

ECOLOGÍA ACUÁTICA

LICENCIATURA EN CIENCIAS AMBIENTALES

Facultad de Agronomía - Universidad de Buenos Aires

Ing. Agr. María Boveri

octubre de 2005

Conceptos fundamentales de la Ecología de las aguas continentales

La **limnología** es el estudio de las aguas continentales, dulces o saladas.

Si bien la mayoría de los limnólogos son ecólogos de aguas dulces, físicos, químicos e ingenieros ambientales participan en esta rama de la ciencia.

La limnología abarca el estudio de lagos, estanques, embalses, arroyos, ríos, humedales, estuarios y aguas subterráneas, en tanto la oceanografía estudia el mar abierto. Entre la limnología y la oceanografía comprenden todos los ecosistemas acuáticos del planeta. La limnología evolucionó como ciencia independiente únicamente en los dos últimos siglos, cuando los avances en microscopía, la invención de las redes de plancton de seda y el mejoramiento en los termómetros se aunaron para mostrar que los lagos constituyen microcosmos de vida con una estructura distintiva.

Hoy en día la limnología juega un papel importante en el planeamiento del uso y la distribución del agua, así como en la protección de hábitats para la vida silvestre. Los limnólogos trabajan en la gestión y el manejo de lagos y embalses, el control de la polución en el agua, la protección de ríos y arroyos, la construcción de humedales artificiales y el mejoramiento de las pesquerías. Este campo de la ciencia es único por el hecho de que teoría y práctica van de la mano tanto en el ámbito académico como fuera de él. Las necesidades de aplicación de la limnología continuamente presionan y estimulan nuevos desarrollos experimentales y teóricos en la ciencia básica.

Los ecosistemas acuáticos: flujo de energía y ciclo de materia

El ciclo hidrológico y los ecosistemas acuáticos

La distribución del agua sobre las masas continentales depende del ciclo hidrológico planetario, en el cual la gran evaporación que ocurre en la superficie de los océanos se traduce en precipitación sobre mares y continentes. El ciclo hidrológico, la morfología del paisaje y la estructura de la superficie terrestre definen la distribución de lagos y ríos.

El ciclo del agua comprende cuatro pasos principales: evaporación, transporte atmosférico, precipitación y escurrimiento. Cada uno de estos pasos involucra procesos de traslado, almacenamiento temporal y cambios en el estado físico del agua.

La evaporación del agua hacia la atmósfera se produce desde los océanos, lagos y cursos de agua, desde las gotas de lluvia durante su caída, desde el agua que moja las superficies de intercepción de la lluvia, desde el suelo y desde la transpiración de las plantas. El vapor de agua atmosférico se renueva rápidamente en la atmósfera (8 - 9 días en promedio) antes de regresar a la superficie como lluvia, nieve, granizo, rocío o escarcha, ya sea sobre la tierra o sobre el mar.

El agua caída puede ser interceptada por las plantas, infiltrar dentro del suelo o escurrir bajo la superficie. El agua infiltrada puede ser temporalmente almacenada por el suelo (tiempo medio de renovación: 280 días) como humedad edáfica, antes de ser evapotranspirada. Parte del agua que infiltra percola a zonas más profundas y alcanza la napa (tiempo medio de renovación: 280 días). El agua se mueve en el acuífero desde las zonas de recarga (por precipitación o por flujos desde ríos, lagos y humedales) hacia zonas de descarga (manantiales, aportes hacia el suelo donde es tomada por la vegetación, humedales).

La forma de la superficie y las características estructurales del suelo determinan cómo es contenida y escurre el agua sobre la tierra tanto en su cantidad y velocidad como en sus propiedades físicas y químicas.

Hasta tiempos recientes, el ciclo hidrológico global sufría sólo pequeñas variaciones. Con su gran capacidad de transformar el ambiente, el hombre ha provocado fluctuaciones de carácter regional al tomar agua para riego, uso industrial y consumo, al modificar los patrones de drenaje, al desecar tierras para expandir la frontera agropecuaria, al extraer depósitos de agua fósil. La actividad humana acelera la renovación en los reservorios continentales. En un contexto de creciente demanda de agua para uso industrial, agrícola y doméstico, debemos esperar intervenciones cada vez mayores en envergadura y en superficie involucrada. Esto provocará sin duda cambios irreversibles en el clima, irremediablemente entrelazadas con las consecuencias del cambio global.

Principales propiedades del agua

La mayoría de los elementos estructurales de los ecosistemas acuáticos son resultado de las particulares propiedades del agua y de sus interacciones con la radiación solar.

La estructura molecular del agua permite la débil unión por puente de hidrógeno entre los átomos de oxígeno e hidrógeno adyacentes, produciendo una matriz conocida como "cristal líquido". Este entramado de moléculas es responsable de muchas de las propiedades especiales del agua, tal como su alto punto de ebullición.

La unión por puente de hidrógeno también es la razón de que la máxima densidad del agua ocurra a 4°C, en lugar de a su temperatura de congelamiento, como es común para la mayoría de los líquidos. Una vez que la temperatura del lago alcanza los 4°C, el posterior enfriamiento de la superficie produce agua menos densa y eventualmente hielo, dejando el agua ligeramente más cálida y densa por debajo. El hielo que se forma en la superficie aísla el agua líquida y evita que los lagos profundos se congelen por completo. Muy pocos organismos pueden sobrevivir en el hielo.

En arroyos y a veces en lagos de fondo rocoso se pueden formar anclajes de hielo sobre el fondo.

Por otra parte, el alto calor específico del agua le permite absorber grandes cantidades de calor con sólo un pequeño aumento de temperatura. Esto permite que los organismos acuáticos sobrevivan aún bajo la intensa radiación solar del Ecuador, que sólo resulta en un pequeño aumento de la temperatura. El calentamiento superficial también es reducido por la evaporación y la convección.

En las aguas cálidas la densidad cambia rápidamente con la temperatura, mientras que en aguas frías los cambios de densidad para el mismo cambio de temperatura son menos pronunciados.

Por otra parte, la viscosidad del agua juega un rol de importancia en la determinación evolutiva de la forma de los peces y de las larvas de insectos en las aguas corrientes.

La cuenca de drenaje.

La cuenca de drenaje es la superficie cuyas aguas escurren hacia un determinado sitio.

Hablamos de cuenca de un lago o de un río refiriendonos a la porción del espacio que aporta aguas hacia ese elemento colector. Estrictamente, la cuenca se define para un punto, y puede hacerse para cualquier punto de la superficie terrestre.

Los límites de una cuenca están dados por la divisoria de aguas respecto de las cuencas vecinas, es decir que toda la tierra emergida está dividida en cuencas, y que todo punto de la superficie pertenece a una determinada cuenca. Las cuencas pueden ser:

- exorreicas, si desaguan en el mar
- endorreicas, si las aguas culminan en cuerpos de agua internos, sin salida al mar,
- arreicas, si las aguas se pierden por evaporación o infiltración y no llegan a ningún lago colector.

Las aguas caídas por precipitación sobre la tierra escurren subsuperficial o superficialmente, de manera encauzada o no, hacia abajo, movidas por la gravedad, buscando la pendiente. La forma del relieve superficial define el curso y la velocidad del movimiento y, por lo tanto, el poder erosivo del flujo. Las características geológicas y litológicas del terreno definen la friabilidad del suelo y de las rocas y, por lo tanto, el tipo y cantidad de materiales disueltos y en suspensión que arrastran las aguas consigo.

Así como definimos la cuenca "terrestre" de drenaje, también puede identificarse la cuenca aérea de drenaje como la porción de atmósfera cuyos elementos pueden precipitar en determinado cuerpo de agua. La cuenca aérea es variable de acuerdo con los cambios en la dirección e intensidad de los vientos y es muy difícil de delimitar con exactitud. Sin embargo, la llegada de elementos contaminantes por vía aérea a lagos remotos advierte sobre su importancia.

La cuenca de drenaje constituye una unidad geográfica definida. Es un sistema y, como tal, una unidad de funcionamiento. El ordenamiento territorial se fundamenta sobre las cuencas como elementos.

Estado trófico de los ecosistemas acuáticos.

Una vez que se forma un lago, inmediatamente en él se establece una comunidad biótica. El lago progresa muy rápidamente hacia algún cierto equilibrio trófico (en relación con la concentración de nutrientes que contienen sus aguas), luego de lo cual varía muy lentamente. Si la entrada de nutrientes es alta, el lago deviene **eutrófico**, y si los nutrientes son escasos el lago se considera **oligotrófico**. El ecosistema puede oscilar alrededor del estado de equilibrio trófico junto con las variaciones climáticas.

Los **lagos eutróficos** son productivos, turbios, ricos en algas y con considerables fluctuaciones en la concentración de oxígeno disuelto en superficie y en profundidad. Los **lagos oligotróficos** son poco productivos, con aguas muy transparentes totalmente saturadas de oxígeno. Entre esas dos amplias categorías se ubican los lagos **mesotróficos** de fertilidad moderada. Es más probable que un lago poco profundo sea eutrófico, y es más probable que un lago profundo sea oligotrófico, si es que no sufre una fuerte intervención humana.

Los lagos **distróficos** son aquellos cuyas aguas son de color marrón amarillento producto de los ácidos húmicos disueltos; generalmente son muy poco productivos.

Los estuarios, las aguas corrientes y los humedales son generalmente más productivos que los lagos, normalmente por el subsidio de energía provisto por el movimiento del agua que tiene como consecuencia la llegada de materia orgánica de origen terrestre al medio acuático) y por la abundancia de superficies sólidas sumergidas.

El proceso de "sucesión" de un lago, desde su formación hasta su desaparición, ocurre muy lentamente, excepto en los lagos pequeños que se rellenan con sedimentos más rápidamente o aquellos lagos que son destruidos por las mismas fuerzas catastróficas que los originaron. En los sedimentos de los lagos está depositada su historia: en ellos queda registrado lo que ha ocurrido en sus aguas y en sus cuencas de drenaje. La **paleolimnología** reconstruye la historia de los lagos, reciente y antigua, analizando los restos de las plantas y los animales que permanecen conservados en sus sedimentos. Estos son datados utilizando marcadores naturales o artificiales tales como las cenizas de las grandes erupciones volcánicas o, más recientemente, los radioisótopos de las explosiones nucleares. Los granos de polen, los fragmentos de plantas, los frústulos de diatomeas, el carbono orgánico, los pigmentos y los restos del zooplancton, del zoobentos y de los peces aportan evidencia de las condiciones previas.

Aunque los lagos son efímeros en tiempo geológico, unos pocos de ellos han existido durante millones de años.

Estructura y funcionamiento de ecosistemas tipo río, lago y embalse: diferencias y similitudes. Interacciones dentro del agua e interacciones con el entorno físico-químico.

Los lagos, los embalses, las aguas corrientes, los estuarios y los humedales tienen diferente estructuración espacial y temporal.

La estructura de los lagos y embalses está determinada por la morfometría del vaso o cubeta y por las interacciones físicas, químicas y biológicas. Estos elementos nos permiten una forma simple de describir muchas de las más importantes características de los lagos y de los embalses.

La [morfología](#) de un lago es fundamental en su estructuración; por ejemplo, los lagos profundos de paredes abruptas son bastante diferentes, prácticamente en todos sus aspectos, de los lagos poco profundos. La [estructura física](#) está determinada por la distribución de la luz, el calor, las ondas y las corrientes, y en general sufre variaciones diarias y estacionales. La [estructura química](#) es el resultado de la distribución desigual de las sustancias químicas tales como los nutrientes y el oxígeno disuelto. El cuarto elemento de importancia en la estructuración de un lago es el [biológico](#).

Esta estructura persiste a pesar del movimiento continuo del agua, que es característico de todos los ecosistemas acuáticos.

Las aguas relativamente inmóviles de los lagos ha conducido a que se los designe como ambientes [lénticos](#), en contraste con los ambientes en los cuales el agua fluye, o ambientes [lóticos](#), tal como los ríos y los arroyos.

En las aguas superficiales lénticas pueden considerarse dos grandes zonas: la [zona litoral](#), desde la línea de costa hasta una profundidad donde las aguas se mezclan hasta el fondo, y la [zona pelágica](#) o limnética, que se caracteriza por la ausencia de contacto con el fondo del lago o con la costa. La [zona profunda](#) comprende el fondo no iluminado, y puede no existir.

La estructuración física de las aguas que fluyen es visualmente más notoria que la de los lagos. Cuando se observa el medio ambiente lótico desde la costa, uno se siente impresionado por la gran variedad de hábitats que existen dentro de una corta distancia. Costas socavadas, pequeñas barras de arena, árboles colgantes, viejos obstáculos y grandes rocas que forman islas en miniatura, todo distribuido en el flujo turbulento del agua. Un examen más riguroso nos revela una estructura determinada en gran parte por la velocidad del agua y la geología subyacente. La característica dominante que estructura el medio ambiente lótico es el vivaz y unidireccional movimiento del agua. El agua golpea sobre los someros [rápidos](#) (riffles) cubiertos de grava que resplandecen bajo el sol, y que alternan con los [pools](#) quietos y profundos. La [descarga o caudal](#) (volumen por unidad de tiempo) y la [velocidad](#) (distancia por unidad de tiempo) interactúan con el sustrato determinando cuándo el lecho será rocoso o compuesto de barro y detritos. Los [meandros](#) horizontales

ocurren en las porciones planas del curso de agua, no importa si este es grande o pequeño, de montaña o de tierras bajas. Los meandros se deben a la tendencia del agua a buscar el camino de menor energía produciendo flujos más rápidos y profundos cerca del lado de erosión externo y áreas más someras, de deposición, en la costa del lado opuesto. Aguas abajo, el río es generalmente más caudaloso y ancho. Puede ser difícil apreciar desde el exterior su estructuración espacial interna, pero existe una zonación que no termina en el [canal principal](#) y los [canales secundarios](#) sino que comprende toda la [llanura de inundación](#) y los [cuerpos de agua](#) que hay en ella.

La estratificación térmica o química generalmente no es de importancia en el turbulento medio ambiente lótico, y el plancton juega un rol menor en la estructura biótica.

Humedales.

Los humedales son ambientes de transición tierra - agua donde el suelo se encuentra inundado o saturado de manera más o menos permanente con aguas superficiales o subterráneas, dulces, saladas o salobres, estancadas o corrientes, de régimen natural o artificial, y con una flora y una fauna adaptadas a esas condiciones.

Los humedales son altamente diversos en estructura y función. Bajo el nombre de humedales se incluyen colectivamente los pantanos, ciénagas, turberas, marjales, musgales, almizclales, fangales, y los estanques primaverales y los transitorios. Dentro de los humedales también quedan comprendidos los pantanos costeros y las ciénagas de manglar de las costas marinas y los estuarios, los mallines, las ciénagas de las planicies de inundación de los ríos y los pantanos de la zona litoral de los lagos. La profundidad del agua nunca es muy grande, y en general pueden llegar a secarse totalmente durante ciertas épocas del año. El movimiento del agua puede ser predominantemente horizontal, vertical, o ambos, de manera alternada. Los humedales carecen de la estructura de los lagos, ríos y estuarios. El elemento de mayor importancia en la estructuración de los humedales es la vegetación.

Otra característica de los humedales es su extrema heterogeneidad espacial. Los humedales constituyen un ecotono, una zona de transición entre el agua y la tierra, que combina características de ambos ambientes y que además tiene algunas características propias. El hábitat heterogéneo del humedal consiste de aguas someras, permanentes o estacionales, dominadas por grandes plantas acuáticas y separadas en diversos microhábitats. Los suelos inundados son generalmente anóxicos. Ello tiene importantes consecuencias para las plantas superiores que necesitan oxígeno para sus raíces. Esas condiciones sólo permiten el crecimiento de plantas y árboles especialmente adaptados junto con musgos y algas arraigadas; su presencia es utilizada para la definición legal de un humedal.

Como ocurre con los lagos, los humedales varían en la entrada de nutrientes y en su productividad biológica; algunos humedales están entre los sitios más productivos de la tierra y otros prácticamente constituyen sistemas acuáticos biológicamente desiertos.

