



SÍNTESIS FUNCIONAL

ENRIQUE H. BUCHER* Y ANA E. BUCHER

Centro de Zoología Aplicada. Universidad Nacional de Córdoba. C.C. 122, 5000 Córdoba.

* E-mail: buchereh@uolsinectis.com.ar

1. INTRODUCCIÓN

El área ocupada por el sitio Ramsar Bañados del río Dulce y Laguna Mar Chiquita constituye un humedal salino que se caracteriza por su gran extensión y la heterogeneidad de los ambientes que lo integran. Desde el punto de vista biogeográfico, la región tiene una clara vinculación con el sistema Paraná-Plata, lo cual es indicativo de una conexión muy estrecha con el pasado reciente (ver capítulos 10, 11, 13, 14 y 17).

Como su nombre lo indica, la reserva incluye dos grandes subsistemas: los Bañados del río Dulce en el norte, con sus humedales asociados, y la laguna Mar Chiquita hacia el sur (ver capítulo 1). Estos dos componentes están geográfica y funcionalmente interconectados a través de complejos procesos hidrológicos, químicos y biológicos. Para realizar una síntesis de su funcionamiento se requiere en primer lugar un análisis detallado de cada uno de estos dos subsistemas, para después integrarlos con una visión sintética.

2. BAÑADOS DEL RÍO DULCE

Esta extensa depresión incluye el tramo final del río Dulce juntamente con el amplio delta con el que desemboca en la laguna Mar Chiquita. La región está

caracterizada por un paisaje heterogéneo y complejo, en el que se combinan el curso del río Dulce, lagunas temporarias y permanentes, amplios pastizales, matorrales de halófitas con cardones y áreas elevadas (islas) con vegetación leñosa más desarrollada (ver capítulos 1 y 10).

Desde el punto de vista de la clasificación de ecoregiones, los Bañados del río Dulce se consideran típicas sabanas inundables de origen fluvial, es decir, ambientes de grandes pastizales, con algunos árboles o bosquecillos aislados, los cuales se inundan periódicamente por efecto de las crecidas de ríos cuyos valles ocupan.

La mayoría de las sabanas inundables fluviales son de agua dulce, por cuanto los ríos desembocan en el mar y no en cuencas cerradas como Mar Chiquita. En Sudamérica hay grandes extensiones de sabanas no inundables no salinas, entre las que se destacan los Llanos de Venezuela y Colombia y el Pantanal brasileño.

Las sabanas inundables salinas son más raras. Usualmente están asociadas a cuencas cerradas o cuencas con drenaje impedido. El ambiente más similar a

Mar Chiquita lo constituyen probablemente los pastizales y sabanas salinos de los Bajos Meridionales del norte de la provincia de Santa Fe, geográficamente muy cercanos a Mar Chiquita. Estos pastizales también están expuestos a inundaciones e incendios periódicos (Ragonese 1941; Lewis *et al.* 1990a; Lewis *et al.* 1990b).

La dinámica ecológica de los Bañados del río Dulce está condicionada fundamentalmente por el alto nivel de salinidad que los caracteriza. A su vez, están influenciados en gran medida por los siguientes factores: a) topografía, b) suelos y agua freática, c) inundaciones periódicas, d) fuego y e) influencia antrópica.

2.1. TOPOGRAFÍA

La topografía controla los límites de expansión de la inundación del río Dulce. Dado que en general el terreno es muy plano y con una pendiente extremadamente suave, mínimas variaciones de elevación pueden determinar grandes diferencias en la extensión del área ocupada por la inundación. Pequeños accidentes topográficos, como por ejemplo albardones de antiguos cauces del río Dulce, determinan “islas” con cubierta arbórea donde en épocas de crecida se refugia tanto la fauna silvestre como el ganado e, incluso, el hombre (ver capítulos 1 y 10).

A una escala menor, los pequeños túmulos o “tacurúes” que construyen las hormigas (*Camponotus punctulatus*) en los pastizales crean condiciones para la instalación de especies de plantas que no prosperan en el pastizal abierto, lo que agrega diversidad biológica y estructural al paisaje. Este fenómeno ha sido estudiado en el área de los Bajos Submeridionales por Pire *et al.* (1991).

2.2. SUELOS Y AGUA FREÁTICA

Los suelos de los bañados fueron generados en condiciones de inundación, razón por la cual son denominados hidromórficos (alfisoles) (Gorgas & Tassile

2003). Además de la hidromorfía, se caracterizan por un alto grado de salinidad, factor que condiciona en gran medida la vegetación. Al igual que en la laguna Mar Chiquita, esta salinidad se caracteriza por una neta predominancia de cloruro de sodio y abundancia de sulfatos (ver capítulo 5). También influye en los suelos la profundidad de la napa freática, que en muchos lugares está muy cercana a la superficie o es directamente aflorante.

Por lo general, la textura del suelo está dominada por material muy fino aportado por el río (arcilla y limo), aunque en algunos lugares hay abundancia de arena depositada en antiguos albardones. Las arcillas pueden combinarse con la sal, lo que resulta en capas muy impermeables que, por un lado, impiden la penetración del agua en el suelo y, por el otro, tienen gran capacidad de retener agua, por lo que pueden acentuar el efecto de las sequías sobre la disponibilidad de agua para las plantas. Más aún, el hecho de que los suelos puedan permanecer bajo agua por un lapso que varía cada año, juntamente con su textura y salinidad, determinan que en muchas ocasiones la disponibilidad de oxígeno sea muy limitada, lo que genera condiciones de anaerobiosis. La falta de oxígeno repercute en los procesos fisiológicos de las plantas y de los microorganismos edáficos. La respiración a nivel radicular se ve reducida y la absorción de nutrientes se hace más dificultosa. La disponibilidad de ciertos nutrientes disminuye y hasta pueden sintetizarse compuestos tóxicos (ver sección 2.3.). En consecuencia, el desarrollo y la zonación de la vegetación están relacionados fundamentalmente con la salinidad del agua, la disponibilidad de nutrientes (en particular de nitrógeno) y el grado de anaerobiosis, el cual controla la tasa de descomposición y, por lo tanto, la velocidad del ciclado de nutrientes. Las lluvias frecuentes tienden a lavar las sales de los suelos de la zona alta, mientras que los períodos largos de sequía y exposición atmosférica pueden conducir a un aumento de la concentración de sales en el suelo. Esto es debido a que el agua salada que sube por capilaridad se evapora al llegar a la superficie, dejando el contenido de sal sobre la superficie del suelo.

Los distintos compuestos derivados del azufre juegan un papel importante en la química edáfica de los bañados, fundamentalmente en relación con la degradación de compuestos orgánicos en condiciones de anoxia. En estos procesos de óxido-reducción del azufre intervienen distintas especies de microorganismos (ver más adelante).

Ciertos micronutrientes como el hierro y el magnesio están disponibles en concentraciones altas y en formas químicas reducidas en momentos en que prevalecen las condiciones anaeróbicas. En ciertos casos incluso pueden llegar a actuar como agentes tóxicos y no como recursos limitantes.

2.3. SUELOS SALINOS Y DISPONIBILIDAD DE CALCIO

La salinidad de los suelos (y sobre todo con altas concentraciones de sodio) afecta el crecimiento de los vegetales a través de efectos iónicos y osmóticos, los que pueden derivar en desbalances severos en la nutrición de la planta, que van desde deficiencias en varios nutrientes hasta altos niveles de sodio (Läuchli & Lüttge 2002). De gran interés son las interacciones metabólicas entre el sodio y el calcio en condiciones de estrés salino, las que afectan procesos tales como la nutrición mineral, el crecimiento, la fotosíntesis, etc. Se ha demostrado que bajo estrés salino se produce un crecimiento reducido y una menor concentración de calcio en las plantas (Cramer 2002). Esto explica el hecho de que cuando el ganado es llevado a pastorear a lo largo de la costa del río Dulce frecuentemente sufre problemas asociados a la deficiencia de calcio.

2.4. MODELADORES DEL SISTEMA: INUNDACIÓN Y FUEGO

Los Bañados del río Dulce, como casi todas las sabanas inundables, se caracterizan por la presencia de dos pulsos ambientales (también llamados disturbios, aunque el término no es muy apropiado): la inundación y los incendios. Esta característica ha llevado a que se las denomine también sabanas “hiperestacionales”, en el

sentido de que están condicionadas por dos estaciones anuales: la de la inundación y la de los incendios (Sarmiento 1984). En el caso de los Bañados del río Dulce, a estos dos pulsos hay que sumar el estrés adicional de la alta salinidad, lo que implica condiciones todavía más difíciles para la fauna y flora locales.

Resulta muy importante entender la dinámica asociada a estos pulsos, ya que no se puede lograr un manejo adecuado de los Bañados del río Dulce si no se los conoce adecuadamente. Aunque tradicionalmente se tiende a considerar que las inundaciones y el fuego son perjudiciales, en realidad determinan una dinámica compleja cuya supresión puede, en muchos casos, acarrear más problemas que ventajas.

2.4.1. INUNDACIONES

La influencia de pulsos de inundación es característica de muchos humedales y sabanas inundables del mundo. Hay que recordar que ya en tiempo de la civilización egipcia se sabía que las inundaciones del río Nilo aseguraban la fertilidad de los suelos que anegaba. En la actualidad, la necesidad de preservar estos pulsos como un requisito básico para el mantenimiento de la integridad de las sabanas es cada vez más reconocida. En tal sentido, cabe mencionar por ejemplo el parque nacional de los Everglades en Florida, Estados Unidos, donde en la actualidad se trata de restaurar las inundaciones anuales que fueran controladas por las obras de ingeniería construidas durante la primera mitad del siglo XX (Davis *et al.* 1994).

