

INTERACCIONES DIRECTAS E INDIRECTAS

Las interfases tierra-agua puede ser definidas como comunidades metabólicamente activas, las cuales fluctúan en una dinámica interconectada de crecimiento y reproducción. En las últimas décadas se ha reconocido que las características geológicas, químicas y bióticas de la cuenca de drenaje tiene importantes consecuencias en los cuerpos de agua y humedales asociados. En este sentido Hynes (1975), visualizó los cursos de agua como parte de los valles y cuencas de drenaje asociados. Likens (1984) analizó las conexiones entre los ecosistemas terrestres y los acuáticos, y los efectos que tiene los disturbios en las cuencas sobre los ciclos biogeoquímicos y metabólicos de los sistemas acuáticos. A fines de los años 80 y durante los 90s se reconoció que la capacidad productiva y metabólica de la biota de los humedales tiene grandes efectos sobre el metabolismo de los ambientes acuáticos, y frecuentemente controlan los flujos biogeoquímicos y energéticos en los sistemas lóticos y lénticos.

HIDROFITAS-PERIFITON

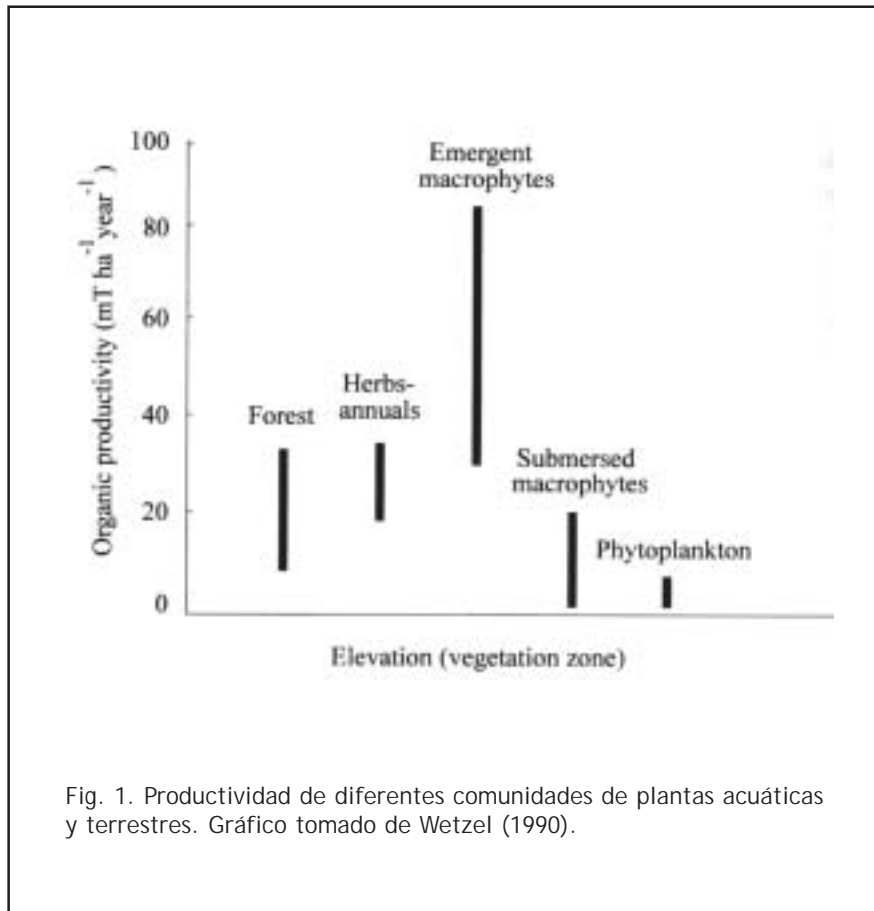
Una de las preguntas más relevantes es determinar si estas interfases funcionan como fuentes o retenedores de los materiales que se trasladan con la escorrentía superficial y sub-superficial. Si se examina el rol de las interfases desde el punto de vista de las plantas, la retención es ventajosa frente a las pérdidas de nutrientes aguas abajo. Además es ventajoso para las plantas la retención de materia orgánica ya que provoca un incremento de la zona litoral para la colonización y la expansión. Claramente estas interfases controlan selectivamente los compuestos orgánicos y nutrientes que se trasladan desde los sistemas terrestres a los acuáticos. La zona litoral produce una alteración selectiva y muy efectiva. Entender cómo y porque es lo importante, ya que el hombre en el futuro manejará estos componentes para controlar la productividad de la zona pelágica. Para ellos es necesario examinar las características vegetales y de las comunidades asociadas dentro de estas zonas.