La mayoría de las plantas de los humedales no son consumidas directamente por los herbívoros, por lo tanto, la trama trófica de los humedales está caracterizada por la rama de detritos. En los humedales con aguas ricas en nutrientes y no sombreadas, las algas son una fuente importante de alimento para algunos pequeños animales pastoreadores. Estos humedales también proveen áreas de refugio y de alimentación para las aves, peces, reptiles y mamíferos. Las aves migratorias que se reproducen en los humedales estacionales se alimentan de la densa, aunque de corta vida, explosión de las poblaciones de insectos.

Los humedales

- son sitios de recarga de acuíferos
- amortiguan el efecto de inundaciones por lluvias o avenidas
- protegen al suelo de la erosión de olas y corrientes
- protegen las cabeceras de ríos y arroyos de la erosión retrocedente
- actúan como trampas de sedimentos, de contaminantes y de nutrientes
- atemperan los efectos de huracanes y tormentas al disipar en ellos parte de su energía
- son refugio de un gran número de especies animales y vegetales

Estuarios.

Un estuario es el sitio donde un río se une al océano.

La estructura estuarina queda constituida por la interacción de su morfometría, por las mareas y por la cantidad de agua descargada por el río.

La diferencia de densidad de las aguas salinas del océano y el agua dulce del río resulta en una [cuña salina](#), la cual estructura la masa de agua de una manera no muy diferente a la causada por la estratificación térmica en los lagos. En la interfase entre las masas de agua salina y de agua dulce, las pequeñas partículas (orgánicas e inorgánicas) y parte del material orgánico disuelto flocculan ("salt out") en agregados detríticos más grandes y pesados. El área cubierta por la cuña salina en su movimiento hacia arriba y abajo del estuario es generalmente un área de gran productividad para el plancton, el bentos y los peces.

Además de la zona litoral y de la zona pelágica, los estuarios frecuentemente poseen extensas playas barrosas y pantanos de marea que quedan expuestos en cada marea baja. La influencia de las mareas varía mucho de acuerdo a su altura y la morfometría del estuario. Esta interacción produce un profuso crecimiento de plantas y pequeños animales. Los estuarios son importantes áreas de cría para los peces, crustáceos, moluscos y aves.

Los seres vivos del medio acuático

Los organismos acuáticos se clasifican de acuerdo con su hábitat más común.

- El [plancton](#) está constituido por los organismos flotantes o con una natación muy débil, que se hallan a merced de las olas y las corrientes. Los animales de este grupo son denominados [zooplancton](#) y las algas [fitoplancton](#). Las bacterias, hongos y virus planctónicos están asociados generalmente con las [partículas en suspensión](#).
- Los animales que controlan su posición en la columna de agua por ser fuertes nadadores, tal como los peces, son denominados [necton](#).
- Los organismos asociados con el fondo del lago son denominados organismos bentónicos, y colectivamente son referidos como el [bentos](#).

No es raro que las plantas superiores, las [macrófitas acuáticas](#), dominen las zonas litorales arenosas o barrosas de los lagos si la acción del viento no impide el arraigo de sus raíces. Entre la biota de la zona litoral, las [algas arraigadas](#) son importantes en los sitios donde las rocas y la vegetación superior aportan un sustrato firme.

Estructura de los ecosistemas acuáticos continentales

La morfometría de la cubeta es el primer elemento que construye la estructura del ecosistema acuático. Las características físicas del lago establecen el segundo elemento de importancia en la estructuración de sus aguas, especialmente como consecuencia de la interacción entre la luz, la temperatura y la acción de mezcla del viento. La distribución de los elementos químicos (principalmente los nutrientes y el oxígeno) son el tercer factor en importancia sobre la estructura de los cuerpos de agua. La biota contribuye en cuarto lugar a la estructura de un cuerpo de agua.

Tiempo de retención del agua: continuo entre los sistemas lénticos y los sistemas lóticos.

El tiempo requerido para el llenado de la cubeta del lago con el agua aportada por sus afluentes naturales es conocido como el tiempo de residencia del agua o tiempo de residencia hidráulico. Generalmente se lo calcula dividiendo el volumen del lago por el caudal de salida.

$$T_w = V / Q_s$$

Un lago grande y profundo con una entrada de agua moderada tendrá, en general, un tiempo de residencia hidráulico bastante mayor que un lago pequeño y poco profundo con el mismo caudal de entrada. En los ecosistemas tropicales, en los cuales no es raro que la pérdida de agua por evapotranspiración sea alta, ésta debería sumarse al caudal de salida.

El tiempo de residencia hidráulico es un parámetro de importancia para los estudios de polución y para los cálculos de dinámica de nutrientes. No es fácil generalizar sobre el tiempo de permanencia del agua de un lago "típico". Sin embargo, para la mayoría de los lagos y embalses es común que los tiempos de residencia hidráulicos oscilen entre 1 y 10 años. A modo de ejemplo, podemos citar al lago Tanganyika en el rift africano con 6000 años de tiempo medio de residencia del agua en un extremo del continuo, y a la laguna de Gómez de la provincia de Buenos Aires con 14 días de tiempo de residencia en un año lluvioso en el otro extremo.

El tiempo de retención o de residencia de un nutriente (por ej. el fósforo o el nitrógeno) puede ser bastante diferente del tiempo de residencia hidráulico debido a los procesos de sedimentación y reciclado que tienen lugar dentro del lago. El lago Tahoe, con un tiempo de residencia de casi 700 años es, prácticamente, un sumidero de nutrientes. Por otra parte, el lago Marion en Canadá o el embalse de Salto Grande entre Argentina y Uruguay tienen tiempos de residencia hidráulicos de unos pocos días y la mayoría de los nutrientes prácticamente salen a la misma tasa a la que entran.

Geomorfología de la cuenca.

El tamaño, la pendiente, la composición geológica y el clima de la cuenca de drenaje de un lago definen la identidad y cantidad de minerales disueltos o en suspensión en sus aguas.

Los granjeros de las cuencas de drenaje graníticas de los escudos precámbricos en el hemisferio norte (Canadá o la península escandinava) o de las cuencas basálticas de los escudos de Guyana y de Brasil en el hemisferio sur, saben que sus suelos son poco fértiles; los mismos criterios se aplican a sus lagos. Por el contrario, los lagos ubicados en zonas de depósitos glaciares y cuencas sedimentarias son capaces de generar grandes producciones de algas o de peces.

La relación entre el tamaño de la cuenca de drenaje y el tamaño del lago es de importancia; lagos con grandes cuencas de drenaje comúnmente están asociados con altas fertilidades.

El clima que reina en la cuenca también ejerce influencia sobre el transporte de nutrientes y de sedimento.

En los climas templados las lluvias caen de manera repartida durante casi todo el año y raramente son torrenciales. Este patrón de precipitaciones produce una cubierta vegetal continua en forma de bosques y praderas, una de cuyas consecuencias es la baja tasa de erosión natural.

Por el contrario, las regiones con climas semiáridos tienen unas pocas, y a veces severas, tormentas de lluvias. En estas regiones la cubierta vegetal no es continua, la erosión del suelo frecuentemente es importante y los sedimentos se mueven mucho más fácilmente desde la cuenca de drenaje hacia el lago.

Los nutrientes tales como el fósforo y el hierro son transportados adsorbidos a las partículas del suelo, por lo tanto se movilizan más fácilmente en climas semiáridos: la principal fuente de fósforo a las aguas de un lago es la erosión del suelo. Por el contrario, el nitrógeno, el silicio y el azufre generalmente están presentes como formas solubles fácilmente transportadas tanto por aguas barrosas como por aguas claras: la principal fuente de nitrógeno a las aguas de un lago son las lluvias.

Entonces, lagos y ríos

- en los climas semiáridos tienden a tener un exceso de fosfatos y a ser limitados por nitrógeno, mientras que
- en los climas templados tienen un exceso de nitrógeno y tienden a ser limitados por fósforo.

El clima también puede afectar la salinidad del lago. En cuencas endorreicas, los cuerpos de agua eventualmente devienen en lagos salinos por evaporación y pueden secarse por completo si el clima se vuelve más seco.

Existe tanta agua acumulada en lagos salinos, incluyendo los "mares" interiores, como la que se encuentra en los lagos de agua dulce. Muchos de esos lagos se hallan ubicados lejos del océano, generalmente en zonas de sombra de lluvias a sotavento de altas cadenas de montañas. Por ejemplo, existen numerosos lagos salinos ubicados al norte de los Himalayas, en este de Australia, en el sudoeste de Sudamérica, en el centro de Canadá y en los desiertos del oeste de Norteamérica.

Morfología de la cubeta.

El primer elemento de importancia en la estructuración de un lago lo constituye su morfometría.

La cubeta del lago es la porción del terreno en la que se aloja el agua. Su morfometría continúa la topografía circundante y es función, principalmente, de su origen geomorfológico. Los cuerpos de agua pueden ser clasificados sobre la base de los procesos geológicos de gran escala que dieron origen a la cubeta que los contiene. Algunos de los lagos más antiguos y más profundos tienen origen tectónico, y algunos de los más recientes y transparentes son de origen volcánico. Sin embargo, la mayoría de los lagos que existen actualmente fueron creados por la acción glacial. El resto de los lagos fueron formados por la acción de los ríos, deslizamientos de tierra, acción del viento, meteoritos y la actividad de los animales. Los lagos artificiales o embalses, creados con fines de producción de energía, control de crecientes o reserva de agua, tienen una importancia cada vez mayor.

La forma más general de representar la morfología de la cubeta es por medio de las líneas de contorno de sus partes sumergidas (mapa batimético). La topografía del terreno circundante al lago nos puede aportar indicaciones sobre su morfometría, pero los detalles tales como su profundidad y los contornos del fondo deben medirse por sondajes realizados con línea y escandallo o con una ecosonda. En muchas ocasiones se dispone de un mapa batimétrico detallado, pero en un número sorprendentemente alto de casos no se dispone de tal información, ésta es inadecuada o está desactualizada debido a la sedimentación.

- La superficie del lago (A) se mide con un planímetro a partir de un buen mapa o a partir de una fotografía aérea que incluya la altura de la superficie del agua con respecto al nivel del mar. En la mayoría de los lagos templado-fríos la superficie es bastante constante, mientras que en climas tropicales o secos la superficie puede variar enormemente con la estación y entre años secos y húmedos. Los embalses generalmente tienen una superficie variable de acuerdo con el uso que se da a sus aguas.
- El volumen (V) puede calcularse a partir de las líneas de igual profundidad del mapa batimétrico, sumando los volúmenes de los estratos desde la superficie hasta el punto de máxima profundidad, como la suma de los volúmenes de conos truncados
- La profundidad media (Z_{mean}) se obtiene dividiendo el volumen V del lago por su superficie S.

Otros parámetros morfométricos que son comúnmente usados en la descripción de un lago son la profundidad máxima (Z_{max}) y la longitud de la línea de costa (L).

El desarrollo costero (D_L) refleja el grado de irregularidad de la costa del lago. Se lo expresa como el cociente entre la longitud de la costa del lago con respecto al de la circunferencia de un círculo de área superficial igual a la del lago:

$$D_L = L / 2 (\pi A)^{1/2}$$

Cuanto más irregular es la costa de un lago mayor es su D_L . Esto implica un mayor contacto tierra - agua y un mayor desarrollo de la zona litoral.

Las aguas relativamente inmóviles de los lagos ha conducido a que se los designe como ambientes lénticos, en contraste con los ambientes en los cuales el agua fluye, o ambientes lóticos, tal como los ríos y los arroyos.

En los ambientes lénticos pueden considerarse tres grandes zonas.

- La zona litoral se extiende desde la línea de costa, justo por encima de la influencia de las olas, hasta una profundidad donde las aguas superficiales bien mezcladas aún alcanzan el fondo del lago. La zona litoral poco profunda contiene, comúnmente, abundantes poblaciones de animales y plantas. Los organismos que viven en esta zona deben ser capaces de tolerar la fuerte acción del oleaje y muchos están adheridos firmemente a las rocas y las plantas.
- Aguas afuera de la zona litoral se extiende la zona pelágica o limnética, que se caracteriza por la ausencia de contacto con el fondo del lago o con la costa. Los organismos que habitan la zona pelágica deben estar adaptados a la natación o a la flotación; de otra manera se hundirían hacia el fondo.
- La zona profunda abarca el fondo no iluminado del lago. Sus límites no son netos sino que se produce una transición desde la zona pelágica, donde el sustrato va ganando influencia sobre el movimiento del agua, la concentración de oxígeno y nutrientes y sobre los organismos. No todos los lagos tienen zona profunda.

El ambiente lótico puede considerarse dividido en dos zonas: la zona de **cabecera** (arroyos y ríos pequeños), más fría, somera y comúnmente con fondos rocosos, y la zona de **aguas abajo** (ríos y grandes ríos), más cálida y profunda, con fondos arenosos o arcillosos. A esas zonas se las denomina **ritron** y **potamon**, respectivamente:

- El **ritron** consiste de agua clara fluyendo sobre fondos de grava poco profundos "**riffles**", separados por "**pools**" más profundos que colectan los desechos orgánicos.

- El **potamon** es de mayor tamaño, en general de aguas barrosas y profundas, y generalmente le falta la estructura de "riffles" y pools.

Lecturas para esta reunión

- θ Gleick, P. H. 1998. Water in crisis: paths to sustainable water use. *Ecological Applications* 8(3): 571-579
- θ Naiman, R. J.; J. J. Magnuson & P. L. Firth. 1998. Integrating cultural, economic and environmental requirements for fresh water. *Ecological Applications* 8(3): 569-570
- θ Vorosmarty, C. J. & D. Sahagian. 2000. Anthropogenic disturbance of the terrestrial water cycle. *Bioscience* 50:753 - 766

Luz

La luz provee la energía para la producción fotosintética, aporta señales para la migración del plancton y los peces, y da el color característico a las aguas. La intensidad, el color, la dirección y la distribución de la luz en el lago son determinantes principales de la estructura del ecosistema.

Antes de llegar a la superficie del lago, la luz es modificada en intensidad y color a medida que pasa a través de la atmósfera. El ozono absorbe la radiación ultravioleta mientras que el dióxido de carbono absorbe la radiación en el infrarrojo lejano. Las nubes y las partículas de polvo posteriormente cambian aún más la composición espectral y la intensidad de la luz.

Dentro del agua, la luz se ve afectada por procesos de reflexión, refracción, difracción y absorción selectiva de algunas longitudes de onda.

La absorción de la luz es medida por el coeficiente de absorción ϵ_{λ} , el cual es bastante específico para cada lago y para cada longitud de onda. Los lagos transparentes tienen un bajo ϵ_{λ} , mientras que las aguas eutróficas y barrosas tienen un ϵ_{λ} alto. En el rango visible, la luz verde - azul penetra más profundo y la roja y la violeta son absorbidas más rápidamente. La radiación ultravioleta puede causar una fuerte inhibición de la fotosíntesis en la superficie del lago.

La luz azul es fuertemente dispersada por las moléculas de agua, lo cual produce el color característico de los lagos transparentes de montaña.

La zonación del lago basada en la cantidad de luz presente a diferentes profundidades es un elemento de gran importancia en la estructuración de un lago.

- Las aguas más superficiales, expuestas a la luz solar, constituyen la zona fótica o eufótica; esta zona se extiende desde la superficie del lago hasta una profundidad donde la intensidad de la luz es igual al 1% de la de la superficie.
Como en ella es posible la fotosíntesis, durante el día, la zona fótica es una región de producción neta de oxígeno por parte de las plantas. Durante la noche cesa la fotosíntesis pero continúa la respiración de las plantas y los animales lo cual puede conducir a que disminuya la concentración de oxígeno. Toda la zona litoral y la parte superior de la zona pelágica están contenidas dentro de la zona fótica.
- La zona afótica se extiende desde inmediatamente por debajo de la zona fótica hasta el fondo del lago.
En esta zona los niveles de luz son demasiado bajos como para que ocurra la fotosíntesis. Sin embargo, como la respiración acontece en todas las profundidades, la zona afótica siempre consume oxígeno.