La dinámica de los Bañados del río Dulce está condicionada y modelada fundamentalmente por la magnitud y la frecuencia de las inundaciones periódicas generadas por el río Dulce (Fig. 1), las que determinan: a) el modelado de la red hidrológica mediante la deposición y remoción de sedimentos, b) el lavado de sales de los suelos, c) el aporte de sedimentos (y de los nutrientes que ellos contienen), d) el tipo de vegetación y de su fauna asociada y e) el aporte hídrico a aquellas lagunas dispersas no irrigadas directamente por el río Dulce, lo que aumenta la oferta de hábitat acuático y de fuentes de agua dulce para la fauna local.



Figura 1. Vista aérea de la inundación en los Bañados del río Dulce. A la izquierda, fotografía a la altura del puente de Paso de la Cina, visible en la parte inferior de la foto. El río Dulce corre bordeado por vegetación costera sobre el albardón. A ambos lados se expande la inundación en lámina, con un color azul oscuro. A la derecha se aprecia el efecto de dique sobre la inundación en lámina que ejerce el camino que va hacia La Rinconada desde el oeste.

La vegetación de los Bañados del río Dulce se diferencia en franjas paralelas al río en función de distintas frecuencias y duración de las inundaciones. Estas franjas van desde los pastizales cercanos al río, que se inundan casi todos los años, hasta los matorrales de arbustos halófilos que raramente son alcanzados por las crecientes (Fig. 2; ver capítulo 10).

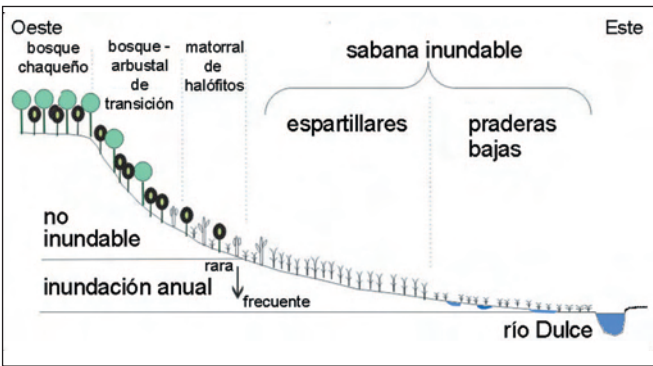


Figura 2. Modelo conceptual esquemático de la relación entre frecuencia de inundación y tipo de vegetación predominantes en un perfil de los Bañados del río Dulce (desde el oeste hasta el río Dulce).

El efecto de las inundaciones anuales puede comprenderse mejor si se lo considera desde el punto de vista de su supresión. Si no existiera inundación, gran parte de los pastizales desaparecerían y serían reemplazados por el matorral de halófitas, lo que generaría un paisaje de estepa similar al de las Salinas Grandes de Córdoba (Fig. 1; capítulos 1 y 10).

La inundación en los bañados se comporta como una gran lámina de agua de muy poca profundidad, originada en los desbordes del río Dulce que se producen hacia el final de la estación lluviosa, es decir, entre marzo y julio aproximadamente. Esta lámina de agua se expande desde la parte norte de los bañados hacia la laguna Mar Chiquita, cubriendo un área cuya magnitud depende del caudal desbordado (ver capítulo 4). Por tal motivo, Kanter (1935) denominó a estas masas de agua en movimiento con el nombre de “lagos móviles”, figura literaria muy ilustrativa y que se hace muy evidente en las imágenes satelitales (Fig. 3).

Las inundaciones dependen fundamentalmente del aporte del río Dulce. El modelo hidrológico desarrollado en el capítulo 4 permite estimar que, para que

se produzcan inundaciones, el volumen desbordado por el río (caudal que supera la capacidad del cauce) debe superar un mínimo de $90 \text{ m}^3/\text{s}$ durante 3 meses consecutivos.

El caudal del río Dulce y, por lo tanto, la probabilidad de una inundación, están influenciados por: a) la lluvia en la cuenca alta, b) la existencia de diques que actúan como amortiguadores del pulso de inundación (en la actualidad, los principales son el del Cadillal en Tucumán y el de Río Hondo en Santiago del Estero) y c) el volumen de agua retenido para consumo humano y agrícola (irrigación).

La precipitación pluvial en la cuenca de Mar Chiquita está sujeta a grandes e impredecibles variaciones anuales y en el largo plazo. Las primeras son típicas de los climas semiáridos, como el que caracteriza a la cuenca. Asimismo, durante el siglo XX se han observado cambios de gran magnitud en el largo plazo, particularmente el gran incremento a partir de la década de 1970 (ver capítulos 1, 3, 4 y 5). Es de esperar que la intervención humana se acreciente en el futuro, lo que implica la posibilidad de eliminar completamente las inundaciones, como ya ha acontecido en muchos lugares del mundo (Abramovitz 1996) (ver capítulo 21).

2.4.2. FUEGO

El fuego es un fenómeno muy asociado a las sabanas inundables de todo el mundo (Whelan 1995) (Fig. 4). El período húmedo que sigue a las inundaciones favorece la producción de una gran biomasa de pastizales. Buena parte de ella se seca en pie al final de la estación seca, transformándose en un combustible altamente inflamable, sobre todo después de las heladas. En esas condiciones, y aún sin influencia humana, los pastizales pueden incendiarse fácilmente a causa de los rayos, muy frecuentes al comienzo de la estación lluviosa.

El efecto del fuego sobre las sabanas depende en gran medida de su intensidad, lo que a su vez es función de muchos factores (Brown & Smith 2000). Sin embargo, existen algunos patrones comunes en la interacción fuego-vegetación.

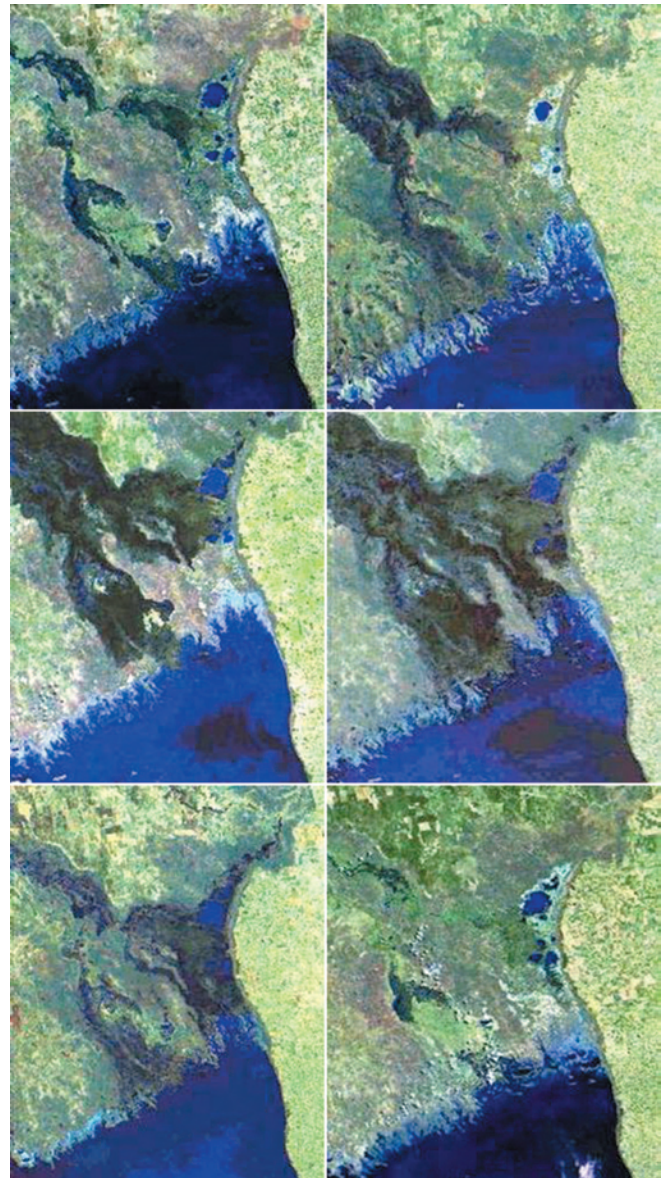


Figura 3. Expansión de la inundación anual en los Bañados del río Dulce al norte de la laguna Mar Chiquita, visible en la parte inferior de las imágenes. La inundación (que se aprecia como manchas oscuras) progresa desde las fases iniciales (imagen superior izquierda) hasta las fases finales, cuando se vierte en la laguna (imagen inferior derecha). Las imágenes corresponden a diferentes años en el período 1997-2002.

En primer lugar, el fuego impide la expansión de la vegetación leñosa. Los fuegos recurrentes favorecen a las gramíneas y perjudican a arbustos y árboles. De este modo, los pastizales pueden mantenerse sin ser invadidos por especies leñosas, las cuales tienen ventaja competitiva con respecto a la economía del agua. Cuando el fuego se suprime (por ejemplo, como resultado del sobrepastoreo que elimina el combustible aportado por los pastizales), es de esperar un cambio sucesional que lleve a la “arbustificación” de los pastizales (Walker & Huntley 1982).

Las especies vegetales que se encuentran en sabanas inundables expuestas a fuegos periódicos han desarrollado adaptaciones que le permiten sobrevivir y prosperar en esos ambientes, las que van desde formas de protección de los tejidos hasta la producción de semillas adaptadas para rebrotar en ambientes quemados. Estas adaptaciones son evidentes, por ejemplo, en los espartillos (*Spartina argentinensis*), gramínea dominante en los bañados del río Dulce (Feldman & Lewis 2005).