Las hidrófitas de los humedales son predominantemente perennes. Tanto en zonas templadas como tropicales, las especies alternan entre estados activos y dormantes. En las regiones climáticas donde el crecimiento y la productividad de la comunidad aparece más o menos continua, existe una alta tasa de recambio entre las cohortes dentro de las poblaciones y especies. Esto tiene importantes consecuencias en la retención y en el reciclado de nutrientes en las plantas. La tesis sustentada por Wetzel (1990) establece que la mayoría de los nutrientes son retenidos en la zona litoral y son intensamente reciclados. La exportación dominante es materia orgánica disuelta de la descomposición de las hidrófitas.

Considerando todas las unidades metabólicas del gradiente de profundidad, las hidrófitas emergentes son las más productivas de todas las comunidades vegetales. A pesar que son los mayores exportadores de materia orgánica disuelta, los nutrientes limitantes son eficientemente retenidos y reutilizados. Además del activo crecimiento de las hidrófitas emergentes, las bacterias y en menor grado las algas asociadas a la materia orgánica disuelta y particulada, retienen y recirculan la mayoría del fósforo importado, tanto las formas inorgánicas como orgánicas. A efectos prácticos, todo el fósforo de las hidrófitas emergentes es asimilado de los sedimentos. En la maduración de las plantas previo a su senescencia, la mayoría del fósforo es trasladado a los órganos subterráneos. Además, cuando el follaje de las plantas perennes senece y colapsa en el sedimento, la mayoría del fósforo es retenido en la materia orgánica particulada y los microorganismos asociados.

Varias hidrófitas sumergidas sobreviven el invierno en una condición siempre verdes, cuando la temperatura es menor a 5-10 °C, el metabolismo basal continua a pesar que no se registra crecimiento en estos períodos. La mayoría de estas especies son clonales y generalmente presentan una gran biomasa en sus raíces y rizomas. Estas especies presentan importantes

comunidades de algas epífitas y bacterias. Estas se desarrollan más prolíficamente durante los períodos de otoño e invierno, y la evidencia indica que cantidades apreciables de compuestos orgánicos disueltos y nutrientes son liberados desde las plantas. El nuevo follaje se origina de los rizomas lo cual origina nuevas superficies para la fotosíntesis y la recolonización de la microfiora ubicada en los tejidos viejos. La microfiora funciona en la conservación de nutrientes a lo largo de las comunidades litorales y no permite pérdidas al agua circundante. El mantenimiento de una considerable porción de la biomasa en el invierno (por ej. *Ceratophyllum demersum* o *Potamogeton* spp.) es una condición ventajosa desde el punto de vista competitivo. En esta otra alternativa, muy poco de la carga de nutrientes adquirida por las macrófitas o por el perifiton es liberado, todas las funciones retienen y conservan los recursos en la región litoral.



Por muchos años la microfiora epifítica ha sido considerada como una curiosidad en limnología e ignorada del punto de vista cuantitativo. La presente evidencia indica que esta comunidad no solamente es la más productiva del sistema, sino que frecuentemente es el mayor regulador del flujo de nutrientes en estos cuerpos de agua. Esto se explica considerando varios factores. En primer lugar, la productividad de las algas epífitas es mucho mayor de lo que previamente se consideraba. Por ejemplo, la superficie anual promedio de hidrófitas sumergidas para la colonización de epífitas en el lago Lawrence es de 24 m² por m² de sustrato. A pesar que la zona litoral ocupa

sólo el 15% del área del lago, las algas epífitas contribuyen entre el 70 al 85% de la productividad primaria del lago. Parte de esta alta productividad se explica por su persistencia en la columna de agua durante todo el año. La biomasa epifítica y la productividad tiende a ser relativamente constante a través del año. En segundo lugar, la comunidad epifítica se encuentra expuesta a dos fuentes de nutrientes, desde el agua y desde los tejidos de las hidrófitas. Ciertas epífitas pueden obtener el 60% del fósforo desde las macrófitas. En tercer lugar existe un considerable reciclado de nutrientes y de gases. En este sentido se ha demostrado la liberación de oxígeno de las células de las hidrófitas hacia el perifiton. La mayoría del oxígeno es utilizado por las respiración del perifiton. Del mismo modo, el oxígeno de las epífitas es reciclado por las respiración microbiana perifítica. El dióxido de carbono producido por la respiración microbiana, la fotorespiración y la respiración de las hidrófitas es almacenada y rápidamente reciclada dentro de las lagunas internas de gas. Este es utilizado por las propias células vegetales y pueden difundir mediante gradiente de concentración hacia el perifiton y ser utilizado por la fotosíntesis de las algas. Además, es muy probable que exista una dinámica compleja de acoplamiento de compuestos orgánicos dentro de los componentes del perifiton, así como de

estos con las hidrófitas, como vitaminas sintetizadas por las bacterias que son utilizadas por las microalgas y las interacciones de los aleloquímicos. Recientes investigaciones han sugerido que los procesos metabólicos que naturalmente ocurren en comunidades fotoautotróficas de lagos pueden ser reguladas por nucleótidos cíclicos (cAMP) que son liberados extracelularmente al medio. La dinámica estacional del cAMP celular y cAMP disuelto han sido correlacionados *in situ* con las tasas de producción primaria fitoplanctónica, contenido de clorofila *a* y actividad de la fosfatasa alcalina.