En los lagos profundos la zona afótica a veces es denominada zona profunda.

El límite inferior de la zona fótica varía durante el día y también estacionalmente, a medida que cambia la intensidad de la radiación solar y la transparencia del agua. Por ejemplo, se reduce cuando disminuye la transparencia debido al desarrollo de blooms algales o a un aumento de los sedimentos en suspensión (turbidez inorgánica).

En la mayoría de los lagos muy transparentes una pequeña cantidad de luz penetra hasta grandes profundidades y unas pocas plantas primitivas y especializadas crecen a profundidades mayores a 150 m, donde la luz es sólo una fracción del 1%. Esta zona profunda donde aún existe crecimiento de las plantas se conoce como zona sublitoral, una zona de transición entre las zonas litoral y profunda. Los lagos poco profundos y transparentes, tales como aquellos ubicados en la alta montaña o en lo profundo de los bosques, pueden no poseer zonas sublitoral, profunda o afótica. Espesas capas de musgos o algas pueden cubrir el fondo del lago y toda la columna de agua está suficientemente iluminada como para permitir la fotosíntesis. Por el contrario, los lagos poco profundos y con baja transparencia comúnmente poseen una zona afótica donde las plantas no pueden crecer. A pesar de su poca profundidad, a pocos metros de la costa la turbidez de origen algal o inorgánico ya sombrea e impide el crecimiento de la vegetación arraigada.

Calor.

El calor en los ecosistemas acuáticos participa en dos eventos cruciales: establece la estratificación térmica de los cuerpos de agua y regula la velocidad de las reacciones químicas y, por ende, de los procesos biológicos en general.

La distribución del calor dentro del agua provoca una estructuración vertical por la temperatura que es independiente de la forma de la cubeta.

En los lagos templados, durante el verano se produce una estructuración que conduce a que las aguas superficiales sean cálidas en contraste a las agua más profundas que permanecen más frías. En invierno esta estructuración por la temperatura desaparece. Durante el período de estratificación térmica existen tres zonas verticales bien diferenciadas.

- La zona superficial, con aguas más cálidas, se denomina epilimnion;
- la porción central, donde el cambio de la temperatura con la profundidad es más pronunciado (la *termoclina*), se denomina el metalimnion; y
- la porción más profunda es el hipolimnion.

En muchos lagos templado-fríos la termoclina estacional abarca una diferencia de 10°C a 15°C.

Todo el epilimnion, o gran parte de él, suele estar bien mezclado, y la zona de mezcla es, simplemente, el volumen de agua que está bien mezclado por la acción del viento. La zona de mezcla puede ser muy amplia o muy estrecha, dependiendo de la estación y de la interacción diaria entre el viento y el sol. La estructuración de la columna de agua producida por la temperatura es un reflejo de las diferencias en la densidad del agua. El agua más cálida, y por lo tanto menos densa, flota en la superficie, y el agua más fría y de mayor densidad se deposita en el fondo. Entre ambas zonas existe una lámina, coincidente con el metalimnion, donde la densidad cambia abruptamente. Aunque las tormentas pueden agitar violentamente las aguas cálidas del epilimnion, muy poca de esa energía mecánica se transmite al quieto y frío hipolimnion a través de la termoclina.

En los lagos templados fríos, a medida que el otoño avanza, una menor cantidad de radiación llega al lago y por la noche aumenta la pérdida de energía en forma de calor. La mezcla por acción del viento y la convección comienzan a debilitar a la termoclina. El epilimnion aumenta de espesor a medida que disminuye su temperatura. La termoclina madre o estacional, que no tiene una profundidad definida, desciende gradualmente. Eventualmente, la diferencia de temperatura y de densidad entre el agua de la capa superior y la de la capa inferior es tan ligera que un fuerte viento vence la resistencia a la mezcla remanente y el lago sufre la mezcla total de otoño.

Como consecuencia de la mezcla total de otoño, se pierde la estructura de estratificación y el lago deviene homeotermo; en otras palabras, la temperatura de la columna de agua es la misma desde la superficie hasta el fondo. (Una vez desestratificado el lago se denomina holomíctico.)

En los climas muy fríos, la mezcla y el posterior enfriamiento continua hasta que se congela la superficie del lago. El congelado ocurre solamente cuando las aguas superficiales alcanzan 0°C en una noche muy fría y sin viento. Debajo del hielo el agua permanece ligeramente más cálida (estratificación inversa).

Este patrón es el predominante en lagos templado-fríos del hemisferio norte. En el hemisferio sur, los lagos templado fríos sólo se congelan en la Antártida, y en años muy fríos algunos pocos lo hacen en Tierra del Fuego.

Durante la mezcla total de primavera se funde el hielo y el viento mezcla totalmente el agua fría hasta que la estratificación térmica se restablece por calentamiento de las capas superficiales.

La estratificación térmica, resultante del calentamiento por el sol, es el evento físico más importante en el ciclo anual del lago templado-frío y domina la mayoría de los aspectos de la estructura del lago. El grado de estabilidad de la estratificación térmica es un factor de suma importancia en la distribución de los compuestos químicos disueltos, los gases y la biota.

Los lagos poco profundos pueden no estratificar de manera permanente, y todo el lago se encuentra mezclado mas o menos continuamente. En los días de calma se genera una estratificación que puede permanecer durante varios días. En las regiones tropicales y a grandes altitudes o latitudes se establecen otros patrones de circulación.

Debido a la intensa radiación que perdura todo el año, los lagos tropicales tienen una estratificación muy estable con una termoclina que abarca sólo de 1 a 3°C. Los lagos profundos pueden presentar varias termoclinas, al igual que los embalses que tienen drásticas variaciones estacionales en sus tiempos de retención hidráulica.

Para las zonas tropicales es fundamental considerar que en las aguas cálidas el cambio de densidad por cada grado de temperatura es mucho mayor que en las aguas frías (mezclar completamente dos volúmenes iguales de agua a 24 y 25°C requiere 30 veces más energía que la que se requeriría si los mismos volúmenes estuvieran a 4 y 5°C).

Existe una clasificación de los lagos basada en la frecuencia y la intensidad con que se mezclan sus aguas.

- ◆ Los lagos monomícticos no se congelan, estratifican durante el verano y tienen un largo período de mezcla que abarca todo el invierno.
- ◆ Los lagos dimícticos se mezclan dos veces durante el ciclo anual, una vez en otoño y otra vez en primavera. Durante el invierno se cubren de hielo y pueden mostrar estratificación inversa.
- ◆ Los lagos polimícticos son generalmente poco profundos; se mezclan cada unos pocos días o aún diariamente durante todo el año.
- ◆ Los lagos muy profundos o los estratificados químicamente que sólo se mezclan parcialmente son denominados meromícticos.
- ◆ Los lagos amícticos están cubiertos de hielo todo el año y nunca se mezclan.

Movimientos del agua.

El viento es la fuerza principal que mueve el agua de los lagos a todas las profundidades, si bien la mezcla ocasionada por el enfriamiento por evaporación es también de importancia.

La combinación de la transferencia de calor y la acción de los vientos produce una estructuración del lago que consiste en muchas láminas y masas de agua de corta duración que son química y biológicamente distintos que el agua que los rodea.

La energía cinética del viento es transferida al agua produciendo una cascada *turbulenta* de energía cinética y potencial desde la contenida en los grandes remolinos del tamaño del lago hasta los remolinos más pequeños y de corta duración. La distribución de la energía en función de su longitud de onda, denominada *espectro de energía*, puede usarse como concepto unificador para comprender la complejidad de los hechos que caracterizan el movimiento en un cuerpo de agua confinada.

Existen dos clases de movimiento del agua:

- ◆ las ondas periódicas o rítmicas y
- ◆ las corrientes no periódicas o arrítmicas.

Las ondas consisten en el subir y bajar de las partículas de agua, involucrando alguna oscilación pero sin flujo neto. Las corrientes consisten en el flujo unidireccional del agua. Las ondas y las corrientes normalmente ocurren conjuntamente. Parte de la energía cinética del viento pasa a la formación continua de ondas en superficie, las cuales pierden su forma y disipan su energía cuando rompen en la costa que se encuentra en la dirección del viento. Las corrientes se forman mucho más lentamente que las ondas pero generalmente contienen la mayor parte de la energía cinética del lago. Además, el viento induce la formación de ondas internas en la termoclina y en el hipolimnion.

Las corrientes de agua en la superficie del lago son denominadas la deriva superficial ("drift"). En los grandes lagos y en los estuarios las corrientes de superficie eventualmente fluyen a aproximadamente 45 ° con respecto a la dirección de los vientos prevalecientes. Este flujo es el resultado de los efectos de la rotación de la Tierra (efecto de Coriolis). Las corrientes de agua debajo de la superficie se van moviendo progresivamente a mayores ángulos con respecto a la dirección del viento a medida que aumenta la distancia de la superficie. Finalmente, las corrientes más profundas se mueven en dirección opuesta a la del viento. Este flujo de corrientes en forma de escalera de caracol es denominada espiral de Ekman.

Las corrientes de la espiral de Ekman pueden pensarse como una serie de capas de agua moviéndose en diferentes direcciones con diferentes velocidades. El contacto entre esas capas imparte al agua un desplazamiento vertical o fuerzas de corte a cada capa produciendo la mezcla vertical entre ellas. Los efectos superficiales de corte del viento están mayormente confinados al epilimnion. Las ondas rompientes (olas) contribuyen al mezclado vertical y las espirales de Langmuir aportan una energía de mezcla más

organizada verticalmente y con una longitud de onda aproximadamente igual a la profundidad de la termoclina.

Los lagos son mezclados más vigorosamente por los vientos tormentosos, los cuales producen ondas superficiales e internas además de fuertes corrientes superficiales. Las ondas superficiales son obvias, en tanto las ondas internas ocurren en la termoclina. Las ondas superficiales de gravedad, provocadas por el viento, de corta longitud de onda y baja amplitud son familiares para cualquier observador. Menos familiares son las ondas superficiales de mayor longitud de onda, provocadas por el empuje del viento sobre la masa de agua, que la levanta contra una orilla, y luego refluye. Estas ondas pueden resonar y reflejarse desde una costa a la otra. Estas últimas son denominadas secas superficiales ("seiches"). Las frecuencias naturales de resonancia de la cubeta también selecciona ciertas longitudes de onda entre las ondas de gravedad internas de gran longitud de onda. Estas se denominan secas internas y ocurren en la termoclina. Las ondas internas de gravedad de corta longitud de onda pueden devenir inestables y romper en el medio del lago causando una considerable mezcla turbulenta y aún la transferencia de agua desde el hipolimnion hacia el epilimnion. La formación de esas olas turbulentas ("billows") es más pronunciada cerca de la base de la termoclina.

En ciertas épocas del año, el enfriamiento por evaporación en la superficie del lago es la mayor fuerza vertical de mezcla. Durante la noche las aguas superficiales se enfrían y se hunden hasta el fondo del epilimnion agitando la capa de mezcla por mezcla convectiva. Este proceso es más eficiente que el mezclado por el viento. El epilimnion se mezcla, generalmente, todos los días.

El movimiento de las aguas profundas por debajo de la termoclina es lento. En los grandes lagos la mayor parte de la energía para mezclar las aguas profundas puede provenir de las ondas de gravedad internas de gran amplitud y gran longitud de onda que se desarrollan en la termoclina. La turbulencia resultante sobre el lecho del lago mueve las sustancias próximas hacia fuera de la interfase agua - sedimento y son gradualmente circuladas a través del hipolimnion.

En los grandes lagos muy expuestos a los vientos, una de las principales fuerzas de mezcla son los surgimientos y los hundimientos producidos en los bordes del lago.

Las entradas de los ríos son generalmente una fuente más importante de nutrientes y de tóxicos que de energía cinética. Las "plumas" se extienden, dentro de los lagos, más en dirección horizontal que vertical. Las plumas se hunden si su densidad (por diferencia de temperatura y/o distinto contenido de sustancias disueltas o en suspensión) es mayor que la del lago.

El movimiento continuo del medio ambiente acuático es una característica única entre los ecosistemas y tiene inmensas consecuencias sobre la química y la biología de los lagos.

En los ecosistemas terrestres, los grandes cambios físicos en el medio ambiente tienden a tener lugar sobre un período mayor que la duración de la vida de los organismos, lo cual promueve las adaptaciones específicas. En cambio, los organismos acuáticos se debieron adaptar a un amplio rango de condiciones, y aún así quedan a merced de su medio ambiente siempre cambiante.

Los movimientos del agua son críticos para la distribución de todas las formas de energía, momento, nutrientes, gases disueltos, algas, parte del zooplancton y el material sedimentario. La distribución de la energía solar y de la energía del viento produce alguna forma de estratificación térmica en todos los lagos y estratificación térmica estable en verano en la mayoría de ellos. La falta de mezcla de aguas entre el cálido epilimnion y el frío hipolimnion es un factor importante en determinar la disminución en la productividad del lago. De manera similar, la rápida agitación y mezclado, desde la superficie hasta el fondo, en los lagos poco profundos durante el verano es de extrema importancia en el reciclado de nutrientes, lo cual a veces sostiene altos niveles de productividad. En todos los lagos, el movimiento del agua transporta fitoplancton desde un medio ambiente iluminado, con bajos niveles de nutrientes y baja predación cercano a la superficie hacia las aguas profundas, oscuras y cargadas de nutrientes, que contienen numerosos predadores.

En los ríos, arroyos y estuarios, las rápidas corrientes unidireccionales dominan la ecología de las plantas y los animales.

Los compuestos químicos en las aguas naturales

Equilibrios químicos de importancia en ambientes acuáticos.

El agua es una solución química generalmente muy diluída y de gran complejidad, que nunca alcanza una situación de equilibrio porque siempre está ocurriendo algo que lo perturba, desde fuera (en forma de, por ejemplo, aguaceros) o desde dentro (con la actividad de los organismos).

Existe un amplio espectro de compuestos químicos en las aguas naturales. Muchos interactúan entre ellos en el lago y en la cuenca de drenaje, donde la mayoría de ellos se originan. En los lagos, ríos, estuarios y humedales las sustancias químicas pueden existir como moléculas simples, pero comúnmente son complejas combinaciones de compuestos orgánicos e inorgánicos.

La composición química de las aguas naturales está regulada por los procesos de precipitación, erosión, solución, evaporación y sedimentación, no sólo por los que ocurren actualmente sino también por aquellos ocurridos en el pasado.

Para los elementos principales, sus ciclos diarios, estacionales y de largo plazo también están influenciados por los componentes biológicos de la cuenca de drenaje, de los afluentes y del mismo lago.

Las actividades humanas impactan sobre las aguas naturales modificando su composición química y los procesos biológicos que en ellas se desarrollan. Por ejemplo, las lluvias ácidas relacionan la química atmosférica, el efecto amortiguador (buffer) de los suelos de la cuenca de drenaje y el lavado de metales del suelo con la consiguiente mortandad de peces e invertebrados en ríos y lagos.

Compuestos Orgánicos e Inorgánicos en el Agua

Las aguas de lagos y ríos nunca son puras y, como el agua es el "solvente universal", éstas contienen moléculas orgánicas e inorgánicas que se encuentran presentes disueltas, como gases y también en fase sólida.

El agua constantemente toma todo tipo de elementos tanto a partir del aire como a partir de la tierra, y algunas de ellas aportan los factores de crecimiento necesarios para soportar la trama trófica acuática. Aún el agua destilada generalmente contiene suficientes cantidades traza de nutrientes como para permitir el crecimiento de las bacterias y de las algas. Si se coloca al aire libre un recipiente abierto conteniendo agua estéril y altamente purificada, la vida la coloniza rápidamente. En primer lugar el agua se equilibrará con el aire con respecto a los gases disueltos (dióxido de carbono, oxígeno y nitrógeno). Algunos nutrientes adsorbidos a las paredes del recipiente pasarán al estado disuelto y algunos entrarán como aerosoles o a partir del polvo atmosférico. Las esporas o estadíos de reposo de bacterias, algas, hongos, protozoos y algunos animales superiores serán arrastrados por

el viento y colonizarán el agua. La evaporación concentrará los nutrientes diluidos hasta que el crecimiento sea posible.