Figura 4. Quema de pastizales en los Bañados del río Dulce iniciada por los ganaderos para obtener pastos tiernos y palatables. En la parte inferior derecha de la foto se aprecian en color oscuro áreas quemadas anteriormente.

La fauna también está bien adaptada a los incendios, razón por la cual no hay desaparición de especies por acción directa del fuego. Es posible, sin embargo, que —al menos temporalmente— pueda haber cambios en la composición específica de la fauna presente en un lugar dado, en función de cambios en la estructura de la vegetación resultantes de los incendios (Vogl 1973; Isacch *et al.* 2004). También hay algunas especies animales que se ven favorecidas por el fuego (Chebez 1994; Brown & Smith 2000; Parera 2003). Por ejemplo, los viajeros del siglo XIX señalaban repetidamente en sus crónicas que el ciervo de las pampas (*Ozotocerus bezoarticus*) prefería los lugares recientemente quemados, con pastos tiernos (Segreti 1998). Tal preferencia concuerda con el hecho demostrado de que el contenido de proteína en pastos de ambientes salinos se incrementa después del fuego, que es cuando los herbívoros los prefieren (Smith & Kadlec 1985). Este fenómeno es bien conocido por los ganaderos del río Dulce.

El efecto del fuego sobre el suelo y el ciclado de nutrientes puede ser muy significativo, dependiendo en gran medida de la temperatura que se alcance (Albanese & Anriquez 2003). En primer lugar, la combustión de la biomasa produce liberación de compuestos por volatilización y también por las corrientes de aire convectivas generadas por el fuego, las que elevan cenizas. Entre los compuestos liberados predominan los gases de invernadero, incluyendo dióxido de carbono, óxido nitroso y metano, además de otros compuestos químicamente activos, como monóxido de carbono, ácido nítrico y óxidos de azufre. Asimismo, el fuego tiene importantes efectos sobre la actividad biológica del suelo (Gonzalez *et al.* 1999; Gonzalez *et al.* 2004).

El fuego mineraliza iones de la materia orgánica edáfica, lo que se evidencia en el incremento post-fuego en pH, conductividad, calcio, magnesio, potasio, fósforo y amonio. Este fenómeno ha sido comprobado en humedales salinos dominados por especies de los géneros *Juncus* y *Spartina*, en Estados Unidos.

En estos ambientes, similares a los pastizales de Mar Chiquita, se encontró que los cambios químicos inducidos por el fuego perduraron hasta un año después del incendio (Schmalzer & Hinkle 1992). Asimismo, en las áreas quemadas queda suelo desnudo y una capa de cenizas, material que es fácilmente transportado por el agua y por el viento y que, en el caso de Mar Chiquita, puede terminar acumulándose en la laguna.

Debe tenerse en cuenta, sin embargo, que la acción de los incendios sobre los pastizales no significa un cambio permanente, sino que en la mayoría de los casos el proceso es reversible, al menos en condiciones naturales. Tanto el suelo como la vegetación pueden recuperarse, así como los nutrientes que han sido liberados (incluyendo los gases de invernadero), los que vuelven a ser fijados en la biomasa.

La frecuencia (recurrencia) a la que se producen incendios de vegetación natural varía según los distintos ambientes y está condicionada fundamentalmente por el tiempo requerido para que las plantas rebroten y la biomasa vegetal alcance el volumen necesario para ser susceptible de incendiarse. Por ejemplo, en el sur de Santiago del Estero el lapso medio entre fuego para pastizales de pasto aibe (*Elionurus muticos*) —especie asociada a áreas inundables— es de alrededor de tres años (Bravo *et al.* 2002).

En casi todas las sabanas naturales la frecuencia de los incendios espontáneos es incrementada por la acción humana. En todo el Chaco los indígenas utilizaban el fuego con mucha frecuencia para cazar y como arma durante la guerra (Bucher 1982). En la actualidad, los ganaderos de los Bañados del río Dulce incendian los pastizales nativos para favorecer el desarrollo de pastos tiernos. El efecto del aumento de la frecuencia de fuego en áreas ganaderas como la de los bañados puede ser mucho más drástico y destructivo cuando las áreas quemadas son posteriormente sobrepastoreadas debido al exceso de carga animal (Gonzalez *et al.* 2004).

3. LAGUNA MAR CHIQUITA

La laguna Mar Chiquita es el colector final de la cuenca cerrada que incluye los ríos Dulce, Primero y Segundo; el primero de ellos constituye el principal aporte. Los procesos funcionales básicos dentro del ecosistema están condicionados por factores determinantes externos que los controlan y modelan. A continuación se describen los más significativos:

- La salinidad del agua es el factor determinante en Mar Chiquita. El hecho de que el tenor salino sea además muy variable (rango conocido entre 310 y 25 g/L durante el siglo XX) agrega mayor complejidad a la dinámica del sistema, puesto que las variaciones en salinidad determinan cambios sustanciales en las condiciones fisicoquímicas y biológicas del sistema (ver capítulos 5, 7 y 8).
- Las altas concentraciones de azufre en el agua y en los sedimentos de la laguna constituyen otro factor que determina en gran medida las cadenas tróficas bacterianas asociadas a condiciones de oxígeno escaso o ausente (ver capítulo 7).
- La falta de vegetación emergente enraizada en las costas de la laguna es también muy importante. Constituye una diferencia muy marcada con respecto a las lagunas de agua dulce, en las cuales la vegetación costera es una fuente significativa de materia orgánica que, por un lado se incorpora a las cadenas tróficas (Hart & Loworna 2003) y, por otro, provee un hábitat importante para muchas especies de la fauna silvestre.
- Los aportes de agua y de nutrientes por los tributarios, tanto en lo referido al volumen como a su distribución temporal (presencia de pulsos de inundación). Estos aportes son incrementados, en el caso del río Dulce, por la inundación anual de los bañados.

La dinámica de la laguna Mar Chiquita puede ser analizada desde la perspectiva del flujo de energía y la entrada, ciclado y salida de nutrientes químicos a lo largo de la cadena trófica. Esta cadena, por la cual los seres vivos se alimentan de otros seres vivos (también llamada trama trófica, ya que por su complejidad es más pareci-

da a una red que a una cadena) permite la transferencia de energía y de componentes químicos (nutrientes).

El ciclado de nutrientes incluye no sólo transferencia por la cadena trófica sino también asimilación a la materia viva desde las formas inorgánicas presentes en la naturaleza, así como su posterior liberación (mineralización). A continuación, analizaremos cada uno de estos procesos en detalle, en la medida que lo permite la limitada información disponible para Mar Chiquita.

3.1. TRAMA TRÓFICA

Dentro de la cadena primaria, pueden definirse “eslabones”, llamados nichos tróficos. Los nichos tróficos fundamentales son: productores primarios, consumidores secundarios, detritívoros y descomponedores. Los productores primarios o autótrofos son organismos capaces de fijar la energía solar en forma de energía química y producir materia orgánica (por ejemplo, las plantas superiores, algas y bacterias fotosintéticas). Los consumidores son aquellos organismos que se alimentan de otros organismos vivos. Los detritívoros se alimentan de materia orgánica muerta. Finalmente, los descomponedores son capaces de transformar la materia orgánica muerta en compuestos minerales. Este último proceso es llevado a cabo por los microorganismos únicamente y es conocido como “mineralización”.

Dado que las variaciones en salinidad determinan grandes cambios en la trama trófica de Mar Chiquita, es conveniente analizarla en situaciones extremas que ha alcanzado la laguna: hipersalina (> 50 g/L) y mesosalina (20-50 g/L) (ver capítulos 5 y 7).

3.1.1. CONDICIÓN HIPERSALINA

Los lagos salados en condiciones extremas de salinidad se caracterizan por baja biodiversidad y tramas tróficas cortas y simples, en las que pocas especies ocupan cada nicho ecológico (productores, consumidores, predadores, detritívoros, descomponedores). Esto implica una gran diferencia con lagos de agua dulce, donde por lo general hay muchas especies en cada nivel trófico (Hammer 1986).

Con cotas por debajo de aproximadamente los 64,40 m, la salinidad de Mar Chiquita supera los 100 g/L (condición de hipersalinidad) (ver capítulos 4 y 5). En estas condiciones extremas, las tramas tróficas toman caminos diferentes de aquellas que se encuentran en situaciones más métricas. El control bacteriano de la cadena trófica se hace muy marcado, debido a la desaparición de muchas especies de algas y una simplificación general de la biodiversidad (Fig. 5).

Productores primarios: dada la ausencia de vegetación emergente en el área litoral, sumada al hecho de que la alta salinidad no es favorable para las algas verdes (clorófitas), la fotosíntesis en Mar Chiquita sería llevada a cabo fundamentalmente por microalgas cianofíceas, por un lado, y por microorganismos asociados al tapete o manto en la interfase agua-sedimento, por otro (ver capítulo 7). A la producción primaria generada en la laguna hay que agregar el aporte de materia orgánica proveniente de los ríos tributarios, que incluye desde material vegetal y peces muertos por la hipersalinidad hasta la materia orgánica disuelta y particulada (ver capítulo 7). Dependiendo del caudal de los tributarios, este aporte puede ser muy significativo.

Consumidores: en Mar Chiquita el nivel de los consumidores primarios se restringe en gran medida al zooplancton y, en particular, a *Artemia franciscana*, el camarón de la sal, que puede alcanzar densidades muy altas (Guiñazú 1949) (ver capítulo 9). La abundancia de *Artemia franciscana* y la disminución de las algas verdes causada por la hipersalinidad puede llevar a un aumento de la transparencia del agua, lo que a su vez permite una mayor penetración de la luz y un incremento de la fotosíntesis bacteriana en los sedimentos de aguas poco profundas (tapete), que ocupan grandes extensiones de la laguna en períodos de aguas bajas.

