nos permite aventurar que el estado natural de las lagunas pampeanas era uno dominado por una macrofitia altamente diversa, con el fósforo como factor limitante de la producción acuática, de aguas relativamente más claras y con comunidades de peces más balanceadas (Quirós 1995, 1998), un estado similar al de las grandes lagunas claras actuales.

AGRADECIMIENTOS

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

BIBLIOGRAFÍA

- BRETT, MT & CR GOLDMAN. 1997. Consumer versus resource control in freshwater pelagic food webs. *Science* 275:384–386.
- BOVERI, MB & R QUIRÓS. En prensa. Trophic interactions in Pampean shallow lakes: evaluation of silverside cascading effects in mesocosm experiments. *Verh. Int. Verein. Limnol.*
- CANFIELD, DE, JR; JV SHIREMAN; DE COLLE; WT HALLER; CE WATKINS & MJ MAICENA. 1984. Prediction of chlorophyll a concentration in Florida lakes: importance of aquatic macrophytes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41:497–501.
- CARPENTER, SR; JF KITCHELL & JR HODGSON. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience* 35:634–639.
- DRAGO, E & R QUIRÓS. 1996. The hydrochemistry of the inland waters of Argentina; a review. *Int. J. Salt Lake Res.* 4:315–325.
- FUSCHINI MEJÍA, MC. 1994. *El agua en las llanuras*. UNESCO/ORCYT. Montevideo, Uruguay. 54 pp.
- IRIONDO, M. 1984. The Quaternary of northeastern Argentina. Pp. 51–78 en: J Rabassa (ed). *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*.
- IRIONDO, M. 1989. Quaternary lakes of Argentina. *Paleogeography Paleoclimatology Paleocology* 70:81–88.
- IRIONDO, M. 1999. Climatic changes in the South American plains: records of a continent-scale oscillation. *Quatern. Int.* 57-58:93–112.
- IZAGUIRRE, I & A VINOCUR. 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*. Doctor's Dissertation, National Environmental Research Institute. Silkeborg, Dinamarca. 420 pp.
- JEPPESEN, E; P KRISTENSEN; JP JENSEN; M SONDERGAARD; E MORTENSENS & T LAURIDSEN. 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 Istituto Italiano di Idrobiologica* 48:127–148.
- MALAGNINO, EC. 1988. Evolución del sistema fluvial de la Provincia de Buenos Aires desde el Pleistoceno hasta la actualidad. Pp. 201–211 en: *Actas de las II Jornadas de Geología Bonaerense*. Bahía Blanca, Argentina.
- PHILLIPS, GL; M PERROW & J STRANFIELD. 1996. Manipulating the fish-zooplankton interaction in shallow lakes: a tool for restoration. Pp 174–183 en: SPR Greenstreet & ML Tasker (eds). *Aquatic predators and their prey*. Blackwell Science. Oxford, Reino Unido.
- QUIRÓS, R. 1990. 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. Int. Verein. Limnol.* **24**:1198–1206.
- QUIRÓS, R. 1995. The effects of fish assemblage composition on lake water quality. *Lake and Reservoir Management* **11**:291–298.
- QUIRÓS, R. 1998. Fish effects on trophic relationships in the pelagic zone of lakes. *Hydrobiologia* **361**:101–111.
- QUIRÓS, R; CRM BAIGÚN; S CUCH; R DELFINO; A DE NICHILLO ET AL. 1988. *Evaluación del rendimiento pesquero potencial de la República Argentina: I. Datos 1. Informe Técnico N° 7*, Depto. de Aguas Continentales, Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero. Mar del Plata, Argentina. 55 pp.
- QUIRÓS, R & E DRAGO. 1999. The environmental state of Argentinean lakes: an overview. *Lakes and Reservoirs: Research and Management* **4**:55–64.
- RENNELLA, AM & R QUIRÓS. En prensa. Relation between planktivorous fish and zooplankton in two very shallow lakes of the Pampa Plain. *Verh. Int. Verein. Limnol.*
- REYNOLDS, CS & AE WALSBY. 1975. Waterblooms. *Biol. Rev.* **50**:437–481.
- RINGUELET, RA. 1962. *Ecología acuática continental*. EUDEBA. Buenos Aires, Argentina. 138 pp.
- RINGUELET, RA; A SALIBIÁN; E CLAVERIE & S ILHERO. 1967. Limnología química de las lagunas pampásicas (provincia de Buenos Aires). *Physis* **27**:201–221.
- SCHEFFER, M; SH HOSPER; ML MEIJER; B MOSS & E JEPPESEN. 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends Ecol. Evol.* **8**:275–279.
- SCHINDLER, DE; JE KITCHELL; X HE; SR CARPENTER; JR HODGSON & KL COTTINGHAM. 1993. Food web structure and phosphorus cycling in lakes. *T. Am. Fish. Soc.* **122**:756–772.
- SORIANO, A. 1992. Río de la Plata grasslands. Pp. 367–407 en: RT Coupland (ed). *Ecosystems of the world. 8A. Natural grasslands. Introduction and western hemisphere*. Elsevier. Nueva York, EEUU.
- TRICART, JFL. 1973. *Geomorfología de la Pampa Deprimida*. INTA. Buenos Aires, Argentina. 202 pp.
- VERVOORST, FB. 1967. *Las comunidades vegetales de la Depresión del Salado (Provincia de Buenos Aires)*. INTA. Buenos Aires, Argentina. 219 pp.
- WETZEL, RG. 2001. *Limnology. Lake and river ecosystems*. 3ra edn. Academic Press. San Diego, EEUU. 1006 pp.