A su vez, los organismos presentes en el agua excretan amonio, fosfato, dióxido de carbono, exoenzimas, mediadores químicos y un gran porcentaje de todo lo que han comido.

Los nutrientes inorgánicos aportan los constituyentes químicos sobre los cuales está basada la trama trófica. La gran variedad de sales inorgánicas y de gases disueltos que se encuentran en las aguas naturales pueden dividirse por conveniencia, en tres grupos:

1. nutrientes mayores y menores;
2. componentes cuyo efecto es principalmente iónico, y
3. tóxicos.

Los nutrientes de mayor importancia en los lagos son aquellos que comúnmente son escasos y que limitan el crecimiento de las plantas y los animales. Los nutrientes más comunes y que son necesarios en grandes cantidades incluyen: CO_2 , O_2 , NH_4 , NO_3 , PO_4 , SiO_2 , SO_4 y Fe. Otros nutrientes menores, que ocasionalmente pueden ser escasos incluyen el Mn, Co, Mo, Cu y Zn.

Los iones sodio, potasio, y cloruro son comúnmente abundantes, pero su efecto es en mayor parte iónico y se produce en la superficie de las membranas a través de las cuales son intercambiados.

Algunas sustancias inorgánicas comunes, tales como el zinc y el cobre, pueden actuar como tóxicos o como estimulantes del crecimiento. Generalmente, esos metales están presentes en concentraciones bajas y en formas no tóxicas, pero pueden devenir tóxicos bajo condiciones ácidas, no comunes, tal como los arroyos volcánicos o en los lavados de las operaciones mineras de carbón u otros metales, o bajo la influencia de las lluvias ácidas. Algunos organismos pueden tolerar la presencia de metales tóxicos si tienen tiempo suficiente para adaptarse fisiológicamente. Se han observado arroyos que circulan bajo minas abandonadas de cobre y de zinc abandonadas hace 20 años y que están completamente sin vida, pero se han encontrado minas abandonadas en tiempos de los romanos que contienen organismos vivos.

En las aguas naturales es común encontrar pequeñas cantidades de compuestos orgánicos, especialmente en estuarios y lagos eutróficos. Los compuestos orgánicos pueden dividirse en siete clases, según sea su función o su fuente en los ecosistemas acuáticos:

1. Compuestos **refractarios** son aquellos que son descompuestos muy lentamente y tienden a acumularse, aún en lagos oligotróficos. Los compuestos refractarios más comunes son de la familia de los ácidos húmicos, lavados del manto del suelo. Estos compuestos son los que dan el característico color a té cargado (marrón amarillento) a las aguas de los

lagos distróficos y de las turberas, a la escorrentía superficial y los arroyos de las zonas densamente boscosas luego de densas lluvias, así como al río Negro en el Amazonas. Aunque estéticamente desagradables, los ácidos húmicos no son tóxicos. Sin embargo, en muchas zonas, el agua subterránea no es usada para bebida debido a la presencia de ácidos húmicos; son tan estables que es muy costoso eliminarlos en la plantas de tratamiento.

2. Las bacterias, hongos, algunos protozoos y unos pocos dinoflagelados para su crecimiento dependen de la oferta de ciertos **compuestos orgánicos solubles** y rápidamente descomponibles. Muchos de los procesos que ocurren en los lagos proveen esos compuestos, incluyendo la alimentación y la descomposición por bacterias y hongos, además de la entrada por los afluentes. Muchos de los animales inferiores y las plantas exudan compuestos orgánicos a través de sus membranas celulares dado que no poseen la piel impermeable de los organismos superiores. Acetato, glucosa y glicolato son compuestos orgánicos comúnmente consumidos por las bacterias del lago, que mantienen bajos los niveles de estos altamente deseables alimentos orgánicos. Todos ellos, y en particular el glicolato, son perdidos por el fitoplancton que es estresado por alta iluminación o alta salinidad.
3. Un grupo muy importante de compuestos orgánicos actúa como agentes **quelantes**, cambiando el estado iónico de ciertos metales que de otra manera serían tóxicos. También pueden hacer asimilables ciertos metales que de otra manera serían químicamente inertes. Algunos agentes quelantes son producidos por las algas y ciertos animales en respuesta a su necesidad de un cierto metal disuelto o como una protección de sus efectos tóxicos. Los ácidos húmicos y el citrato son agentes quelantes naturales producidos por la descomposición de las hojas en lagos y arroyos. El metal es mantenido unido a la molécula orgánica por uniones químicas débiles. Los complejos quelantes juegan un rol de importancia en los pigmentos sanguíneos y en la estructura de la molécula de clorofila.
4. La mayoría de la enzimas son retenidas en las células vegetales, pero durante el verano las **enzimas extracelulares** pueden jugar un rol importante en las aguas del lago. Las **fosfatasas alcalinas** son un grupo de enzimas que actúan sobre los nutrientes no metálicos. Esas enzimas son excretadas por las algas cuando el fosfato disuelto es escaso; funcionan separando el fósforo originalmente unido a una molécula orgánica. La mitad del fósforo total que excreta el zooplancton puede ser fósforo orgánico, pero esta fracción no estaría disponible para el crecimiento de las algas sino fuera por la existencia de las fosfatasas alcalinas. Las algas verde-azuladas excretan un compuesto similar denominado **siderocromo** que hace disponible el hierro unido a moléculas orgánicas.
5. Los animales se **comunican** por medios químicos en el agua tal como lo hacen en la tierra. Cantidades muy pequeñas de compuestos orgánicos juegan un rol vital en el retorno de los salmónidos desde el océano hacia los

arroyos de cabecera donde nacieron. Otros animales acuáticos disponen su comportamiento reproductivo según la excreción de compuestos orgánicos. Uno de los zooplanctones más comunes Daphnia modifica su forma en respuesta a los compuestos químicos liberados, presumiblemente de manera no deliberada, por uno de sus predadores invertebrados (el jején Chaoborus).

6. Los animales y las plantas se encuentran enlazados en una especie de guerra química desde hace cientos de millones de años. Las hojas de algunas plantas, por ejemplo, son tóxicas tanto para los ciervos como para las orugas que, por lo tanto, evitan alimentarse de ellas. Ciertos compuestos tóxicos como los alcaloides, para su síntesis requieren energía y nutrientes, que son escasos, por lo tanto no siempre están presentes. Investigaciones recientes sugieren que ciertas plantas realmente producen sustancias tóxicas sólo cuando son pastoreadas por los animales. Las algas, al igual que las plantas superiores, excretan compuestos orgánicos que inhiben el crecimiento de sus competidores. Esta guerra química comúnmente es denominada aleloquímica y las sustancias responsables son denominadas antimetabolitos. Aunque de importancia en la ecología de las plantas terrestres y conocidos como actuantes en cultivos densos de algas, los efectos aleloquímicos no parecen ser comunes en los ecosistemas acuáticos, dada la extrema dilución de todos los materiales excretados. Otros compuestos tóxicos liberados por el fitoplancton y las algas arraigadas parecen tener menos ventajas directas para las mismas. Algunos de los compuestos orgánicos sintetizados por las algas verde-azuladas en las aguas dulces y por las mareas rojas de dinoflagelados en las aguas marinas están entre las sustancias más tóxicas conocidas, pero no matan a los organismos que se alimentan directamente de ellas. Por ejemplo, el envenenamiento de los humanos y de ciertos peces por el consumo de moluscos se debe a neurotoxinas denominadas saxitoxinas concentradas en los moluscos que se han alimentado de los dinoflagelados tóxicos. Las algas verde-azuladas sintetizan una saxitoxina y una hepatotoxina que puede destruir el hígado de los mamíferos incluso de los humanos. La razón de la producción de estas toxinas en las algas verde-azuladas no queda claro. Cada año mueren docenas de animales que han bebido aguas conteniendo algas verde-azuladas tóxicas, sin embargo varios millones que han bebido agua conteniendo algas similares no sufren ningún daño.
7. De los muchos compuestos orgánicos que son excretados por las algas y los hongos y le dan un olor desagradable (mohoso) al agua, la geosmina y el MIB (2-metil-isoborneol) están dentro de las más conocidas. Como con las toxinas, parece no existir una razón aparente para la producción de estos compuestos. Por otra parte, constituyen una molestia en los sistemas de provisión de agua que dependen de embalses eutróficos como su fuente. La remoción del olor requiere de tratamientos químicos muy costosos, tales como la oxidación o la filtración a través de carbón activado.

Salinidad. Enriquecimiento en nutrientes. Eutrofización cultural.

La salinidad total del agua es la suma de las concentraciones de los compuestos iónicos disueltos en ella (mg l^{-1} o meq l^{-1}).

La salinidad puede obtenerse determinando la concentración de cada uno de los iones principales y sumándolas, procedimiento lento, trabajoso y sujeto a errores analíticos. Como estimadores de la salinidad pueden medirse la conductividad eléctrica del agua (mS cm^{-1}) o los sólidos disueltos totales (mg l^{-1}).

La salinidad y cuáles son sus componentes depende normalmente de las reacciones que ocurren en los suelos y en las rocas de la cuenca de drenaje. La facilidad con que se meteorizan (friabilidad) y la salinidad consiguiente disminuye a medida que la estabilidad y dureza de las rocas aumenta, desde las blandas rocas carbonatadas sedimentarias (por ejemplo calizas y dolomitas), las algo más resistentes rocas sedimentarias duras (como las areniscas), hasta las rocas ígneas (basalto, granito) y sus minerales cristalinos (cuarcita).

La meteorización en las zonas húmedas, subhúmedas y semiáridas no se debe exclusivamente a la solubilización (meteorización química) y desintegración mecánica (meteorización física) sino también a procesos biológicos que ocurren en los suelos y en la superficie de las rocas vegetadas y que consisten principalmente en la formación y liberación de ácidos que aceleran la destrucción de los minerales. Los elementos más lábiles y solubles son los primeros en desintegrarse, y por lo tanto los primeros en ser arrastrados por las aguas de escorrentía y los primeros en pasar a formar parte de la solución de las aguas de ríos y lagos. En el suelo quedan minerales de reconstitución como las arcillas de neo-formación (caolinita y otras arcillas secundarias). Su complejo adsorbente determina la capacidad de estos suelos de retener cargas y, por lo tanto, la cantidad y las especies de iones que pasan a las aguas. Finalmente, hasta los minerales más cristalinos ceden ante la persistente acción del agua y son liberados la sílice y el aluminio.

Además de las fuentes naturales de sustancias a partir del sedimento o de la erosión y el lavado de la cuenca de drenaje, existen fuentes de partículas y compuestos químicos con base en la agricultura, la silvicultura, la industria y los conglomerados urbanos. Esas fuentes no sólo alteran la morfometría de la cubeta de los lagos por rellenado, sino que también modifican el medio ambiente químico.

La sedimentación urbana o con fuente en la agricultura puede ser tan severa que algunos pequeños embalses y estanques deben ser dragados cada 10 años.

Vemos así que la salinidad y su composición química es definida por:

- ↳ la geología regional
- ↳ el clima local (temperatura, precipitación, evaporación)
- ↳ la biota
- ↳ la antigüedad de los suelos
- ↳ la distancia al mar (por la deposición de sales provenientes de aerosoles marinos)
- ↳ la inyección de elementos ácidos en la atmósfera por las actividades industriales y los motores de combustión interna
- ↳ los excedentes de las aplicaciones de fertilizantes en terrenos agrícolas

Factores Químicos en la estructuración de cuerpos de agua.

La distribución de los compuestos químicos, especialmente la de los nutrientes, aporta el tercer elemento de importancia de la estructura de un lago.

En la estructuración química de un lago típico, la componente vertical es estacional y depende de la presencia de láminas de agua estabilizadas por la densidad. En los lagos templado-fríos, luego de que se desarrolla la estratificación térmica en primavera, las concentraciones de los nutrientes asimilables por el fitoplancton se hacen muy bajas en el epilimnion o la zona fótica. Al mismo tiempo sus concentraciones permanecen constantes o aumentan en el hipolimnion o la zona afótica.

Por analogía con la temperatura, la profundidad a la cual ocurre un brusco cambio en la concentración de una sustancia se denomina quimioclina. La quimioclina es un elemento permanente sólo en unos pocos lagos. Por el contrario, en la mayoría de los lagos, la estratificación química está determinada por la estratificación térmica, debido a la falta de mezcla vertical. Los lagos muy profundos, tales como el lago Superior, el lago Tahoe o el lago Tanganyika, pueden tener una estratificación química dependiente de los procesos microbianos e independiente de la temperatura.

La componente horizontal ocurre durante todo el año y resulta de la influencia de los bordes y el fondo del lago. En la zona litoral, siempre bien mezclada, raramente existe una zonificación vertical estable de los constituyentes químicos. Sin embargo puede darse una zonificación horizontal con las mayores concentraciones más cerca de la costa o en las zonas más playas.

Si la costa tiene muchas penínsulas y bahías (o sea D_L es grande), existe un mayor contacto del agua abierta con la costa y el fondo. Ello provoca que nutrientes tales como fósforo, nitrógeno, hierro y elementos traza, se disuelvan en las aguas del lago, incrementando su concentración en las aguas costeras.

En los embalses, así como en todos los lagos con bajo tiempo de residencia hidráulica, se debe considerar una componente longitudinal a lo largo del eje principal del ambiente.

Oxígeno y dióxido de carbono disueltos.

El oxígeno disuelto en el agua es consumido continuamente por la respiración de los animales y las plantas y por los procesos de descomposición, pero sólo es reabastecido durante la fotosíntesis de las plantas, cuando existen suficiente luz y nutrientes disponibles, y por disolución desde el oxígeno atmosférico. Dada su enorme importancia biológica, el oxígeno disuelto es una variable medida con frecuencia por todos los profesionales relacionados con el manejo cuerpos de agua.

Debido a la relativamente baja presión parcial de oxígeno en la atmósfera (0.21 atm) y su baja solubilidad, las concentraciones de oxígeno en el agua es relativamente bajas. Las aguas frías y bien oxigenadas poseen menos del 5% del oxígeno contenido en el mismo volumen de aire, y esta cantidad disminuye rápidamente cuando aumenta la temperatura del agua.

Las variaciones de la concentración de oxígeno en lagos y ríos, medidas para el corto y el largo plazo, son buenos indicadores de su estado trófico. Por ejemplo, las aguas oligotróficas muestran poco apartamiento de los valores de saturación, mientras que las eutróficas pueden variar desde la virtual anoxia en el hipolimnion hasta la supersaturación en el epilimnion.

La entrada de materia orgánica de fuentes naturales, o con los vertidos domésticos e industriales dispara la proferación de bacterias y hongos, activando los procesos de descomposición, lo que puede causar una seria disminución del oxígeno disuelto. Cuando esto ocurre la mayoría de los organismos acuáticos perece y son reemplazados por unos pocos organismos especializados que toleran bajos niveles de oxígeno. Además, la caída de la concentración de oxígeno a un nivel muy bajo causa un cambio en el estado de óxido-reducción (potencial redox) y en la solubilidad de muchos metales y de algunos nutrientes.

El CO₂ es un producto de la respiración de los animales y las plantas y aporta la principal fuente de carbono a la fotosíntesis. Generalmente, la concentración del dióxido de carbono en el agua muestra una relación inversa con la concentración de oxígeno.

Aunque sólo es un componente menor en el aire, el CO₂ es bastante abundante en el agua debido a que su solubilidad es más de 30 veces superior a la del oxígeno.

El dióxido de carbono se disuelve en el agua para producir ácido carbónico (H₂CO₃), que se disocia en varias fracciones (CO₂, HCO₃⁻, CO₃²⁻) dependiendo de la concentración de ión hidrógeno (pH). A niveles típicos de pH (entre 6 y 8) el bicarbonato es la fracción de carbono inorgánico más importante y el paso limitante en velocidad de reacción desde el bicarbonato hasta el CO₂ es la deshidratación del ácido carbónico intermedio. Esta reacción puede limitar la

tasa de fotosíntesis por cortos períodos durante los días calmos en algunas aguas muy productivas donde el nivel de CO₂ libre es muy bajo con respecto a la demanda de las plantas.