A nivel de consumidores de segundo orden los flamencos son muy importantes, ya que pueden alcanzar altos niveles poblacionales en Mar Chiquita, sobre todo el flamenco austral (*Phoenicopterus chilensis*). Estas aves ingieren grandes cantidades de zooplancton, particularmente *Artemia* (además de otros ítems, in-

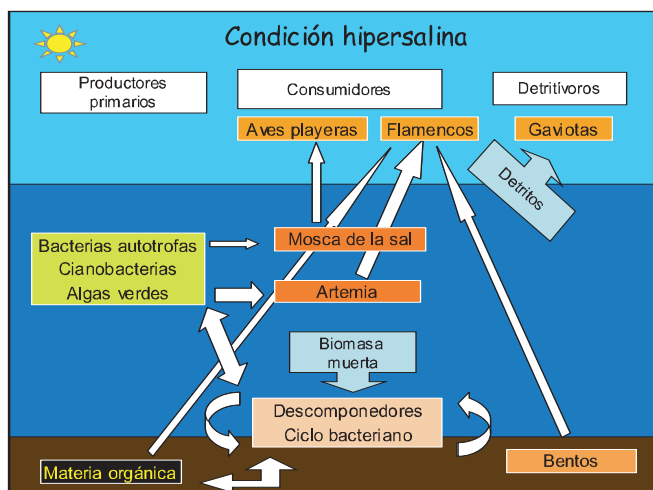


Figura 5. Esquema simplificado de la trama trófica de Mar Chiquita en condiciones de alta salinidad.

cluyendo fitoplancton, materia orgánica de los sedimentos, etc.; ver capítulo 15). De acuerdo con lo planteado por Hurlbert *et al.* (1986), los flamencos reemplazarían a los peces en el nicho de planctívoros en ambientes de alta salinidad.

Una cadena trófica importante en condiciones de alta salinidad se origina en las acumulaciones de algas y otros detritos orgánicos sobre las costas y las aguas someras de la laguna, donde se desarrollan las larvas de la mosca de la sal (*Ephydra* sp.). Los adultos de esta mosca emergen durante la estación cálida y llegan a ser muy abundantes. Constituyen el alimento preferido del chorlo nadador (*Steganopus tricolor*), el que en condiciones de hipersalinidad puede llegar a ser extremadamente abundante (ver capítulo 16).

Detritívoros: este grupo funcional incluye, sobre todo, las gaviotas, que se alimentan en gran medida de restos animales sobre las playas.

Descomponedores: la descomposición de la materia orgánica en Mar Chiquita está afectada por la extrema salinidad de sus aguas y la falta de oxígeno asociada, factores que pueden demorar o aun inhibir dicha descomposición. Bajo condiciones anóxicas, las bacterias desarrollan procesos de descomposición anaeróbicos

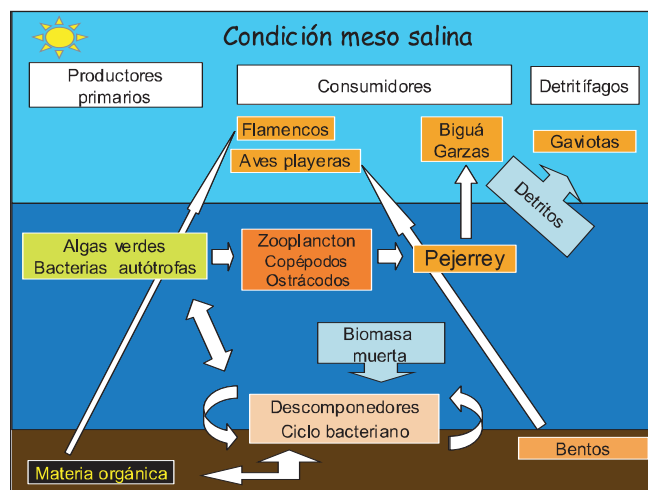


Figura 6. Esquema simplificado de la trama trófica de Mar Chiquita en condiciones de baja salinidad.

basados en el azufre como receptor de electrones (ver Cuadro 2). Consecuentemente, hay acumulación de materia orgánica y de sulfuro de hierro, lo que da el típico color negro al fango (Durigneux 1978; Jellison *et al.* 1996) (ver capítulo 7).

3.1.2. CONDICIÓN MESOSALINA

En las condiciones de aguas altas y menor salinidad que predominaron desde la década de 1970 Mar Chiquita adquirió características ecológicas más parecidas a las lagunas pampeanas de agua dulce. Entre los factores determinantes más significativos se incluyen una disminución marcada de la salinidad y un incremento de nivel que determinó que las playas saladas y saladillos fueran cubiertos, redisolviendo la sal del suelo. Asimismo, se registraron aportes excepcionales de nutrientes y de materia orgánica provenientes de los ríos tributarios.

En términos generales, la aparición de condiciones mesosalinas favorecieron un aumento en la diversidad y complejidad funcional de la laguna Mar Chiquita (Fig. 6). Los principales cambios en la trama trófica resultantes incluyen la aparición de algas filamentosas que se acumulan en la playa, hecho que sugiere un aumento de la abundancia y la diversidad de algas verdes en relación con las cianofíceas (ver capítulo 7).

También aparece *Ruppia maritima*, planta superior sumergida que se vuelve abundante en algunos lugares de la costa donde hay entrada de agua dulce, como en el área del arroyo Saladillo (ver capítulo 7). El desarrollo de praderas sumergidas de *Ruppia* atrae aves herbívoras, particularmente gallaretas y cisnes.

Entre los consumidores primarios, aumenta la diversidad del zooplancton, en especial rotíferos, copépodos y ostracodos (ver Capítulo 7), mientras que *Artemia franciscana* desaparece casi totalmente.

Entre los consumidores secundarios, aumentan los insectos predadores, sobre todo de la familia Corixidae (Hemiptera) (ver capítulo 7). Sin embargo, el cambio más drástico en este nivel trófico es la dispersión del pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) por toda la laguna (ver capítulo 12). El desarrollo de una biomasa muy considerable de pejerrey, predador ubicado en la parte más alta de la cadena trófica, sin dudas produjo cambios sustanciales tanto en la trama trófica como en el ciclado de nutrientes. Lamentablemente, sólo se dispone de información fragmentaria al respecto. Es posible, por ejemplo, que el pejerrey pueda haber acelerado la desaparición de *Artemia* (aunque sin dudas el factor salinidad también tuvo influencia) y que también haya favorecido una multiplicación del fitoplancton al alimentarse de su consumidor principal, el zooplancton. Asimismo, la abundancia del pejerrey determinó un aumento marcado de las

aves piscívoras, sobre todo el biguá y las especies de garzas (ver capítulo 14).

3.1.3. CICLO BACTERIANO

O CADENA TRÓFICA MICROBIANA

Debe tenerse en cuenta que en ambientes acuáticos y sobre todo en aquellos hipersalinos, una gran parte del flujo de energía y de nutrientes pasa a través de las bacterias, fundamentalmente la producción primaria (incorporación a la biomasa) y la descomposición (mineralización). Este flujo cerrado dentro del componente bacteriano ha sido denominado *ciclo bacteriano* (*bacterial loop*, en inglés) o cadena trófica microbiana (ver Cuadro 1) (Fenchel *et al.* 1998).

Por lo tanto, un sistema hipersalino puede ser biológicamente muy productivo aunque carezca de organismos multicelulares. Este aspecto fue ignorado por mucho tiempo, y sólo recientemente se le ha dado la importancia que merece (Fenchel *et al.* 1998).

3.1.4. IMPORTANCIA DE LA RESUSPENSIÓN DE SEDIMENTOS

Al estudiar los ciclos biogeoquímicos en Mar Chiquita debe tenerse en cuenta que este lago es muy superficial, por lo que los sedimentos del fondo se encuentran a muy poca profundidad en la mayor parte de la laguna. Esta poca profundidad determina que la interacción entre la columna de agua y los sedimentos sea muy dinámica, en la cual predomina un proceso

Cuadro 1. El ciclo bacteriano

Gracias a su enorme plasticidad metabólica, las bacterias desarrollan varios procesos clave en la dinámica de los nutrientes y de la energía del sistema, entre los que se incluyen al menos los siguientes (Fenchel *et al.* 1998):

- a) captación y almacenamiento de energía solar en forma de energía química en la materia orgánica (fotosíntesis, autotrofia, tanto con disponibilidad como en ausencia de oxígeno);
- b) asimilación de nutrientes inorgánicos a la materia orgánica, incluyendo la fijación bacteriana del nitrógeno atmosférico;
- c) reducción de compuestos oxidados de nitrógeno y azufre como producto lateral de la respiración anaeróbica;
- d) liberación de energía almacenada en forma de energía química, tanto en sustancias orgánicas (heterotrofia, respiración) como inorgánicas (litotrofia). La heterotrofia puede ser aeróbica (si se desarrolla en medios con oxígeno disponible) o anaeróbica (cuando tiene lugar en medios sin oxígeno disponible).

permanente de sedimentación y resuspensión. Esta característica implica una gran diferencia con los lagos de mayor profundidad, en los cuales los sedimentos profundos están muy poco expuestos a perturbaciones que originen resuspensión (Scheffer 2004).

Los factores más importantes que determinan la resuspensión son los vientos, las variaciones de nivel y la actividad de la fauna. En lagos superficiales, la base de las olas generadas por los vientos llega a estar en contacto con el sedimento del fondo, generando turbulencias importantes. Las grandes variaciones de nivel asociadas a lagos someros (poco profundos) como Mar Chiquita hace que la línea de costa se desplace grandes distancias, aun con leves variaciones de nivel, cubriendo y exponiendo alternativamente amplias áreas de playa. La influencia de la fauna se da fundamentalmente por la actividad de los peces removedores del fondo. En Mar Chiquita este factor no es importante, dado que el pejerrey, único pez que se ha difundido en la laguna, no tiene ese tipo de conducta. En cambio, las aves acuáticas y, sobre todo, los flamencos, pueden actuar como importantes agentes de remoción, sobre todo cuando forman grandes colonias (ver capítulo 15).