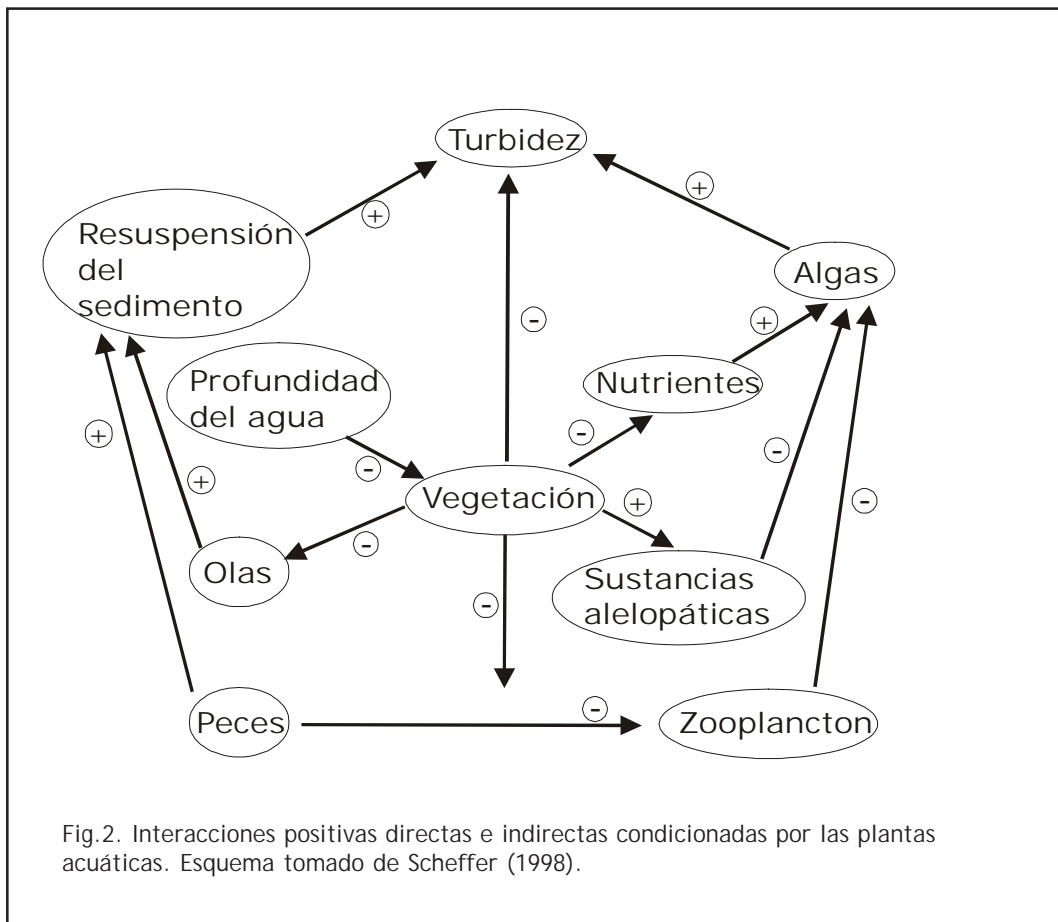
Recientes investigaciones han brindado mayor evidencia al acoplamiento entre las plantas superiores de las interfases y el metabolismo de los organismos pelágicos. Los estudios han examinado los efectos de los compuestos orgánicos disueltos liberados por los humedales en la eficacia de la actividad enzimática extracelular del fitoplancton y de las bacterias. La limitación por el fósforo invariablemente induce una importante actividad de la fosfatasa exoenzimática en las bacterias y las microalgas. Esta actividad de fosfatasa es tanto en la superficie de las célula como en la propia columna de agua. La liberación de grandes cantidades de compuestos orgánicos disueltos es regulado por los ciclos de producción, senescencia y otros factores ambientales. Los compuesto húmicos originados en este proceso se acopla con un conjunto de enzimas, principalmente fosfatasas del plancton, de las bacterias y algas fijas. Algunas de estas enzimas pueden ser acomplejadas por estos compuestos y quedar inactivas por períodos de tiempo considerable. Los cationes divalentes también se adsorben a los ácidos orgánicos. La concentración elevada de cationes puede reducir la reactividad de los ácidos orgánicos con las proteínas y las enzimas. Esta capacidad quelante de los ácidos húmicos juega un rol muy importante en los ciclos biogeoquímicos del cuerpo de agua.