Cuando la demanda de CO₂ por la fotosíntesis es alta, ocurre la precipitación de carbonato de calcio, especialmente en lagos de aguas duras. Ello resulta en dos fenómenos comunes en los lagos: bancos de piedra caliza ("marl") que se depositan alrededor de los bordes de los lagos calizos y la suspensión coloidal de carbonato de calcio produce el "blanqueo del lago" que disminuye la transparencia del agua.

La temperatura es el factor ambiental de mayor importancia en regular las concentraciones de oxígeno y de dióxido de carbono en un lago. Pero tales niveles dependen también de la fotosíntesis de las plantas, la respiración de todos los organismos, la aireación del agua, la presencia de otros gases y de cualquier oxidación química que pueda ocurrir.

Ciclos de nutrientes: carbono, fósforo y nitrógeno.

En los ecosistemas acuáticos, la mayor parte del **nitrógeno** se encuentra como gas N_2 . Nitrato, amonio, nitrito, urea y otros compuestos orgánicos son menos abundantes, pero de mayor interés biológico. El nitrógeno se cicla entre todas esas formas químicas, de forma gaseosa, soluble y particulada en condiciones óxicas y anóxicas. La disponibilidad de los diversos compuestos del nitrógeno influye en la variedad, la abundancia y el valor nutricional de las plantas y los animales acuáticos.

El nitrógeno es el cuarto elemento en importancia en la composición celular; la materia viva contiene alrededor de un 5 % de nitrógeno en peso seco. Sin embargo, en las aguas naturales, el nitrato y el amonio no siempre están presentes en las cantidades adecuadas y pueden limitar el crecimiento de las plantas. La limitación por nitrógeno es común en el océano y en los lagos de climas cálidos, y en sistemas donde el fósforo y el silicio son naturalmente abundantes o sistemas donde el fósforo ha sido aumentado con respecto al nitrógeno por la polución.

En los lagos y en las aguas corrientes, la concentración de la mayoría de los compuestos de nitrógeno tiende a seguir patrones estacionales regulares. Durante la primavera y el verano la captura de nitrógeno por la biota tiende a disminuir las concentraciones en la zona fótica. Durante el otoño y el invierno, la liberación de nitrógeno por los sedimentos, la entrada con los afluentes y las lluvias, y el abastecimiento desde el hipolimnion, aumentan la concentración de nitrato y a veces también la de amonio.

La forma gaseosa del nitrógeno es prácticamente inerte. Sólo algunas algas verde-azuladas y algunas bacterias capaces de fijar el nitrógeno lo pueden utilizar para el crecimiento. En algunos lagos esa suele ser una fuente importante de nitrógeno para las plantas.

El nitrato es la forma de nitrógeno inorgánico combinado más común en lagos y ríos. Constituye la principal fuente de nitrógeno para toda la vegetación acuática y, a partir de ella, pasa por la red trófica principalmente integrando las proteínas.

La concentración y la tasa de entrada de nitrato están íntimamente conectadas con las prácticas de uso de la tierra en la cuenca de drenaje. El ion nitrato se mueve fácilmente a través de los suelos y es rápidamente lavado de los mismos (en esto contrasta con los iones fosfato y amonio que, por ser cationes, son retenidos por los suelos). Los cambios naturales en la vegetación de la cuenca de drenaje, producidos por los incendios y las inundaciones o el desmonte producido por el hombre, producen un aumento de los niveles de nitratos en las aguas corrientes. El nitrato que deriva de las descargas cloacales de las ciudades y las que se originan en los fertilizantes utilizados

por la agricultura aumentan de manera importante las concentraciones de nitrato en lagos y ríos.

El amonio es la forma de N preferido por las plantas para su crecimiento, dado que el metabolismo para reducir el nitrato al grupo amino ($-NH_2$) requiere de energía adicional así como de la presencia de la enzima *nitrato reductasa*. La excreción de amonio por los animales recicla el nitrógeno nueva-mente hacia las plantas. El amonio puede devenir en dañino para los animales y las plantas, especialmente a niveles elevados de pH cuando se forma el tóxico hidróxido de amonio.

La reducción de nitrato a nitrito y posteriormente a nitrógeno gaseoso producida por acción bacteriana (denitrificación), ocurre solamente a bajas concentraciones de oxígeno en el sedimento y el hipolimnion. La denitrificación es un proceso de importancia en el balance de N de los lagos, los humedales, las aguas corrientes y, especialmente, los estuarios. Si los arroyos eutrofizados son derivados a través de humedales es posible disminuir la concentración de nitratos por denitrificación.

Todas las aguas naturales contienen nitrógeno orgánico en forma soluble y particulada. Estos componentes no están generalmente disponibles para los organismos superiores si no son previamente procesados por las bacterias y los hongos. Los productos orgánicos van desde la urea y las proteínas fácilmente degradables a formas biológicamente aprovechables, hasta los ácidos húmicos que son biológicamente inertes. Sin embargo, algunas de esas grandes moléculas inertes juegan un rol de significación en la quelación de los metales disueltos. La deposición de materia orgánica particulada en los sedimentos constituye uno de los mayores sumideros de nitrógeno.

La alta tasa de reciclado del nitrógeno explica la habilidad del fitoplancton y las algas de las aguas corrientes para crecer en condiciones en las que la concentración de nitrógeno en el agua es sumamente baja.

En los lagos, el **fósforo** es el factor que generalmente limita el crecimiento del fitoplancton debido a que comúnmente se lo encuentra en bajas concentraciones.

La mayor parte del fósforo en las aguas de un lago se mantiene en forma particulada y biológicamente no disponible. Además, los suelos de la cuenca de drenaje retienen al fósforo mucho más que al nitrógeno. Sólo un pequeño porcentaje del fósforo total de las aguas corrientes se encuentra en forma soluble. Más del 90 % de todo el fósforo erosionado de las rocas continentales es arrastrado hacia los lagos profundos o el mar en una forma inerte, adsorbido a las partículas de arcillas en suspensión.

La cantidad de fósforo que necesitan los seres vivos (0.3 % del peso del cuerpo) es mucho más pequeña que las necesidades de carbono, silicio o nitrógeno. Una relación en peso de N:P de 10:1 es común, con relaciones mayores indicando una deficiencia de fósforo. Cuando el crecimiento algal está limitado por fósforo, la tasa de fotosíntesis está determinada por la cantidad de fosfato biológicamente disponible. Por el contrario, la biomasa de fitoplancton es proporcional a la concentración de fósforo total (TP = soluble + particulado), la mayor parte del cual se supone que es reciclable. Globalmente, el fitoplancton en los climas húmedos tiende a tener su crecimiento limitado por fósforo más que por nitrógeno. Lo opuesto tiende a ser válido en climas áridos.

El ciclo del fósforo en los lagos involucra fósforo orgánico y fósforo inorgánico tanto en formas solubles como particuladas, y las transferencias entre las distintas fracciones. Esas transferencias son más rápidas que para el nitrógeno o el silicio.

De todos los compuestos del fósforo presente en los lagos, solamente el fosfato soluble (PO_4) es aprovechable por el fitoplancton para su crecimiento.

En los lagos profundos templado-fríos, hacia fines de la primavera, el fosfato cae a concentraciones por debajo de los $2 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$, bien por debajo del K_m para el crecimiento del fitoplancton. La mezcla de invierno o primavera es el proceso más importante para retornar fósforo hacia el epilimnion. Durante el resto del año, todas las otras formas de los compuestos del fósforo, y el fósforo tomado por el fitoplancton, son reciclados continuamente hacia el fitoplancton vía la excreción por parte de los peces, el zooplancton y la actividad bacteriana. Durante el verano y el otoño, el reciclado parece ser la principal fuente de fósforo para el fitoplancton, aún durante los densos blooms algales en los lagos eutróficos.

En la zona litoral y en los lagos poco profundos, es importante el abastecimiento de fosfato a partir de los sedimentos. Este proceso se denomina carga interna.

Las algas han desarrollado mecanismos especiales para reducir la severidad de la limitación por fósforo. Cuando la oferta es baja, el fitoplancton puede excretar enzimas extracelulares denominadas *fosfatasas alcalinas*, las cuales pueden romper la unión química entre el PO_4 y las moléculas orgánicas. Además, cuando existen altas concentraciones de fosfato, tal como en la primavera temprana, las algas pueden acumular el exceso de fósforo en gránulos de polifosfato. Este *consumo no esencial (luxury consumption)* permite que la célula se divida varias veces cuando la oferta externa de fosfato se reduce.

En los ríos y arroyos en los cuales las partículas minerales son abundantes, existe un sistema de amortiguación del fosfato dado que el PO_4 es adsorbido o desorbido de las partículas en función de la concentración externa de PO_4 y de la salinidad. El fosfato reacciona con las partículas inorgánicas en suspensión según un proceso de dos pasos. Inicialmente, la adsorción ocurre a alta velocidad y es fácilmente reversible. El segundo paso es lento, menos fácil de revertir, e involucra la difusión en estado sólido del ion fosfato hacia el interior de la partícula. En sitios o en momentos de baja concentración de fósforo libre en el agua, existe cierta reversión del proceso, conduciendo a una concentración de PO_4 de equilibrio, amortiguada y de mayor constancia.

El ingreso de grandes cantidades de fósforo a los lagos y los ríos resulta principalmente de la erosión de las partículas del suelo, durante las inundaciones y las tormentas, en zonas de pendientes pronunciadas y las tierras denudadas por un manejo incorrecto. Los desechos domésticos, de la agricultura y de ciertas industrias, son fuentes antrópicas de fosfato soluble y han provocado la eutrofización de muchos lagos. El tratamiento secundario de los efluentes domésticos contiene entre 5 y $8 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$ de $\text{PO}_4\text{-P}$, el cual debería ser removido casi completamente por un tratamiento posterior o ser diluido unas mil veces antes de alcanzar las concentraciones de PO_4 típicas de un lago.

Las diatomeas requieren grandes cantidades de **silicio**, en forma de sílice (SiO_2), para sus paredes celulares. Este elemento puede ser limitante para el crecimiento del fitoplancton cuando éste está dominado por las diatomeas. La sílice deriva del desgaste por la acción atmosférica de las rocas y los suelos, especialmente de aquellos que contienen feldspatos. La sílice que se incorpora en muchas especies de diatomeas es insoluble y por lo tanto, el silicio es menos fácilmente reciclable que la mayoría de los otros elementos. Los frústulos de las diatomeas se acumulan en los sedimentos, y los cambios de las diferentes especies en el tiempo le sirven a los paleolimnólogos para reconstruir la historia trófica de los lagos.

El **calcio** es el componente principal del esqueleto de muchos animales y de algunas plantas, pero también contribuye al principal sistema buffer de los ecosistemas acuáticos. La precipitación como CaCO_3 durante la fotosíntesis intensa y su disolución por las lluvias en la cuenca de drenaje, controlan la oferta de este elemento.

El **magnesio**, que tiene una química acuática similar a la del calcio, es vital para la transferencia de energía a nivel celular dado que cataliza el cambio de ATP a ADP. Las plantas también requieren magnesio como centro activo de la molécula de clorofila_a, su principal pigmento.

El **azufre** es un componente estructural esencial de las proteínas y tiene una fase gaseosa de importancia cuando el sulfuro de hidrógeno es liberado de los sedimento durante la descomposición de la materia orgánica. El sulfuro de hidrógeno generalmente es oxidado a sulfato en la óxica microzona superficial de los sedimentos de algunos lagos y estuarios.

El **cloro**, como ion cloruro, está presente en pequeñas cantidades en las aguas dulces pero deviene el ion dominante en los estuarios y el océano. La desinfección con cloro durante el tratamiento de las aguas para consumo humano e industrial produce ciertos compuestos organoclorados que suelen ser muy tóxicos para los animales y las plantas.

El **hierro** es necesario en cantidades relativamente altas para los animales y las plantas, aunque generalmente se lo considere un elemento menor. Las dos o tres capas exteriores de electrones del átomo de hierro dominan el transporte de electrones de la respiración. Este elemento es esencial para la molécula de hemoglobina y para ciertas enzimas involucradas en el metabolismo del nitrógeno.

El fosfato de los lagos comúnmente se pierde desde la zona fótica por precipitación o por sorbción en las partículas que contienen hierro. La disponibilidad de hierro puede limitar el crecimiento algal en los lagos y ríos, especialmente cuando la fijación de nitrógeno es importante.

Algunas algas producen ciertas moléculas denominadas *siderocromos* cuando la concentración de hierro disuelto es baja. Tales moléculas permiten hacer disponible para el crecimiento algal el hierro unido orgánicamente.

Las aguas naturales son soluciones químicas extremadamente diluidas con pequeñas cantidades de ciertos metales esenciales. Entre ellos se incluyen: manganeso, cobre, zinc, cobalto y molibdeno. Esos elementos son requeridos en muy pequeñas cantidades por los animales y las plantas. Por esa razón

comúnmente se los denomina elementos traza o [micronutrientes](#). Su rol principal en las células es como centro activo de las enzimas o como cofactores en las reacciones enzimáticas. Las algas de algunos lagos oligotróficos muestran limitaciones en su crecimiento debido a deficiencias en la oferta de alguno de esos elementos traza. Cuando ocurren limitaciones de un elemento traza la causa principal es una deficiencia geoquímica del elemento en la cuenca de drenaje. Los animales y las plantas tienden a acumular elementos traza muy por encima de sus necesidades inmediatas.

Las altas concentraciones de estos elementos pueden causar efectos tóxicos sobre los animales y las plantas. Esta toxicidad parece ser mayor si el metal está en estado iónico no quelado.

[Lecturas para esta reunión](#)

- Ø Carlson, R. 1995. The Secchi disk and the volunteer monitor. LakeLine April 1995: 28-37
- Ø Carpenter, S. R.; N. F. Caraco; D. L. Correll; R. W. Howarth; A. N. Sharpley & V. H. Smith. 1998. Nonpoint pollution of surface waters with phosphorus and nitrogen. Issues in Ecology, 3: 1-12
- Ø <http://dipin.kent.edu/secchi.htm>

Componentes biológicos

El cuarto elemento de importancia en la estructuración de un cuerpo de agua es el biológico.

La mayoría de los organismos pueden clasificarse en función de su hábitat más común.

- El [plancton](#) está constituido por los organismos que viven a la deriva, a merced de las olas y las corrientes. Pueden boyar de manera más o menos controlada, o nadar débilmente intentando posicionarse en el espacio. Los animales de este grupo son denominados [zooplancton](#) y las algas [fitoplancton](#). Existe una gran gama de organismos de nutrición facultativa heterótrofa o autótrofa que escapa a una inclusión en uno u otro grupo. Las bacterias, hongos y virus planctónicos están asociados generalmente con las partículas en suspensión.
- Los animales que controlan su posición en la columna de agua por ser potentes nadadores, tal como los peces, son denominados [necton](#).
- Existe también una comunidad particular de organismos, el [neuston](#), que habitan la superficie del agua. Una parte del neuston, comprendido por grandes aglomerados flotantes transportados por el viento, se denomina [pleuston](#). Por ejemplo, en los lagos tropicales y en las lagunas del valle de inundación de los grandes ríos, *Pistia* (repollo de agua), una gran macrófita acuática, puede ser un abundante componente del pleuston y puede cubrir completamente pequeñas bahías y ensenadas.
- Entre la biota de la zona litoral, el [perifiton](#) es importante en los sitios donde las rocas y la vegetación superior aportan un sustrato firme. El perifiton está compuesto por un conjunto variable de organismos entre los que se incluyen algas, bacterias, hongos, protozoos y pequeños metazoarios. Estas comunidades son altamente reactivas al cambio ambiental y sirven como buenos indicadores biológicos de la salud del lago. Entre los profesionales del manejo y los ingenieros, suele emplearse el término "biofilm" para hablar del perifiton, en tanto el nombre originario de *aufwuchs* ha caído en desuso.
- No es raro que las plantas superiores, las [macrófitas acuáticas](#), dominen las zonas litorales arenosas o barrosas de los lagos si la acción del viento no impide el arraigo de sus raíces.
- Los organismos asociados con el fondo del lago son denominados organismos bentónicos, y colectivamente son referidos como el [bentos](#). Incluye todas las formas encontradas sobre o dentro de los sustratos sumergidos, ya sea que se encuentren en las zonas litoral, sublitoral o profunda. Aquellos que viven o se mueven sobre el fondo del lago, tal como

los cangrejos o las larvas de la mosca dragón, son incluidos en el epibentos, y aquellos que agujerean y perforan por debajo de la superficie, tal como las lombrices acuáticas y algunas larvas de insectos, son conocidas como infauna.