Tanto la remoción frecuente como la poca profundidad determinan no sólo la resuspensión de partículas sino también las variaciones marcadas en la disponibilidad de oxígeno. Tal variación puede determinar complejos efectos de oxidación –reducción e inmovilización y liberación de nutrientes– sobre todo con el fósforo (ver más adelante).

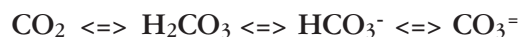
3.2. CICLOS BIOGEOQUÍMICOS

En esta sección analizamos las fuentes de entrada, las formas de ciclado y el posible destino final de los principales nutrientes biológicos en Mar Chiquita.

Dado que la información disponible es muy limitada, se incluyen conceptos derivados de lo que se conoce sobre otros lagos salados del mundo (Hammer 1986). En Mar Chiquita los nutrientes pueden ingresar en el sistema desde la atmósfera o por el aporte de los ríos tributarios. Dada su condición de cuenca cerrada, la salida del sistema sólo puede darse por inmovilización y enterramiento en los sedimentos (a partir de los cuales se puede reconstruir la historia ambiental del lugar, como se detalla en el capítulo 3) o por liberación a la atmósfera en forma gaseosa. En esta sección nos restringimos a aquellos nutrientes de mayor importancia, tanto por su significado biológico como por sus implicancias ambientales, incluyendo carbono, nitrógeno, fósforo y azufre. Para cada nutriente se considera la forma de entrada en el sistema, la asimilación y el reciclado en los organismos vivos y, finalmente, el mecanismo por el cual es eliminado o inmovilizado en el sistema¹.

3.2.1 CARBONO

Fuente: el reservorio del carbono es la atmósfera, donde se encuentra como dióxido de carbono (CO₂), el estado de mayor oxidación posible. En el agua, el dióxido de carbono es muy soluble y se generan varias formas químicas de carbono inorgánico que coexisten. Ellas son: dióxido de carbono, ácido carbónico, bicarbonato y carbonatos. Estas formas se encuentran en equilibrio dando lugar a un sistema buffer (de amortiguación química) por el cual las proporciones se mantienen relativamente constantes y tienden a mantener el pH constante (Wetzel 2001). En ecuaciones químicas, se expresa de la siguiente forma:



Las proporciones en las que se encuentran estos compuestos en el agua pueden cambiar en función de su pH. Los carbonatos aumentan en aguas más alcalinas

¹ Se entiende por inmovilización la inaccesibilidad del nutriente para ser asimilado por los seres vivos e incorporado a las cadenas tróficas. También es llamado litificación cuando los nutrientes terminan formando parte de sedimentos inorgánicos que pasan a minerales sedimentarios. El concepto tiene un sentido más amplio del que usualmente se le da en microbiología de suelos, donde se entiende que un nutriente está inmovilizado cuando forma parte de la biomasa microbiana.

(pH alto) y, a la inversa, el ácido carbónico se incrementa en aguas más ácidas (pH bajo).

Es importante también tener en cuenta que en esta reacción de equilibrio los carbonatos no son solubles y precipitan, pero pueden volver a disolverse si el pH cambia debido a diversos factores que alteren el equilibrio mencionado (Wetzel 2001).

En el caso de Mar Chiquita, las aguas tienen por lo general un pH alto, lo que favorece una mayor abundancia de carbonatos, que precipitan en forma de cristales de calcita. Este proceso se acentúa en períodos de aguas bajas y alta salinidad, lo que queda evidenciado en la mayor proporción de carbonatos en los sedimentos, tal como se analiza en detalle en el capítulo 5.

Cuadro 2. Reducción - Oxidación

La idea central que conecta el concepto de potencial redox con los ciclos biogeoquímicos es el hecho de que casi toda la energía usada por los seres vivos se acumula y se libera de la materia orgánica por medio de reacciones de reducción-oxidación. Originalmente, el término oxidación significaba la adición de oxígeno o la remoción de hidrógeno y, a la inversa, la reducción era entendida como la remoción de oxígeno o la adición de hidrógeno. En la actualidad, estos términos se usan en un sentido más general, e implican transferencia de electrones. Bajo este nuevo concepto, se entiende por oxidación la pérdida de electrones (haciendo al átomo positivo: catión) y por reducción, la ganancia de electrones (haciendo al átomo negativo: anión) (Fenchel *et al.* 1998).

Para que haya una reacción redox debe darse un balance entre los electrones cedidos y los recibidos. Por lo tanto, para que un compuesto sea oxidado y libere energía (con cesión de electrones), otro debe ser reducido (con ganancia de electrones). Si no tenemos un par redox (dador y receptor de electrones), la reacción no se produce. Esto es lo que sucede con una linterna, por ejemplo. Mientras no se cierra el circuito no hay posibilidad de transferencia de electrones resultantes de la reacción redox entre los componentes químicos de la pila. Recién cuando apretamos el interruptor, la lamparilla se iluminará.

El proceso de reducción requiere energía, mientras que el de oxidación libera energía. La energía requerida para la reducción (llamado salto energético) o, por el contrario, la energía liberada por la oxidación, varían según los compuestos químicos. Esto hace que, dependiendo de los compuestos que intervienen en el par redox, se dé una diferencia ("rendimiento" energético) entre la energía requerida para reducir y la energía liberada por oxidación, diferencia que puede ser usada por los seres vivos para su metabolismo (Fig. 7). Por ejemplo, para obtener energía química de los azúcares, los organismos oxidan los hidratos de carbono (dador de electrones) reduciendo el oxígeno elemental a dióxido de carbono.

La energía obtenida de la oxidación es mayor que la requerida para la reducción. Por el contrario, para almacenar energía los organismos reducen el dióxido de carbono mediante la oxidación del oxígeno del agua. Como en este caso el balance energético es negativo (se necesita más energía para reducir el CO₂ que para oxidar el oxígeno) las plantas deben obtener la energía del sol a través de la fotosíntesis, transformando la energía lumínica en energía química potencial almacenada en los hidratos de carbono. El oxígeno es el elemento que comparativamente requiere menos energía para ser reducido, por lo que es el oxidante por excelencia (de allí su nombre). Cuando hay carencia de este elemento (anoxia) las bacterias usan otros aceptores de electrones alternativos, en orden decreciente de acuerdo con su rendimiento energético. En escala decreciente, después del oxígeno siguen los nitratos, luego los sulfatos y, en tercer término, el dióxido de carbono, el cual es reducido a metano (metanogénesis) (Fig. 7). En ambientes acuáticos donde los sulfatos son muy abundantes, como es el caso de Mar Chiquita, el proceso oxidativo predominante en condiciones de anoxia es la reducción del sulfato, mediante el cual el azufre actúa como aceptor de electrones y es reducido a sulfuro de hidrógeno, gas con el característico olor a huevos podridos. La presencia de microorganismos especialmente adaptados para facilitar los distintos procesos redox alternativos es, por lo tanto, fundamental para determinar la capacidad de un ecosistema de desarrollar los ciclos biogeoquímicos que se analizan en este capítulo.

Asimilación: el carbono es incorporado a la materia orgánica de los productores primarios (plantas superiores, algas, y bacterias) a través de la fotosíntesis.

Ciclado: el carbono se cicla a partir de los productores primarios siguiendo la cadena trófica ya descrita. El retorno del carbono orgánico a su forma inorgánica (mineralización) se da mediante la descomposición de la materia orgánica y la respiración de los seres vivos, siendo liberado como dióxido de carbono que se solubiliza en el agua y eventualmente es liberado a la atmósfera (Fig. 8).

Cuando el oxígeno está disponible, este elemento actúa como aceptor de electrones para la respiración microbiana y permite una eficaz descomposición de la biomasa (Fig. 7). En cambio, en situaciones de carencia de oxígeno (anoxia) las bacterias utilizan otros elementos como aceptores de electrones para obtener energía en el proceso de descomposición y respiración (Fig. 7). En ambientes donde el sulfato es abundante, como es el caso de Mar Chiquita, la reducción del sulfato es el proceso predominante en la degradación anóxica de la materia orgánica, frente al cual la metanogénesis (producción de metano) es casi inexistente debido a su menor eficiencia (Fig. 7). Por lo tanto, y a diferencia de otros humedales no salinos con baja concentración de sulfatos, en lagos como Mar Chiquita es de esperar que no haya una producción significativa de metano, ya que las bacterias metanogénicas están en desventaja competitiva frente a las bacterias que reducen el sulfato (Schonheit *et al.* 1982; Lovely & Klug 1983). Este hecho es muy importante por cuanto el metano es uno de los así llamados “gases de invernadero” responsable del calentamiento global (Fenchel *et al.* 1998), con una capacidad reactiva muy superior a la del dióxido de carbono.