En contraste con la gran cantidad de endemismos que ocurre en los lagos a nivel global, las aguas corrientes tienen una biota bastante característica y uniforme. Sólo unos pocos ríos y arroyos tienen condiciones ambientales especiales que impiden el desarrollo del conjunto típico de organismos. Entre los ejemplos se incluyen los ambientes polares o alpinos y los manantiales de aguas termales.

Fitoplancton

El fitoplancton constituye las "pasturas" de los lagos y los océanos, y la mayoría de las especies son cosmopolitas, con una distribución global.

Son algas pequeñas que flotan libremente variando desde el tamaño del picoplancton unicelular (menos de 5 μm de diámetro) hasta las formas coloniales del tamaño de las arvejas. La mayoría de las especies del fitoplancton no es visible al ojo desnudo pero sus numerosas poblaciones son responsables del color verdoso característico y de la reducida transparencia de algunos lagos. Las algas muy pequeñas, el picoplancton, pueden dominar las aguas oligotróficas del océano abierto y algunos lagos muy poco productivos.

En las regiones templadas, el fitoplancton generalmente crece en una serie de pulsos o "blooms" en respuesta a la modificación estacional de las variables ambientales. El crecimiento en blooms está basado en una rápida reproducción vegetativa, con la reproducción sexual más lenta ocurriendo sólo bajo condiciones ambientales desfavorables.

Las primeras fases del bloom se inician en la primavera por el aumento de la incidencia de la radiación solar y la temperatura del agua. Durante el verano, una vez establecida la estratificación térmica, la disminución de la concentración de nutrientes en el epilimnion y el pastoreo por parte del zooplancton reducen la abundancia del fitoplancton. El crecimiento de otoño se inicia con el retorno de nutrientes a las aguas más superficiales desde las profundidades, y finaliza cuando la iluminación disminuye hacia el fin de la estación y la temperatura desciende por debajo de los umbrales de tolerancia de las algas.

En los trópicos y en los climas templado-cálidos, el crecimiento es continuo, siempre que los nutrientes estén disponibles.

En las regiones polares, donde los períodos de luz solar y sin hielo son breves, existe sólo un corto bloom.

Además de la manifestación comunitaria del bloom, el ciclo de crecimiento anual de cada especie es afectado de manera diferencial por la disponibilidad de nutrientes, el grado de estratificación térmica, el movimiento algal, la competencia interalgal, el pastoreo del zooplancton y el parasitismo de protozoos, hongos, bacterias y virus.

Las algas han desarrollado varias estrategias para afrontar el stress que representan la escasez de nutrientes y el pastoreo.

Entre las estrategias para crecer aún bajo severa escasez de nutrientes se incluye la producción de enzimas extracelulares especiales que liberan los nutrientes unidos químicamente a ciertas moléculas orgánicas y también la producción de enzimas intracelulares que mejoran la captación de nutrientes a bajas concentraciones. Algunos fitoplanctontes nadan o cambian su densidad para alcanzar condiciones de luz o de

nutrientes más favorables. Ciertas algas tienen formas de reposo para sobrevivir a las condiciones desfavorables.

En cuanto a las estrategias para resistir la acción de predación del zooplancton, algunas algas producen toxinas, en tanto que otras se protegen con cubiertas gelatinosas. Otros medios de sobrevivencia son el de poseer un gran tamaño (colonias) o el de ser capaz de reproducirse más rápido de lo que el zooplancton pueda consumir.

El pastoreo y el parasitismo pueden cambiar la estructura de la comunidad (composición en especies) favoreciendo a las especies no apetecibles tal como las cianofíceas.

El holoplancton está constituido por los organismos que están presentes durante todo el año en el plancton. Los individuos que sólo algunas veces a lo largo del año se encuentran presentes en el plancton constituyen el denominado meroplancton. Todos los componentes de meroplancton deben tener alguna forma de reposo en los sedimentos para poder sobrevivir durante los períodos de stress y que es resuspendida desde el fondo durante las mezclas totales de otoño o de primavera.

Principales grupos algales

Las diatomeas de los géneros *Asterionella*, *Fragilaria* y *Tabellaria* dominan el bloom de primavera en los lagos templado-fríos porque crecen más rápido que las algas competidoras. Las diatomeas se caracterizan por poseer una bella pared de dos placas imbricadas de dióxido de silicio. Debido a que una pared de silicio requiere mucha menos energía para ser sintetizada que una pared de celulosa, las diatomeas tienen una ventaja sobre el resto del fitoplancton. Sin embargo, la disponibilidad de silicio puede ser el factor limitante para su crecimiento.

Las cianobacterias (algas verde-azules) tales como *Aphanizomenon*, *Anabaena* y *Microcystis* son más comunes en lagos eutróficos durante el período de aguas cálidas que abarca el verano y el otoño. Pasan el invierno como aquinetos, formas de reposo similares a las esporas. Aunque a bajas temperaturas las algas verde-azuladas crecen más lentamente que las diatomeas, a temperaturas mayores se reproducen más rápidamente. Parte de su éxito se debe también a que son capaces de regular su posición en la columna de agua hacia las profundidades más favorables para el crecimiento. Este proceso consiste en la producción de diminutas vacuolas de gas, relativamente permanentes, que le dan una ligera capacidad de flotación a las células faltas de alimento; durante el día, en la superficie ricamente iluminada ocurre la producción fotosintética de un carbohidrato de alta densidad el cual actúa como un balasto que causa su hundimiento. El balasto es utilizado metabólicamente durante la noche para que en la mañana las algas floten hacia la superficie para recomenzar el ciclo. La flotación cerca de la superficie sombrea y limita a las algas competidoras. Las colonias grandes se hunden o flotan mucho más rápido que los filamentos individuales, y grandes colonias de algas verde-azuladas dominan el plancton en los lagos eutróficos durante el verano y el otoño. El gran tamaño y la presencia de sustancias tóxicas inhiben su consumo por parte del zooplancton.

Unos pocos géneros de algas verde-azuladas, tal como *Aphanizomenon*, pueden fijar el N₂ gaseoso de la atmósfera. Todos los otros grupos algales y muchas cianofitas no tienen esta capacidad. Esto coloca a las cianofíceas fijadoras de N en clara ventaja en aquellos ambientes que reciben efluentes ricos en fosfatos.

Los blooms de cianofitas declinan si fallan en su flotación, si son ancladas en la costa o son destruidas por el sol (UV) o si agotan un nutriente esencial. Los grandes blooms pueden ser rápidamente destruidos si son atacados por virus cianófagos o por los hongos cítridos.

Los [dinoflagelados](#), tales como *Peridinium* y *Ceratium*, generalmente crecen mejor en verano y otoño debido a que pueden nadar activamente hacia zonas favorables en luz y nutrientes. Estas algas son fototácticas positivas y pueden formar manchones superficiales de color marrón-rojizo denominados mareas rojas. Los dinoflagelados poseen nutrición facultativa siendo heterótrofos bajo condiciones de disponibilidad de materia orgánica y autótrofos en su ausencia. Los requerimientos en nutrientes de los dinoflagelados son complejos y puede incluir la necesidad de ciertas sustancias orgánicas. Sus poblaciones pueden declinar por efecto del pastoreo del zooplancton, por la competencia con otras algas y, posiblemente, por agotamiento de nutrientes.

El resto de los grupos sistemáticos son de menor importancia ecológica. Las [clorofitas](#), [crisofitas](#), [criptofitas](#) y [euglenofitas](#) a veces dominan el reducido plancton del verano debido a su habilidad de tomar nutrientes a bajas concentraciones y a mantener su posición por natación.

La distribución espacial de casi todas las especies del fitoplancton es irregular. Manchones y bandas superficiales de algas verde-azuladas o dinoflagelados son visibles en los lagos eutróficos y en los océanos. Si la tasa de crecimiento excede a la de dispersión turbulenta, una fase de reproducción explosiva produce un manchón de algas. El pastoreo desigual por parte del zooplancton también puede producir manchones algales. Los manchones horizontales y la láminas verticales también son producidos por el movimiento activo de las algas en sus intentos de optimizar sus condiciones de iluminación y de nutrientes.

Microorganismos planctónicos.

Los **virus** son parásitos intracelulares obligados sumamente pequeños (unos 0.02 μm , si bien algunos llegan a 0.2 μm). Enfermedades tan comunes como la hepatitis son provocadas por virus que se diseminan con las aguas contaminadas, por lo que su estudio es crucial para controlar problemas de salud pública. El rol de los virus en el ambiente acuático no es muy conocido, con excepción de la acción de los fagos en el control de los blooms de cianofíceas. La posibilidad de su empleo como herramienta de manejo de proliferaciones de algas azul-verdosas ha sido intentada pero sin éxito, ya que las cianofíceas rápidamente desarrollan mecanismos de resistencia. Es de suponer que los virus afectan a la mayoría de los organismos acuáticos y podrían tener influencia en sus dinámicas poblacionales.

Las **bacterias** son organismos unicelulares procariotas de muy pequeño tamaño (0.2 - 5 μm de longitud), sólo visibles como un punto en los más potentes microscopios ópticos. Se multiplican rápidamente por simple división celular cuando encuentran un sustrato adecuado. Ocasionalmente pueden reproducirse por mecanismos sexuales. La mayoría de ellas son heterótrofas, aunque existe un grupo de bacterias fotosintéticas anaeróbicas que puede hallarse en ciertos lagos y estuarios. Si bien las células bacterianas pueden contarse por millones por centímetro cúbico en las aguas abiertas de lagos y ríos, son poco numerosas si se compara su abundancia con las presentes en los suelos. Las bacterias poseen una gran variedad de formas, pero las más comunes son las pequeñas cocoides y las discoidales, como individuos simples o en largas cadenas. Las mucilaginosas también son comunes para los limnólogos ya que *Sphaerotilus* forma densas matas en aguas contaminadas con efluentes orgánicos. Muchas bacterias poseen un flagelo que les permite la natación, en tanto que otras son sésiles.

Las bacterias poseen requerimientos muy específicos de nutrientes orgánicos e inorgánicos, y a su vez eliminan productos residuales característicos. Colectivamente, las bacterias pueden mediar más reacciones químicas que cualquier otro grupo de organismos. Junto con algunos hongos, son los únicos seres capaces de degradar la celulosa. Gran parte del interés en su investigación proviene del hecho de que son causantes de numerosas enfermedades en plantas y en animales. En el ecosistema su presencia es crucial ya que son los principales agentes de la mineralización en los ciclos biogeoquímicos.

Los principales predadores de las bacterias son los nanoflagelados heterotróficos, pequeños ciliados y dinoflagelados facultativos, aunque también son consumidas por crustáceos del plancton y del bentos cuando son abundantes.

Los **protozoos** se encuentran en todos los cuerpos de agua, especialmente allí donde también son abundantes las algas, las bacterias, o la materia orgánica. Son unicelulares eucariotas cuyos tamaños van desde algunos micrones hasta los 5 mm. Dada la gran capacidad de dispersión de las estructuras de resistencia, la mayoría de los protozoos son cosmopolitas. Algunos nadan rápidamente impulsados por cilias o flagelos, en tanto otros se desplazan lentamente con movimientos ameboidales. Entre las formas más conocidas se encuentra el género *Paramecium*, presente en toda charca temporaria.

Los protozoos pueden nutrirse de detritos, aunque muchos son cazadores de bacterias, hongos, algas y otros protozoos, y otros son estrictamente parásitos, como el plasmodio de la malaria. Algunos como *Ceratium* y *Pteridinium* pueden fotosintetizar y muchas veces son clasificados como algas.

Perifiton

Las algas arraigadas o perifiton crecen sobre las rocas sumergidas, el barro y la vegetación.

Solamente las diatomeas pennadas, las algas verde-azuladas y las verdes filamentosas son miembros comunes del perifiton. Los dos primeros grupos son capaces de desplazarse sobre el sustrato, moviéndose por reptación o por deslizamiento, pero las algas verdes filamentosas son fijas.

Las algas arraigadas siguen el ciclo de vida de los materiales sobre los cuales crecen. Al igual que el fitoplancton, el perifiton tiene ciclos estacionales, sin embargo, si el sustrato es estable tiende a mantener poblaciones estables durante todo el año.

El pastoreo, especialmente por parte de las larvas de los insectos acuáticos y los caracoles, es de importancia en la regulación de la biomasa del perifiton. Gran parte del interés puesto en el estudio del perifiton está en el proceso de colonización de nuevos sitios, el cual sigue un patrón análogo al de la vegetación terrestre, donde los primeros colonizadores son gradualmente sombreados por las especies más altas.

Macrofitia acuática.

En base a sus características morfológicas y fisiológicas, podemos distinguir cuatro grupos de macrófitas

Las **macrófitas emergentes** crecen en suelos saturados (la profundidad de la napa no es mayor a 50 cm desde la superficie) o inundados por un máximo de 1.5 m de agua. Su fisiología es similar a la de las plantas terrestres. Por lo general poseen hojas lineales erectas que brotan desde un potente rizoma o una fuerte raíz. El oxígeno que necesita la parte subterránea para la respiración no proviene de su entorno edáfico ya que éste es prácticamente anaeróbico. La formación de aerénquimas desde los órganos aéreos asegura la llegada de oxígeno desde la atmósfera. La tasa de evapotranspiración de las macrófitas con hojas aéreas es extremadamente alta y resulta en pérdidas de agua hacia la atmósfera superiores a la evaporación de una superficie de agua libre equivalente.

Las **macrófitas de hojas flotantes** arraigan en los sedimentos del fondo a profundidades de entre 0.5 y 3 m de agua. Pueden poseer tanto hojas flotantes como aéreas. El polimorfismo foliar suele ocurrir en la misma planta y se encuentra mediado por hormonas en relación con la concentración de CO_2 , temperatura y luz. Tanto las macrófitas de hojas flotantes como las emergentes obtienen los nutrientes minerales por absorción radicular desde los sedimentos, donde la concentración es varias veces superior a la del agua.

Las **macrófitas sumergidas** pueden crecer a cualquier profundidad, dentro de la zona fótica. Las angiospermas se encuentran limitadas a los primeros 10 m de profundidad ya que no toleran presiones hidrostáticas mayores a 1 atmósfera. Estas plantas poseen varios mecanismos de adaptación al ambiente acuático. Las hojas son sumamente delgadas y los pigmentos fotosintéticos se concentran en la capa de células superficial. Para maximizar la exposición a los escasos nutrientes, gases y luz subacuáticos, las hojas son de formas recortadas, con gran relación superficie / volumen.

Las **macrófitas flotantes** no arraigan en el sustrato sino que derivan libremente. Normalmente se encuentran en zonas de aguas calmas, protegidas. También en este caso la evapotranspiración es muy intensa y contribuye al descenso del nivel del agua.

En todos los grupos de macrófitas la reproducción vegetativa es el principal mecanismo de crecimiento poblacional y de dispersión. Si bien la reproducción sexual es posible, se encuentra completamente supeditada a la asexual.

Zooplancton.

Los crustáceos zooplanctónicos son organismos pequeños y semitransparentes que, junto con los protozoos pelágicos y los rotíferos, conforman la mayor parte del plancton animal de las aguas continentales.

El zooplancton de las aguas dulces se caracteriza porque generalmente sólo se encuentran unas pocas especies dominantes, en contraste con los ecosistemas pelágicos marinos, donde la diversidad es mayor y la abundancia media menor. En la zona pelágica de los lagos más grandes se pueden encontrar hasta 25 especies de crustáceos en el zooplancton. La abundancia del zooplancton de mayor tamaño (cladóceros y copépodos) varía desde más de 500 ind/l en lagos eutróficos hasta menos de 1 ind/l en las aguas más oligotróficas. Factores tales como el oxígeno, luz, temperatura, movimiento del agua, alimento, enfermedades, competencia y predación influyen sobre el número de especies y su abundancia.

En tanto mayor sea el número de especies de peces presentes en un lago, mayor será el número de especies zooplanctónicas. Por qué se establece esta relación es una cuestión aún no clara, pero una reducción en la competencia interespecífica por el fitoplancton puede estar involucrada. Una explicación alternativa es que, simplemente, un hábitat favorable para una amplia variedad de peces también será favorable para una amplia variedad de zooplanctones. También se observa una relación directa entre el número de especies y la superficie del lago.

Distintas especies del zooplancton habitan en todas las profundidades, siempre y cuando las condiciones de oxígeno disuelto sean las adecuadas. Algunas especies habitan la zona costera, comúnmente asociadas con las plantas acuáticas superiores y el sustrato litoral. La zona litoral de la mayoría de los lagos es habitada por un diverso ensamble de copépodos, rotíferos y protozoos, con muchas especies que son sésiles estrictos y otras que muestran un ciclo de vida que alterna entre el medio planctónico y el bentónico.

Gran parte del zooplancton mide entre 0.5 y 3 mm de largo; la mayoría se alimenta de algas o de agregados bacterianos de un diámetro que varía entre 1 y 15 μm . Los copépodos ciclopoideos y algunos rotíferos son raptos y devoran a otros zooplanctones.

Desde el punto de vista funcional, los principales componentes del zooplancton de un lago son el microzooplancton (compuesto de protozoos, estadios juveniles de copépodos, y rotíferos) y el macrozooplancton (que incluyen a los cladóceros y los copépodos ciclopoideos y calanoideos). En algunos lagos son abundantes zooplanctones de mayor tamaño aún tal como las larvas del insecto *Chaoborus* o el camarón *Mysis*, mientras que en los lagos salinos *Artemia* puede ser el único animal del plancton.

Entre las adaptaciones del zooplancton al hábitat acuático se incluyen: movimiento activo, reproducción rápida, tamaño pequeño, migraciones verticales hacia la zona profunda durante el día y el evitar la zona costera.

La mayoría de los organismos del zooplancton son transparentes, lo cual reduce la predación por parte de los peces. Algunos zooplanctontes forman espinas o yelmos en respuesta a la presencia de sustancias excretadas por sus predadores, lo que actúa como una estrategia de defensa contra los invertebrados carnívoros.

La rápida reproducción partenogenética reduce el impacto de la predación y le permite a algunos zooplanctontes explotar los blooms algales de rápido crecimiento. Así, los cladóceros y los rotíferos son más abundantes durante el verano, cuando hay más alimento disponible.

Los copépodos y *Mysis* generalmente son perennes, con poblaciones activas durante todo el invierno. Muchos cladóceros y rotíferos tienen formas de reposo o huevos de resistencia que pasan el invierno en los sedimentos y que son transportados por el viento o las aves para colonizar nuevos hábitats.

El zooplancton es el principal eslabón trófico entre el fitoplancton pequeño y los grandes carnívoros, especialmente los peces jóvenes. La distribución y abundancia del zooplancton están determinadas por la cantidad de alimento y la intensidad de la predación.

La mayor parte del zooplancton se alimenta por succión de algas y bacterias del agua concentrando este alimento por filtración a través de las extremidades torácicas recubiertas de sedas.

A través de las excreciones del zooplancton se reciclan nutrientes, y este proceso puede ser la principal fuente de nitrógeno y fósforo durante la estratificación térmica.

Bentos.

Los componentes del zoobentos pasan la mayor parte de sus vidas dentro o cerca de los sedimentos.

Comúnmente son pigmentados y con forma de gusanos e incluye un grupo muy diverso de pequeños animales tales como larvas de insectos, crustáceos, gusanos y moluscos. El bentos se distribuye generalmente en manchones lo cual dificulta su muestreo cuantitativo. La distribución y abundancia del zoobentos están determinadas principalmente por la disponibilidad de oxígeno disuelto y el tipo de fondo.

El medio bentónico puede dividirse en dos hábitats diferentes: el litoral y el profundo. La zona litoral muestra grandes variaciones diarias y estacionales de sus características físicas y químicas. Aquí, la turbulencia aporta oxígeno y alimento. En esta zona la diversidad biológica es alta. La mayor cantidad de especies de insectos, caracoles, gusanos, crustáceos y peces están presentes en ésta zona. Por el contrario, la zona profunda se encuentra por debajo de la termoclina y física y químicamente es mucho menos variable, excepto en los lagos mesotróficos y eutróficos durante el verano, cuando disminuye la concentración de oxígeno. El zoobentos es menos abundante debido a que las temperaturas son menores, las concentraciones de oxígeno pueden ser reducidas y el substrato tiende a ser más uniforme. La estructura de la comunidad de la zona profunda es relativamente simple. Sólo están presentes unos pocos grupos de macroinvertebrados bentónicos, tales como oligoquetos, anfípodos, larvas de insectos (quironómidos y *Chaoborus*) y algunos moluscos especializados.

En los arroyos y ríos, generalmente los invertebrados del bentos dominan la biomasa.

La participación del bentos en la red trófica acuática es clave. El zoobentos transforma el detrito finamente particulado en proteína que, en último término, es consumido por los peces y las aves veadoras. Los mecanismos de alimentación varían desde aquellos que filtran algas, bacterias y detritos, como los moluscos bivalvos hasta los que capturan a otros animales como las larvas de los insectos, o los gusanos oligoquetos que ingieren sedimentos del fondo, nutriendose de los microorganismos asociados a las partículas.

Peces

Los peces controlan el turbulento ambiente acuático y dominan la trama trófica en lagos, embalses, arroyos, ríos y estuarios.

Su gran tamaño y su voraz apetito influyen de manera importante sobre la estructura de los ecosistemas acuáticos. La competencia por el alimento resulta en la partición de los recursos alimentarios disponibles entre las distintas especies de peces y sus crías. Las formas especializadas de alimentación les permiten a los peces la utilización de las distintas partes del medio planctónico y algunos están adaptados para alimentarse de los pequeños animales bentónicos o succionar la superficie de las rocas y la vegetación acuática.

La gran mayoría de los peces que habitan los lagos son planctónicos en sus primeros estadios de vida y se alimentan del zooplancton pequeño, de pequeños animales bentónicos y del perifiton que vive sobre las rocas y la vegetación sumergidas.

Los peces **planctívoros** se alimentan prácticamente sólo del zooplancton dado que pocos peces pueden subsistir alimentándose en base al fitoplancton.

Los peces **bentívoros** capturan a los organismos succionándolos junto con los sedimentos, o bien soplando furtivamente contra el fondo y luego cazándolos una vez suspendidos en el agua. En las aguas corrientes los invertebrados del bentos son el principal ítem alimentario.

Los peces mayores, frecuentemente carnívoros, que se alimentan de peces más pequeños incluyendo miembros de su propia especie, son denominados **piscívoros**.

Los peces **detritívoros** digieren bacterias, hongos y protozoos que viven en las partículas de detritos o en el barro. Sin embargo, inevitablemente también ingieren las nutritivas larvas de insectos y gusanos junto con los detritos.

Muchos peces son oportunistas en su comportamiento alimentario, y aún en los intestinos de los grandes carnívoros a veces pueden encontrarse algas, detritos o barro.

La gran movilidad de los peces les permite realizar largos desplazamientos espaciales (migraciones) como respuesta a los cambios en la distribución de los recursos tales como el alimento, refugio o hábitat de reproducción. También sus habilidades natatorias les permiten desplazamientos para escapar de peligros tales como los predadores, la falta de oxígeno o las temperaturas no adecuadas (desplazamientos localizados).

Los peces muestran preferencias de hábitat definidas y muchos tienen territorios para alimentarse, reproducirse o evitar la predación. Esas localizaciones cambian drásticamente con la estación del año o la hora del día, y generalmente están asociadas con estructuras sumergidas (tales como la macrofitia, la vegetación colgante), temperatura, iluminación o gradientes químicos. Especies tales como el lucio, la perca, las truchas o la carpa viven generalmente en una parte del río o del lago y se trasladan a otra para reproducirse, mientras otras pocas especies migran

considerables distancias para reproducirse. Los peces anádromos tales como los salmones desovan en ríos y arroyos pero maduran en el océano, mientras las varias especies de anguila son catádromas: maduran en las aguas dulces pero retornan al mar para reproducirse. Los peces anfídromos generalmente se reproducen en las aguas dulces de los estuarios y migran hacia la zona de mezcla o la zona oceánica costera para alimentarse. Los períodos que permanecen en el mar son más o menos prolongados. Los peces potádromos realizan largas migraciones a lo largo del canal principal de los grandes ríos (dorado, sábalo, surubí).

En los lagos, los ciclos estacionales de los peces son mucho menos dramáticos que los del plancton. Debido a que la mayoría de los peces viven varios años, la biomasa total puede ser bastante constante de un año a otro, pero generalmente existe una considerable variación en el tamaño de las diferentes clases de edad. La falla o el suceso de una clase de edad o cohorte depende de la interacción entre los factores ambientales y la predación. Las larvas de peces y los juveniles son muy vulnerables a la predación y su tasa de crecimiento depende de la temperatura del agua y la oferta de alimento. Para los peces de aguas frías como percas y truchas los veranos cálidos permiten que los peces nacidos ese año alcancen su primer invierno con un tamaño mayor. Con este tamaño son mucho menos vulnerables a la predación. En otras especies, la competencia inter e intraespecífica por el alimento, el canibalismo y la predación también son de importancia.

Las inundaciones y las secas influyen sobre la disponibilidad de sitios de reproducción, de alimentación y de refugio. Esto es válido principalmente en ríos pero también es importante en lagos y embalses.

Los stocks de peces nativos son comúnmente dañados por la sobrepesca y/o la introducción de peces exóticos. Estos últimos generalmente son introducidos en respuesta a las preferencias de los pescadores deportivos o con el fin de aumentar el rendimiento pesquero total del ambiente acuático. Varias especies de peces de interés deportivo, las carpas, las tilapias y otras especies de interés comercial han sido transferidas lejos de sus regiones originales de distribución y han producido cambios en la estructura trófica de muchos sistemas acuáticos. Un ejemplo extremo de impacto cultural se encuentra en los grandes lagos laurentianos de norteamérica, donde dos especies de peces altamente valoradas como la trucha de lago y el "whitefish" fueron devastadas por la pesca comercial y por la construcción de un canal que permitió la invasión por parte de la gran lamprea marina, un pez parásito. Estos impactos se combinaron con la introducción del "alewife" marino, el "rainbow smelt" y la carpa europea, los cuales pueden haber impactado negativamente y reducido los stocks de otras especies de salmónidos. El "alewife" en particular, devino extremadamente abundante y grandes mortandades ocurrieron durante la década del sesenta. Las campañas de siembra a largo plazo de los grandes salmónidos piscívoros, nativos y exóticos, han sido parcialmente exitosas para restaurar el balance ecológico; desde entonces los stocks de "alewife" han disminuido. Actualmente, el énfasis se pone en las pesquerías deportivas que actúan sobre las especies introducidas, especialmente el salmón del Pacífico.

Muchos peces tienen un gran valor comercial. Desafortunadamente las modificaciones producidas por el hombre en ríos, estuarios y lagos reducen las poblaciones de peces. El represamiento de los ríos impide las migraciones con fines reproductivos y bloquea el acceso a importantes áreas de alimentación ubicadas aguas arriba. Por otra parte, los embalses proveen un nuevo hábitat lacustre. Las medidas de control de crecientes rectifican los canales de los ríos, remueven los obstáculos naturales y eliminan la vegetación costera destruyendo comúnmente tanto el hábitat de agua corriente como los humedales de las planicies de inundación. Muchos peces dependen de estos hábitats para reproducirse o alimentarse.

La polución en la cuenca de drenaje y la zona litoral del lago junto con la desoxigenación del hipolimnion por la eutrofización son también causas de importancia en el deterioro de las pesquerías.

La polución por compuestos orgánicos y por metales pesados ha aumentado las concentraciones de contaminantes en el músculo de algunos peces hasta niveles tales que los hacen no aptos para el consumo humano.

La biomasa total de peces está relacionada directamente con la oferta de nutrientes. La producción total de peces está relacionada con el índice morfoedáfico (total de sólidos disueltos dividido por la profundidad media) que refleja la mayor disponibilidad de nutrientes en los lagos de aguas duras y poco profundos. Un manejo cuidadoso de los embalses y los lagos, incluyendo la siembra de peces jóvenes, puede mantener y aún incrementar los rendimientos pesqueros por encima de los del sistema original. Sin embargo, esto generalmente involucra un cambio considerable en la estructura de la comunidad de peces.

Otros vertebrados en ecosistemas acuáticos.

Los [anfíbios](#) necesitan del agua en sus primeros estadios de vida, y en el período adulto también se asocian con el medio acuático. Sapos, ranas y salamandras habitan en las orillas del agua y sus etapas juveniles son estrictamente acuáticas.

Si bien los [reptiles](#) se encuentran fisiológicamente independizados del agua para la reproducción, muchos de ellos han adoptado el ambiente acuático como hábitat. Varias especies de lagartijas viven en el ambiente supralitoral, en tanto que existen serpientes estrictamente acuáticas que predan sobre peces y anfibios nadando en las aguas abiertas. Los mayores reptiles vivientes, cocodrilos, caimanes y gaviales, son potentes piscívoros en lagos y ríos tropicales.

Los humedales son sitios tradicionales de anidación y alimentación de muchas especies de [aves](#). Las aves acuáticas explotan los recursos que ofrecen diferentes nichos, actuando en todos los niveles tróficos de manera bastante específica. Para ello, exhiben distintas adaptaciones en sus aparatos locomotores y en sus picos que van desde vadeadoras como las garzas hasta buceadoras como los biguás, pasando por águilas pescadoras, flamencos y mirlos acuáticos.

También entre los [mamíferos](#) encontramos muchas especies asociadas al agua. Algunas, como los varios antílopes acuáticos y el ciervo de los pantanos, son periféricas, prefiriendo las orillas de lagos y ríos para alimentarse y refugiarse en la vegetación circundante. Otros, como los hipopótamos, castores, carpinchos y nutrias, dependen del medio acuático para su alimentación, y su anatomía responde a este hábitat con adaptaciones como membranas interdigitales, esfínteres para las aberturas de nariz y oídos, pelo impermeable. Finalmente, los manatíes y los delfines de río son mamíferos completamente acuáticos, que ya no pueden desempeñarse en el medio terrestre al haber perdido las patas para la marcha.

Lecturas para esta reunión

- θ Rosenberg, A. A. 2003. Managing to the margins: the overexploitation of fisheries Front Ecol Environ 2003, 1(2), 102–106
- θ FAO, 2004 SOFIA, páginas 30 a 39: SITUACIÓN DE LOS RECURSOS PESQUEROS
- θ Quirós, Rolando. 2004. Cianobacterias en lagos y embalses de la República Argentina: década del 80. Documento de Trabajo n°2
- θ González de Infante, A. 1988. El plancton de las aguas continentales OEA

Ideas de síntesis sobre el funcionamiento de los ecosistemas acuáticos

Tramas tróficas

La energía y los nutrientes son transferidos a través de los sucesivos niveles tróficos.

La fotosíntesis aporta el alimento básico para los animales herbívoros los cuales luego son comidos por los carnívoros. La energía es una medida conveniente de esas transferencias pero sobresimplifica la situación. El valor nutritivo no es equivalente al contenido de energía. Los organismos requieren una dieta balanceada de elementos esenciales y de moléculas orgánicas preformadas, tales como aminoácidos y vitaminas, además de una mínima cantidad de energía.