Inmovilización: el carbono inorgánico puede quedar inmovilizado en los sedimentos, sobre todo en forma cristalizada de carbonato de calcio (calcita). El carbono orgánico también tiende a acumularse en los sedimentos con la materia orgánica que se va depositando. La deposición y la acumulación de materia orgánica

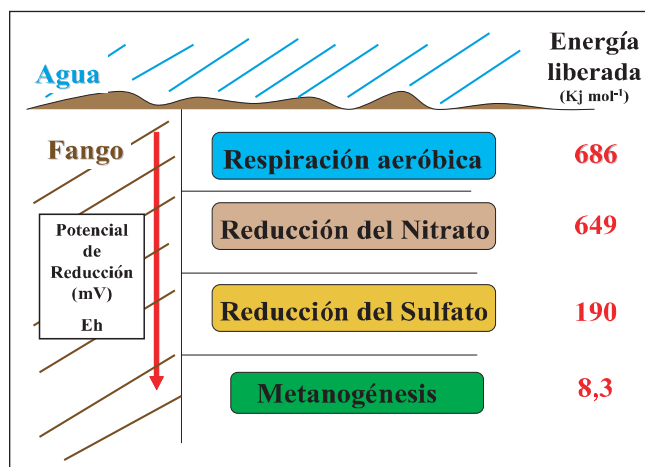


Figura 7: Rendimiento energético (energía liberada en Kj mol^{-1}) en reacciones redox, según procesos aeróbicos o anaeróbicos. Se aprecia que la reducción del oxígeno resulta en el mayor rendimiento energético, seguida por la del nitrato, los sulfatos y la metanogénesis. Dado que en Mar Chiquita el nitrato es escaso, la reducción del sulfato es el proceso dominante en condiciones de anoxia. El potencial de reducción (Eh) indica la capacidad del medio para reducirse (ganar electrones) (se expresa en millivolts $-\text{mV}$). A medida que se pasa de la superficie a la profundidad de los sedimentos, Eh decrece (flecha roja), ya que el medio va pasando de más oxidado a más reducido (hay más electrones en solución liberados por los procesos de reducción).

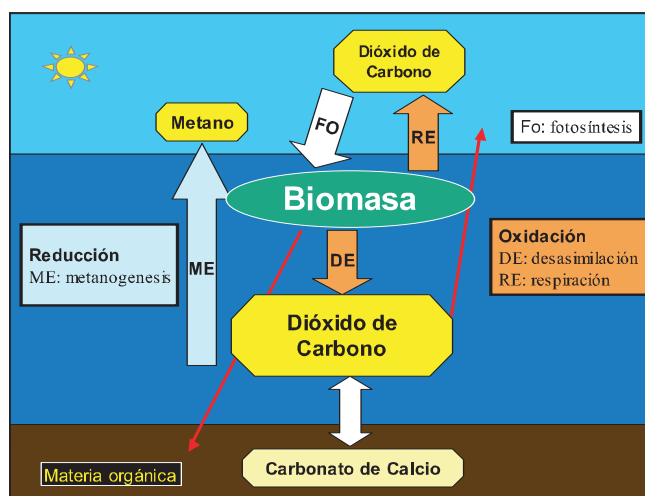


Figura 8. Ciclo del Carbono en humedales. La reducción del dióxido de carbono a metano ocurre solo en ocasiones de anoxia y escasez de sulfatos. Parte del carbono se acumula en sedimentos en forma de materia orgánica parcialmente descompuesta y como carbonatos inorgánicos. La inmovilización del dióxido de carbono en compuestos minerales, como el carbonato de calcio, es un proceso reversible que depende del pH del agua (ver texto).

nica es importante en las condiciones anóxicas de los lagos salados. Se ha observado que el enterramiento de la materia orgánica en los sedimentos de ambientes salinos está asociado a la reducción del sulfato en condiciones anóxicas (Mitsch & Gosselink 1993). Cuando la materia orgánica es cubierta por acumulación superpuesta de sedimentos puede llegar a fosilizarse y, a lo largo del tiempo geológico, puede dar lugar a la formación de alquitranes y de petróleo, como se ha demostrado en el Mar Muerto (Hammer 1986). Asimismo, el carbono orgánico presente en los sedimentos permite a los investigadores reconstruir condiciones ambientales pasadas (ver capítulo 3).

3.2.2 NITRÓGENO

El nitrógeno es a menudo el factor más limitante en suelos inundables y en humedales. También ha sido mencionado como limitante en marismas saladas (Mitsch & Gosselink 1993). El ciclo del nitrógeno es el más complejo de los ciclos biogénicos, debido a la gran capacidad reactiva de este elemento, el cual presenta muchas valencias y condiciones de reducción-oxidación, lo que facilita la diversidad de tipos de vías metabólicas en las que interviene.

Fuente: el gran depósito del nitrógeno es la atmósfera, donde se encuentra en forma elemental, no reactiva químicamente. Las vías de entrada naturales del nitrógeno en los ecosistemas acuáticos y terrestres incluyen: a) la fijación biológica bacteriana (ver capítulo 7), b) la precipitación en la lluvia, favorecida por las descargas eléctricas que oxidan al nitrógeno del aire y c) el aporte por los ríos tributarios en forma de materia orgánica disuelta y particulada. El nitrógeno también puede provenir del aporte de aves coloniales. En Mar Chiquita y los Bañados del río Dulce son frecuentes las grandes colonias de la garza bueyera, especie que se alimenta en los campos vecinos y que regresa por la noche a las colonias (Frederick & Powell 1994) (ver capítulo 14).

Se ha documentado que la fijación bacteriana de nitrógeno es el mecanismo más importante de fijación en marismas salinas. Las algas cianofíceas también

son importantes fijadoras libres (no simbioses) (Mitsch & Gosselink 1993) (ver capítulo 7).

A estas fuentes naturales debe agregarse la precipitación atmosférica de nitrógeno en distintas formas (amonio, óxidos de nitrógeno y nitrógeno orgánico disuelto y particulado) que es originada por actividades humanas, incluyendo la quema de combustibles fósiles, el uso de productos agrícolas (fertilizantes y desechos de ganadería), incendios de bosques y pastizales, etc. (Swackhamer *et al.* 2004).

Ciclado: el nitrógeno atmosférico es tomado del aire e incorporado a la materia orgánica por las bacterias fijadoras del nitrógeno. Los organismos capaces de realizar este proceso en ambientes acuáticos incluyen fundamentalmente a las algas cianofíceas y a las bacterias. El nitrógeno de la materia orgánica se transfiere entre organismos a través de la cadena trófica. Durante la descomposición de la materia orgánica (cuerpos muertos y excreciones), el nitrógeno (predominantemente en forma de proteína) es transformado a amonio (*amonificación*). Es importante tener en cuenta que la amonificación no puede darse sin un proceso paralelo de descomposición de la materia orgánica, con liberación de dióxido de carbono y obtención de energía para la comunidad bacteriana. En otras palabras, la producción de amonio es totalmente dependiente de la mineralización del carbono orgánico (Fenchel *et al.* 1998).

El amonio liberado puede ser asimilado nuevamente en forma directa por los seres vivos (algas, plantas, hongos y bacterias) para incorporarlo a su biomasa. Otra vía alternativa es la inmovilización en partículas de suelo cargadas negativamente a través del intercambio de iones. También puede ser oxidado a nitritos primero y a nitratos después por bacterias que obtienen energía de este proceso, el cual es conocido como *nitrificación*. El nitrato resultante es muy soluble y se dispersa rápidamente en los ecosistemas acuáticos.

El nitrato puede ser reducido nuevamente a nitrógeno elemental y a amonio por las bacterias a través de dos procesos paralelos, pero funcionalmente diferen-

tes. El primero es la *reducción asimilativa del nitrógeno*, por el cual las plantas reducen el nitrato a amonio y lo incorporan a su biomasa, para lo que deben realizar un gasto de energía metabólica. El segundo proceso es conocido como *denitrificación* (también denominado *reducción respiratoria anóxica* o *reducción desasimilativa*), por el cual el nitrato es usado como oxidante (aceptor de electrones), siendo reducido a nitrógeno elemental (y liberado a la atmósfera) (Fig. 9). La denitrificación es un proceso que depende de: a) condiciones de anoxia y b) disponibilidad para las bacterias de un sustrato de materia orgánica para descomponer, ya que parte de la energía generada por la oxidación de la materia orgánica debe ser usada en la reducción del nitrato a nitrógeno. La denitrificación es un proceso muy importante desde el punto de vista ecológico, por cuanto completa el ciclo del nitrógeno retornándolo a la atmósfera en forma elemental, en un camino inverso al de la fijación (Groffman 1994). Se ha demostrado que la denitrificación es un camino muy significativo de pérdida de nitrógeno de las marismas salinas (Mitsch & Gosselink 1993).

La denitrificación tiene aún mayor importancia en los tiempos actuales, por cuanto compensa el constante aumento de nitrógeno en los ecosistemas, resultante del uso masivo de fertilizantes nitrogenados (Swackhamer *et al.* 2004). El nitrógeno también puede ser exportado de Mar Chiquita en la biomasa de las aves migratorias (Frederick & Powell 1994) y por la pesca del pejerrey.

Inmovilización: el nitrógeno también puede quedar inmovilizado en la materia orgánica cubierta por los sedimentos y posteriormente fosilizada. No obstante, la solubilidad de sus compuestos oxidados y la naturaleza gaseosa de sus formas reducidas facilitan la liberación de los sedimentos en condiciones favorables.

3.2.3 FÓSFORO

Fuente: el depósito del fosfato inorgánico es la corteza terrestre (rocas y suelo). En Mar Chiquita el fósforo se incorpora por la liberación desde los sedimentos y por el aporte de los ríos tributarios, tanto en forma de fósforo orgánico (materia viva, materia orgánica

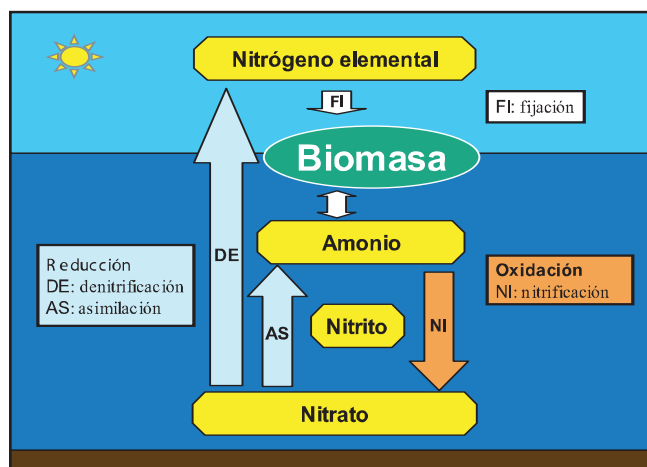


Figura 9. Ciclo del nitrógeno en humedales salinos. El nitrógeno elemental es oxidado a diferentes compuestos hasta transformarse en nitrato. El nitrato puede ser reducido nuevamente a nitrógeno elemental y a amonio mediante la reducción asimilativa del nitrógeno o la denitrificación (ver texto). La denitrificación es un proceso que depende de condiciones de anoxia y disponibilidad de un sustrato.

particulada y materia orgánica disuelta) como inorgánico (particularmente fosfatos solubles y adsorbidos en arcillas). Una proporción mucho menor puede provenir del polvo y de los gases atmosféricos. Otra fuente potencialmente significativa es el aporte de aves coloniales que se alimentan fuera del área de la laguna, ya que sus deyecciones contienen fósforo. (Frederick & Powell 1994; Wetzel 2001). Las garzas bueyeras pueden ser muy importantes en ese sentido en Mar Chiquita (ver capítulo 14).

Ciclado: el ciclo del fósforo en la laguna es relativamente simple. El fósforo inorgánico en el agua se da en una sola forma (fosfato) y es interconvertido de la forma orgánica a inorgánica, sin presentar procesos redox. El fósforo es un nutriente clave que limita la producción primaria en muchos ambientes acuáticos. Esto es evidente si tenemos en cuenta la estequiometría (proporción) de los elementos presentes en la biomasa del plancton. Mientras el fósforo generalmente constituye alrededor de 1% del citoplasma, en el ambiente físico se encuentra en una proporción muchísimo menor. No obstante, se considera que en los lagos salados es abundante y por lo general no sería limitante (Hammer 1986), aunque la real disponibilidad

dad del fósforo es difícil de estimar por cuanto la disponibilidad en el agua resulta de reacciones complejas entre el fosfato disuelto y distintos compuestos de fósforo presentes en los sedimentos (Wetzel 2001).

En la actualidad el aporte de fósforo generado por las actividades humanas puede ser muy significativo y frecuentemente supera a las fuentes naturales. Se origina en los desechos urbanos, las actividades agrícolas (fertilización) y ganaderas, y la industria. Los desechos urbanos son ricos en fósforo, particularmente las aguas cloacales con detergentes. Debe recordarse que el tratamiento primario de las aguas cloacales no elimina los nutrientes inorgánicos como el fósforo, los que, por lo tanto, son eliminados en napas y cursos de agua, desde donde pueden llegar a los lagos.

Las plantas, algas y bacterias fotosintetizadoras absorben rápidamente el fosfato disuelto en el agua. Los excrementos animales, así como los animales muertos, devuelven el fósforo inorgánico al ambiente, además de fosfato orgánico en forma de células microbianas. Toda esta materia orgánica es descompuesta por bacterias.

Inmovilización: a pesar de que en los seres vivos se han desarrollado mecanismos muy eficientes de reciclado del fósforo, en los ambientes acuáticos este elemento termina inevitablemente inmovilizado en forma de fosfatos minerales y acumulado en los sedimentos del fondo (Wetzel 2001). En otras palabras, en general hay mayor acumulación que liberación de fósforo en los sedimentos, por lo que hay una permanente acumulación de este nutriente.

El fósforo sedimenta en forma de compuestos inorgánicos por adsorción en arcillas y por la coprecipitación con hierro y manganeso, así como con carbonatos. También se incorpora a los sedimentos en forma de fósforo orgánico que se encuentra en la materia orgánica.

Un mecanismo muy importante de inmovilización del fósforo es el “entrampamiento” por combinación con el hierro. Este proceso se da únicamente en con-

diciones de disponibilidad de oxígeno y consiste en la combinación del hierro oxidado (férrico) con fósforo para dar fosfato de hierro.

Otro mecanismo de inmovilización del fósforo se da con pH elevado, cuando se produce fosfato de calcio insoluble que forma la base del mineral apatita. Asimismo, y como fue mencionado anteriormente, el pH elevado determina la formación de carbonato de calcio, con el cual precipitan fosfatos asociados (Wetzel 2001).

El proceso inverso de liberación de los fosfatos de hierro insolubles se da cuando hay carencia de oxígeno en los sedimentos. Dado que la unión del hierro con el fósforo es sólo posible en condiciones aeróbicas donde el oxígeno permite la oxidación del hierro, la anoxia determina que el hierro férrico (insoluble) sea reducido a hierro ferroso (soluble) por acción bacteriana y, en consecuencia, tanto el hierro como el fósforo vuelven a estar disueltos y disponibles para los procesos biológicos.

En el caso de Mar Chiquita y otros lagos salados, hay otro fenómeno químico asociado que facilita la liberación de fósforo desde los sedimentos. En sedimentos con alto contenido de materia orgánica, la oxidación respiratoria de la misma por bacterias produce sulfuro de hidrógeno, compuesto que se combina con el óxido ferroso para dar sulfuro de hierro insoluble (ver sección 3.2.4.). Este proceso reduce la disponibilidad del hierro que puede inmovilizar el fósforo y, por lo tanto, facilita su liberación. Se ha comprobado que la producción de sulfuro de hierro lleva a una liberación más eficiente del fósforo que la reducción bacteriana del hierro (Wetzel 2001).

El hecho de que Mar Chiquita sea un lago muy superficial agrega un nivel mayor de complejidad a la interacción entre el fósforo disponible en el agua y el inmovilizado en los sedimentos. En efecto, dado que los sedimentos situados a poca profundidad ocupan la mayor parte del área de la laguna, las condiciones de disponibilidad o falta de oxígeno cambian con mucha

este proceso son conocidas como las bacterias púrpuras y las bacterias verdes del azufre, las que difieren en el color de los pigmentos fotosintéticos que utilizan (Fenchel *et al.* 1998). La fotosíntesis bacteriana puede ser un proceso muy importante en lagos salados (ver capítulo 7).

Inmovilización: El azufre puede quedar inmovilizado en los sedimentos en forma de materia orgánica. Asimismo, el sulfuro de hidrógeno producido por reducción microbiana del sulfato puede combinarse con el hierro en condiciones anóxicas, dando sulfuro de hierro insoluble que precipita. En Mar Chiquita, el sulfuro de hierro da el típico color negro al fango de la laguna. El sulfuro de hierro puede ser oxidado (para obtener energía) por las bacterias cuando el oxígeno llega a los sedimentos debido a los fuertes vientos y oleaje.

4. VISIÓN ECOLÓGICA INTEGRADA

En las secciones previas se han analizado las principales características funcionales y dinámicas de los dos grandes subsistemas que integran la reserva de Mar Chiquita: los Bañados del río Dulce y la laguna Mar Chiquita. De esta revisión surgen los siguientes factores comunes integradores:

- a) La existencia de los bañados depende de las inundaciones anuales del río Dulce. Los bañados amortiguan y extienden en el tiempo el pulso de inundación que los atraviesa en forma de inundación laminar o “lago móvil”.
- b) Las inundaciones anuales determinan en gran medida la existencia de incendios recurrentes en los pastizales, factor que condiciona entre otras cosas la estructura y la composición de la vegetación y la liberación de nutrientes al sistema.
- c) Los bañados aportan nutrientes a la laguna, que son incorporados a su trama trófica.
- d) Todo el sistema está caracterizada por una gran variabilidad en cuanto a los aportes hídricos que re-

cibe, tanto a nivel de períodos cortos como de grandes ciclos, como lo evidencian los registros del siglo XX y las inferencias paleolimnológicas. Esta variabilidad puede ser afectada e incrementada por la intervención humana, sobre todo a través de la apropiación y el control del aporte hídrico en los tributarios del sistema.

Uno de los aspectos fundamentales a tener en cuenta al sintetizar la ecología de Mar Chiquita es que se trata de un sistema pulsátil y variable, que depende fundamentalmente de un aporte de agua externo. De acuerdo con lo que se ha visto en este capítulo, la dinámica de la laguna es diferente en períodos de aguas altas o aguas bajas. En épocas de alto nivel y baja salinidad, Mar Chiquita se asemeja a una laguna pampeana típica, situación que se refleja en la dispersión del pejerrey por toda la laguna (Ringuelet 1975; Grosman 2002). En cambio, en los períodos de aguas bajas Mar Chiquita se comporta como un típico lago salado (Hammer 1986).

La experiencia mundial indica que al manejar los sistemas variables y pulsátiles es más racional adecuarse a ellos que tratar de controlarlos. El endicamiento de los ríos y su aislamiento del valle de inundación, tal como ha ocurrido por ejemplo con el Danubio en Europa y el Mississippi en los Estados Unidos, han terminado en inundaciones catastróficas y en una pérdida radical de la pesca, para citar algunos problemas (Abramovitz 1996). La tendencia actual es revertir esa visión y tratar de devolverle a los ecosistemas acuáticos su capacidad de pulsar en forma natural, así como asegurarles un caudal mínimo para el mantenimiento de su biodiversidad y funcionalidad ecológica (caudal ecológico).