La mayor parte de la energía y los nutrientes adquiridos por un nivel trófico se pierde como calor o excreción, y sólo una pequeña cantidad es retenida para el crecimiento.

Si nos basamos en la energía, la eficiencia de la transferencia al nivel trófico próximo superior varía desde el 2 al 40 %, dependiendo de la edad y del nivel en la cadena trófica.

El concepto más generalizado de la transferencia de biomasa o de energía es la pirámide trófica. En la amplia base de la pirámide se ubica una gran biomasa de plantas, los herbívoros lo hacen en el medio, y un pequeño grupo de carnívoros es soportado en la punta.

Muchos organismos acuáticos son omnívoros, lo cual hace dificultoso medir las transferencias de energía y nutrientes entre los niveles tróficos. En efecto, el concepto de nivel trófico es un concepto teórico y sumamente idealizado. La variedad de posibilidades de seleccionar el alimento está mejor descrito por el concepto de **trama trófica**, el cual es derivado a partir de las mediciones cuantitativas de los tractos digestivos de los animales. Cuando se llega a conocer las cantidades y tipos de alimentos utilizados por cada tipo de organismo se puede construir una trama trófica dinámica.

Loop microbiano

La eficiencia de las tramas tróficas acuáticas es incrementada por la habilidad de ciertos organismos pequeños de reciclar la materia orgánica. El pool de "detritos solubles" es la base del [loop microbiano](#). La principal fuente de los detritos solubles es la producción primaria autotrófica del gran fitoplancton y del pequeño picoplancton. La materia orgánica disuelta (DOC, "dissolved organic carbon") y las pequeñas partículas en suspensión proveen de alimento a las bacterias, los microflagelados heterotróficos y los ciliados. Esos pequeños organismos alimentan, a su vez, al zooplancton y a los peces pequeños.

El loop microbiano es muy importante en los grandes lagos oligotróficos donde la biomasa de las grandes algas nutritivas, como las diatomeas, es baja. En los lagos más eutróficos, el loop microbiano también juega un rol de importancia durante el mínimo de fitoplancton del verano medio. El rol del loop microbiano posiblemente sea de gran importancia en los grandes ríos con llanura de inundación pero con base en el decaimiento de la macrofitia acuática. Su importancia relativa en lagos y embalses tropicales está aún por ser determinada.

Los microorganismos del epilimnion también mineralizan los detritos solubles y particulados, liberando nutrientes inorgánicos para el crecimiento del fitoplancton. Esta regeneración de nutrientes en la lámina de mezcla es más importante durante el período de alto consumo de nutrientes en verano, cuando puede aportar entre el 5 y el 10 % de los requerimientos diarios del fitoplancton. Esta pequeña pero constante oferta de nitrógeno y de fósforo es una de las razones por las cuales las algas son capaces de crecer lentamente a concentraciones muy bajas de nutrientes.

Predación tamaño-selectiva

El zooplancton se encuentra dominado por organismos de gran tamaño en ausencia de peces zooplanctívoros, pero son rápidamente eliminados si sus predadores son introducidos. Los peces fácilmente pueden ver el ojo fuertemente pigmentado o el oscuro tracto digestivo del zooplancton, pero no son capaces de ver el cuerpo y su carpacho, virtualmente transparentes. La importancia de la predación selectiva por tamaño en la estructura de la comunidad zooplanctónica ha sido claramente evidenciada en los trabajos de Hrbacek (1962) y Brooks & Dodson (1965). Estas investigaciones derivaron en una interesante rama de la zoología experimental que hoy continúa. El concepto básico de la alimentación selectiva por tamaño es que los peces normalmente eligen los individuos del zooplancton más visibles y grandes, como *Daphnia* sp., permitiendo el incremento relativo de las especies más pequeñas.

Cuando los peces no están presentes, el zooplancton de gran tamaño es dominante debido a que poseen una menor relación entre el metabolismo basal y la respiración que las especies más pequeñas. La mayor eficiencia de las especies de gran tamaño es común a todos los animales y explica por qué, por ejemplo, los mamíferos pequeños como los ratones deben alimentarse cada pocas horas en tanto los elefantes pueden permanecer durante días e incluso semanas sin comer. Además, los zooplanctontes grandes son capaces de aprovechar una mayor rango de tamaño de algas, y su mayor tamaño ofrece cierta protección frente a predadores invertebrados como *Chaoborus* o copépodos ciclopeidos.

Interacciones tróficas en cascada

La predación selectiva de los peces sobre el zooplancton y de éstos sobre las algas son ideas críticas para el concepto de las **interacciones tróficas en cascada** (Carpenter et al., 1985). Esta hipótesis sostiene que las comunidades de peces, zooplancton y algas se encuentran interconectadas, y que cambios en los grandes peces pueden afectar a todos los componentes de la red trófica por debajo de ellos, hasta las algas y los nutrientes. Si se considera la pirámide trófica desde la cumbre hacia abajo (efecto "**top-down**"), se puede ver que frente a una disminución de los peces piscívoros, sus presas - los peces zooplanctívoros - habrán de aumentar. Este aumento en la abundancia de peces zooplanctívoros, a su vez, disminuye la biomasa del zooplancton herbívoro, deviniendo un crecimiento de la biomasa del fitoplancton. Finalmente, los nutrientes disponibles disminuyen a medida que son absorbidos por las algas. Por otra parte, si los peces piscívoros aumentan, los peces zooplanctívoros habrán de disminuir su número, las poblaciones de zooplanctontes herbívoros se expandirán y provocarán la disminución del fitoplancton por pastoreo. Los nutrientes disponibles serán más abundantes. Partiendo desde la base de la pirámide trófica (efecto "**bottom-up**"), cambios en la concentración de nutrientes, tal como ocurre cuando un lago recibe efluentes, controlan la biomasa de algas, zooplancton y peces.

Las interacciones tróficas en cascada fueron evidenciadas en lagos de varios tamaños, y existe controversia en si son más importantes en sistemas oligotróficos o eutróficos. Este concepto ha dado origen a la **biomanipulación**, un método relativamente moderno de control de las algas nocivas. La biomanipulación de la red trófica con el objeto de mejorar la calidad del agua del lago ha recibido considerable atención en los últimos años.

El concepto de las interacciones tróficas en cascada forma parte de la hipótesis top-down, bottom-up, por medio de la cual se pueden explicar varios cambios que se observan en la magnitud de las poblaciones. La hipótesis top-down, bottom-up establece que el ecosistema se encuentra estructurado por un lado por su dotación de nutrientes (la carga externa e interna), y por otro lado por el tipo de predadores "top" presentes. A nivel de población, *Daphnia*, por ejemplo, puede ser controlada por interacciones con el nivel trófico superior (peces zooplanctívoros) a través de su mortalidad, e interacciones con el nivel trófico inferior (algas) a través de cambios en la natalidad.

Lecturas para esta reunión

- θ Carpenter, S.; J. Kitchell & J. Hodgson 1985 Cascading trophic interactions and lake productivity. *Bioscience* 35: 634-639
- θ Brooks, J. & Dodson, S. 1965 Predation, body size, and composition of Plankton. *Science*, 150 – 3692: 28-35
- θ Thingstad, T. F. 1998. A theoretical approach to structuring mechanisms in the pelagic food web. *Hydrobiologia* 363: 59-72. INTRODUCTION, FOOD CHAIN STRUCTURE AS A FUNCTION OF NUTRIENT CONTENT, SOME POSSIBLE "DIRTY TRICKS" OF THE FOOD WEB GAME, DISCUSSION.

Ecología de lagos someros.

- Ø Scheffer, M.; S. H. Hosper; M. L. Meijer & E. Jeppesen. 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. TREE 8: 275-279

Ecología de ríos: El concepto del continuo del río.

El amplio panorama de los hábitats de las aguas corrientes, desde el pequeño arroyo de cabecera hasta el río, es abarcado por el concepto del continuo del río. Esta idea está originada en cómo la materia orgánica de origen alóctono, que cae o crece en los ríos y arroyos, es procesada a lo largo del río.

La transformación de las hojas y de otros restos de los árboles y arbustos es realizada y facilitada por una serie de grupos funcionales de invertebrados de las aguas corrientes.

Los desmenuzadores, tales como algunos plecópteros ("stoneflies"), anfípodos y cangrejos, despedazan y desmenuzan las hojas enteras recubiertas por microorganismos (CPOM, "coarse particulate organic matter") e ingieren los fragmentos, muchos de los cuales son luego descartados o digeridos parcialmente y defecados;

Los colectores y los filtradores remueven del agua cualquier partícula en suspensión (FPOM, "fine particulate organic matter") incluidas las heces de los desmenuzadores.

La función de filtradores la cumplen grupos de organismos tales como los moluscos bivalvos y la de colectores la cumplen grupos tales como las larvas de jején ("blackflies") y algunos tricópteros ("caddysflies"), además de los gusanos que se alimentan en los depósitos de sedimento en los pools y bajo las rocas y que en última instancia también dependen de los depósitos del material fino particulado.

Los pastoreadores se alimentan de las algas arraigadas, bacterias y hongos, y también de pequeños animales tales como los rotíferos. En este grupo se incluyen los caracoles pero también se observan larvas de insectos, tales como tricópteros ("caddys flies") y efemerópteros ("mayflies"). El pastoreo sobre las diatomeas pennadas se puede suplementar por consumo directo de los musgos. Los peces con bocas adaptadas a succionar, pastorean algas de las rocas, y son particularmente abundantes en los arroyos pequeños y soleados.

Normalmente, las plantas acuáticas superiores no son consumidas directamente. Sin embargo, la rica cubierta de perifiton en sus hojas y ramas aporta una fuente nutritiva de alimento para varios animales pastoreadores. Las larvas de insectos que minan las ramas, tal como los quironómidos, son una excepción y actúan por completo dentro de los tejidos de las macrófitas.

Los predadores invertebrados y los peces completan la cadena trófica.

El resultado neto es la transformación de la materia orgánica, partiendo de grandes partículas en las cabeceras y terminando como un material refractario finamente particulado y compuestos orgánicos disueltos en el potamon.

El "drift" está compuesto de detritos, algas e invertebrados transportados por la corriente. La mayor parte del "drift" se produce por la noche, y tanto los peces como los invertebrados se alimentan activamente sobre este recurso.

El concepto del continuo del río imagina una cascada, o continuo, de materia orgánica altamente nutritiva que va desde las grandes hojas y hierbas en los arroyos de la alta cuenca hasta el finamente particulado detrito refractario en los grandes ríos.

Este concepto explica por qué las comunidades de invertebrados de los pequeños arroyos de cabecera están dominadas por poblaciones de desmenuzadores y por qué las poblaciones de colectores y filtradores se va incrementando hacia aguas abajo. En otras palabras, intenta explicar el por qué de la distribución de los grupos funcionales de organismos en las aguas corrientes.

Según este concepto, los pastoreadores deberían ser relativamente más abundantes en los ríos de mediano tamaño, dado que las algas arraigadas son más comunes en esos tramos de río.

El continuo no es completamente constante en tiempo y espacio sino que muestra variaciones estacionales.

Han sido publicadas muchas excepciones a las generalizaciones realizadas en el concepto del continuo del río. Por otra parte, su aplicación a los grandes ríos con llanura de inundación está bajo activa discusión.

Lecturas para esta reunión

- Ø Vannotte, R. L.; G. W. Minshall; K. W. Cummins; J. R. Sedell; C. E. Cushing. 1980. The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 130-137

Grandes sistemas de río-llanura de inundación. El concepto del pulso de inundación.

Tanto en los desiertos como en las lluviosas selvas tropicales, la productividad de los grandes ríos no depende de la producción fotosintética local, ni del aporte de materia orgánica desde aguas arriba o el bosque periférico. En los grandes ríos la producción secundaria depende principalmente del crecimiento de las plantas superiores en la llanura de inundación.

La interacción dinámica entre el río y su llanura de inundación da origen al concepto de pulso de inundación en contraste con el concepto del continuo del río, el cual generalmente se aplica a los arroyos y ríos pequeños y medianos.

En los grandes ríos, la inundación es un evento predecible que ocurre anualmente, al cual adaptan sus estrategias de vida los organismos acuáticos y terrestres.

En un gran río, el hábitat del canal principal y de los canales secundarios tiene generalmente fuertes corrientes y el agua es turbia debido a las arcillas inorgánicas en suspensión. Por lo tanto, la producción primaria autóctona (dentro del río) es baja y está limitada por la luz, a pesar de que la oferta de fósforo y nitrógeno generalmente es alta. De esta manera, los grandes ríos dependen de los aportes alóctonos (externos al río) de carbono orgánico, principalmente a partir de las plantas acuáticas y terrestres de la planicie de inundación.

En los arroyos y ríos pequeños una entrada de hojas y hierbas de los hábitats terrestres aporta una gran cantidad de material orgánico. Sin embargo, cuando el río alcanza proporciones mayores el concepto del continuo del río predice que todo el alimento potencialmente utilizable (de origen alóctono) ya ha sido utilizado.

La zona de transición entre la tierra y el agua se mueve muy lentamente formando el hábitat litoral móvil, en el cual grandes cantidades de carbono orgánico se hacen temporalmente disponibles para la trama trófica basada en los detritos.

Lecturas para esta reunión

- Ø Junk, W. J.; Bayley, P. B. & R. E. Sparks. 1989. The floodpulse concept in river - floodplain systems. Proceedings of the International Large River Symposium. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 106: 110-127
- Ø Quirós, R. & J. C. Vidal. 2000. The cyclic behavior of potamodromous fishes in large rivers (Chapter 6). In I.G. Cowx (ed.) Management and Ecology of River Fisheries. Blackwell Science. New Fishing Books. Blackwell Ed., Oxford, UK . 456p.

Relación del hombre con los ecosistemas acuáticos

El impacto humano sobre los ecosistemas acuáticos.

- θ Wetzel, R. G.. 2001. Human impact on freshwater ecosystems. In Wetzel, R. G Limnology. 3rd edition. Academic Press. San Diego, CAL

Contaminación.

- θ Kalff, J. 2002. Contaminants. In Kalf, J. Limnology. Prentice - Hall. Upper Saddle River, NJ.

Acidificación.

- θ Horne, A. J. & C. R. Goldman. 1994. Human effects on global water chemistry: acid rain. In Horne, A. J. & C. R. Goldman. Limnology. 2nd edition. McGraw Hill. New York.

Eutrofización - Biomanipulación.

- θ Mallin, M. A. 2000. Impacts of industrial animal production on rivers and estuaries. Am. Sci. 88: 2-13
- θ Moss, B. 1998. Biomanipulation. In Moss, B. Shallow lakes biomanipulation and eutrophication. Scope newsletter. 29: 1-44
- θ Quirós, R., 2000. La eutrofización de las aguas continentales de Argentina (p:43-47). En A. Fernández (ed.) El Agua en Iberoamérica: Acuíferos, Lagos y Embalses. CYTED. Subprograma XVII. Aprovechamiento y Gestión de Recursos Hídricos. 147 p
- θ Quirós, R., J.J. Rosso, A. Rennella, A. Sosnovsky y M. Boveri. 2002. Análisis del estado trófico de las lagunas pampeanas. Interciencia 27: 584-591.

Uso y manejo sustentable de los ecosistemas acuáticos.

- θ Zabel, R. W.; C. J. Harvey; S. L. Katz; T. P. Good & P. S. Levin. 2003. Ecologically sustainable yield. American Scientist. 91:150-157
- θ Williams, J. E.; C. A. Wood & M. P. Dombeck. Understanding watershed-scale restoration. In Williams, J. E.; C. A. Wood & M. P. Dombeck (eds.) Watershed restoration: principles and practices. American Fisheries Society, Bethesda, MD.
- θ Moss, B. 1998. Freshwaters, the world and the future. In Moss, B. Ecology of fresh waters. 3rd edition. Blackwell Science. Oxford.