Un ejemplo de esta nueva perspectiva lo constituye la política actual de los Estados Unidos tendiente a recuperar los ritmos naturales de los humedales. El caso más notorio es el del área protegida de los Everglades en Florida, humedal en el que –tal como se verifica en Mar Chiquita– la inundación en lámina juega un rol muy importante en el mante-

nimiento de su vegetación, biodiversidad y dinámica. En la actualidad se están implementando obras de ingeniería destinadas a revertir sistemas de canalización (también construidas por ingenieros hace algunas décadas) con el fin de devolver al menos parte de la dinámica natural del río (Davis *et al.* 1994).

Visto desde la perspectiva opuesta, la supresión del régimen de inundaciones, del fuego y de las variaciones anuales en el nivel de la laguna resultaría en cam-

bios de gran magnitud en la estabilidad a largo plazo del sistema. Por ejemplo, y de acuerdo con lo que se ha visto en este capítulo, sin las inundaciones anuales la vegetación de los bañados desarrollaría un proceso sucesional que la llevaría a una estepa de arbustos salinos muy similar a la que existe en las Salinas Grandes de Córdoba (ver capítulo 10). Además, la laguna perdería el aporte de materia orgánica con alto contenido de fibras y la capacidad de humificación asociada, lo que es importante para la generación de sus fangos característicos.

BIBLIOGRAFÍA

- ABRAMOVITZ J.N. (1996). Imperiled waters, impoverished future: The decline of freshwater ecosystems. *World Watch Institute*, Washington.
- ALBANESE A. & ANRIQUEZ A. (2003). El fuego y el suelo. En: Fuego en los ecosistemas argentinos (eds. Kunst C.R., Bravo S. & Panigatti J.L.). *INTA*, Santiago del Estero.
- BRAVO S., KUNST C., GIMENEZ A. & MOGLIA G. (2002). Fire regime of a *Elionorus muticus* Spreng. savanna, western Chaco region, Argentina. *International Journal of Wildland Fire*, 10:65-72.
- BROWN J.K. & SMITH J.K. (2000). Wildland Fire in Ecosystems. *U.S. Department of Agriculture. Forest Service. Rocky Mountain Research Station*, Fort Collins, Colorado, U.S.A.
- BUCHER E.H. (1982). Chaco and Caatinga: South American arid savannas, woodlands and thickets. En: Ecology of tropical savannas (eds. Huntley B. & Walker B.), pp. 48-79. *Springer Verlag*, London.
- CHEBEZ J.C. (1994). Los que se van. Especies argentinas en peligro. *Albatros*, Buenos Aires.
- CRAMER G.R.I. (2002). Calcium-sodium interactions under salinity stress. En: Salinity. Environment-Plants-Molecules (eds. Läuchli A. & Lüttge U.). *Kluwer Academic Publishers*, Wageningen.
- DAVIS S.M., OGDEN J.C. & (eds.) (1994). Everglades. The Ecosystem and its Restoration. *St. Lucie Press*, Boca Raton, Florida.
- DURIGNEUX J. (1978). Composición Química de las Aguas y Barros de la Laguna Mar Chiquita en la Provincia de Córdoba. *Miscelánea, Academia Nacional de Ciencias (Córdoba, Argentina)*, 59:3-12.
- FELDMAN S.R. & LEWIS J.P. (2005). Effects of fire on the structure and diversity of a *Spartina argentinensis* grassland. *Applied Vegetation Science*, 8:77-84.
- FENCHEL T., G.M. K. & BLACKBURN T.H. (1998). Bacterial Biogeochemistry: the Ecophysiology of Mineral Cycling. Second edn. *Academic Press*, San Diego.
- FREDERICK P.C. & POWELL G.V.N. (1994). Nutrient Transport by Wading Birds in the Everglades. En: Everglades. The Ecosystem and its Restoration (eds. Davis S.M. & Ogden J.C.), pp. 533-570. *St. Lucie Press*, Boca Raton, Florida, USA.
- GONZALEZ C., ABRIL A. & ACOSTA M. (1999). Efecto del fuego sobre la fertilidad edáfica y las comunidades microbianas en el Chaco occidental argentino. *Ecología Austral*, 9:3-10.
- GONZALEZ C., ABRIL A. & VOLLENWEIDER J.J. (2004). Efecto de una quema prescrita de pastizales nativos sobre los procesos biológicos del suelo. *Revista Argentina de Producción Animal*, 24:207-215.
- GORGAS J.A. & TASSILE J.L. (eds.) (2003). Recursos Naturales de la provincia de Córdoba. Los suelos. Nivel de reconocimiento. Escala 1:500000. *Agencia Córdoba Ambiente - INTA*, Córdoba.
- GROFFMAN P.M. (1994). Denitrification in freshwater wetlands. *Current Topics in Wetland Biogeochemistry*, 1:15-35.
- GROSMAN M.F. (ed.) (2002). Fundamentos biológicos, económicos y sociales para una correcta gestión del recurso peje-rrey. *Astyanax*, Azul, Argentina.
- GUÍÑAZÚ N. (1949). *Artemia salina* en Mar Chiquita. Tesis Doctoral. *Universidad Nacional de Córdoba*, Córdoba.
- HAMMER U.T. (1986). Saline Lake Ecosystems of the World. *Dr. W. Junk Publishers*, Boston.
- HART A.E. & LOWORNA J.R. (2003). Algal vs. macrophyte inputs to food webs of inland saline wetlands. *Ecology*, 84:3317-3326.
- HURLBERT S.H., LOAYZA W. & MORENO T. (1986). Fish-flamingo-plankton interactions in the Peruvian Andes. *Limnological Oceanography*, 31:457-468.
- ISACCH J.P., HOLZ S., RICCI L. & MARTINEZ M. (2004). Post-fire vegetation change and bird use of a salt marsh in coastal Argentina. *Wetlands*, 24:235-243.
- JELLISON R., ANDERSON R.F., MELACK J.M. & HEIL D. (1996). Organic Matter Accumulation in Sediments of Hypersaline Mono Lake during a Period of Changing Salinity. *Limnology and Oceanography*, 41:1539-1544.
- KANTER H. (1935). La Cuenca Cerrada de la Mar Chiquita en el Norte de la Argentina. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias (Córdoba, Argentina)*, 32:285-322.
- LÄUCHLI A. & LÜTTGE U. (eds.) (2002). Salinity. Environment-Plants-Molecules. *Kluwer Academic Publishers*, Wageningen.
- LEWIS J.P., PIRE E.F., PRADO D.E., SROFELLA S.L., FRANCESCHI E.A. & CARNEVALE N.J. (1990a). Plant communities and phytogeographical position of a large depression in the Great Chaco, Argentina. *Vegetatio*, 86:25-38.
- LEWIS J.P., SROFELLA S.L., PRADO D.E., PIRE E.F., FRANCESCHI E.A. & CARNEVALE N.J. (1990b). Dynamics and development of floristic richness in the vegetation of a large depressed area of the Great Chaco. *Flora*, 184:63-77.
- LOVELY D.R. & KLUG M.A. (1983). Sulfate reducers can outcompete methanogens at high freshwater sulfate concentrations. *Applied Environmental Microbiology*, 45:187-192.
- MITTSCH W.J. & GOSSELINK J.G. (1993). Wetlands. Segunda edn. *John Wiley & Sons, Inc*, New York (US).
- PARERA A.F. (2003). Efectos del fuego sobre la fauna silvestre. En: Fuego en los ecosistemas argentinos (eds. Kunst C.R., Bravo S. & Panigatti J.L.). *INTA*, Santiago del Estero.

- PIRE E.F., TORRES P.S., ROMAGNOLI O.D. & LEWIS J.P. (1991). The significance of ant-hills in depressed areas of the Great Chaco. *Revista Biología Tropical*, 39:71-76.
- RAGONESE A.E. (1941). La vegetación de la provincia de Santa Fe. *Darwiniana*, 5:369-416.
- RINGUELET R. (1975). Zoogeografía y ecología de los peces de aguas continentales de la Argentina y consideraciones sobre las áreas ictiológicas de América del Sur. *Ecosur, Argentina*, 2:1-122.
- SARMIENTO G. (1984). The Ecology of Neotropical Savannas. *Harvard University Press*, Cambridge, Massachusetts.
- SCHEFFER M. (2004). Ecology of Shallow Lakes. *Kluwer Academic Publishers*, London.
- SCHMALZER P.A. & HINKLE C.R. (1992). Soil dynamics following fire in *Juncus* and *Spartina* marshes. *Wetlands*, 12:8-21.
- SCHONHEIT J.P., KRISTJANSSON J.K. & THAUER R.K. (1982). Kinetic mechanism for the ability of sulfate reducers to out-compete methanogens for acetate. *Archives Microbiology*, 132:285-288.
- SEGRETI C.S. (ed.) (1998). Córdoba ciudad y provincia (siglos XVI - XX). *Centro de Estudios Históricos de Córdoba*, Córdoba.
- SMITH L.M. & KADLEC J.A. (1985). Fire and Herbivory in a Great Salt Lake Marsh. *Ecology*, 66:259-265.
- SWACKHAMER D.L., PAERL H.W., EISENREICH S.J., HURLEY J. & HORNBUCKLE K.C. (2004). Impacto de Contaminantes Atmosféricos sobre Ecosistemas Acuáticos. Tópicos en Ecología 12. *Ecological Society of America*
- VOGL R.J. (1973). Effects of Fire on the Plants and Animals of a Florida Wetland. *American Midland Naturalist*, 89:334-347.
- WALKER B. & HUNTLEY B. (eds.) (1982). Ecology of Tropical Savannas. *Springer Verlag*, London.
- WETZEL R.G. (2001). Limnology. Lake and River Ecosystems. 3 edn. *Elsevier Academic Press*, San Diego.
- WHELAN R.J. (1995). The Ecology of Fire. *Cambridge University Press*, Cambridge.