HIDROFITAS-FITOPLANCTON

Las comunidades de plantas acuáticas compiten por luz y nutrientes con el fitoplancton, especialmente las formas flotantes (libres o fijas) y las sumergidas. Esta competencia es mediada por adaptaciones morfológicas o fisiológicas. En general la plantas acuáticas pueden cambiar fácilmente de formas, crecimiento lento y pequeñas, a morfologías más altas por el efecto de sombra del fitoplancton y en algunos casos por las algas epífitas. El hábito perenne de algunas poblaciones puede resultar en una gran ventaja adaptativa ya que parte de sus órganos fotosintéticos llegan hasta la superficie, evitando de este modo el efecto de sombra del fitoplancton. Un consumo lujurioso de nutrientes por parte de la vegetación acuática es una adaptación fisiológica que elimina parcial o totalmente los potencial competidores. Estos mecanismos se acoplan a los procesos de desnitrificación observado en los humedales. Adicionalmente, las plantas acuáticas disponen de la capacidad de síntesis y producción de aleloquímicos que presentan efectos tóxicos sobre formas microalgales o perifíticas.

El fitoplancton presentan un conjunto de ventajas adaptativas. Su mayor crecimiento en comparación con la vegetación acuática puede excluir el acceso a la luz de estas últimas. La incorporación de carbono y nutrientes puede ser más rápida en el fitoplancton que en las macrófitas acuáticas limitando su acceso a estos recursos.

El predominio de la macrófitas o el fitoplancton es la resultante de los mecanismos antes mencionados así como las interacciones directas o indirectas con otras comunidades. El refugio brindado por la vegetación litoral a los herbívoros (zooplancton) y a las poblaciones de peces, puede condicionar un aumento considerable de la presión de consumo sobre el fitoplancton (ver Fig. 2). Sin embargo, la resultante de esta interacción peces-zooplancton-plantas acuáticas sobre el fitoplancton depende no solamente de la cobertura vegetal sino también del balance entre peces planctívoros y piscívoros en el sistema y de sus características biológicas. Adicionalmente, los disturbios son generalmente los factores desencadenantes del traspaso del predominio de una comunidad de productores primaria a otra.



HIDROFITAS- HERBÍVOROS

En las comunidades ecológicas algunos procesos agregan material biológico y otros lo remueven, los primeros incluyen fotosíntesis, crecimiento y reproducción, los segundos incluyen fuego, descomposición y herbivoría. Los procesos que remueven biomasa son generalmente considerados disturbios, y pueden ser abióticos (inundaciones, fuego) o bióticos (herbivoría). En algunos aspectos los disturbios son similares, en otros muy diferentes, similares en que la biomasa se reduce temporalmente y la penetración de la luz aumenta, diferentes en que la herbivoría tiene el potencial de ser más selectiva que otros disturbios. En términos generales, la herbivoría de los grandes animales es insuficiente en la remoción de biomasa de las comunidades vegetales, en general una proporción importante de la biomasa se conduce directamente a la trama descomponedora, donde es procesada por pequeños invertebrados y micro-organismos. Esta generalización es aplicable desde las praderas áridas a las tropicales y los bañados salobres templados, sin embargo esto no se aplica al fitoplancton y ciertas comunidades de plantas sumergidas.

Los estudios indican que en los ambientes terrestres menos de un 10% de la biomasa es procesada por la vegetación. De acuerdo al porcentaje expresado es interesante establecer si la herbivoría tiene efecto en la biomasa, formas de vida, producción y diversidad. En la respuesta de esta pregunta pueden existir tres posibilidades de investigación:

- A) Comparativa y evolutiva: Las plantas poseen características que le brindan resistencia a la herbivoría (por ej. espinas, metabolitos secundarios).
- B) Empírica: Existe patrones de la importancia de la herbivoría cuando se analiza un amplio rango de ecosistemas?

C) Experimental: Si la densidad de los herbívoros es manipulada, las propiedades de las comunidades cambia?

Desafortunadamente, la mayoría de los estudios publicados de herbivoría en humedales no corresponde a ninguna de estas categorías, la mayoría proviene del análisis de la dieta de especies de valor comercial.

Las tramas tróficas pelágicas presentan claros mecanismos de control top-down por predadores, por lo menos en zonas templadas frías. Sin embargo, el predominio de los controles bottom-up o top-down son difíciles de establecer, particularmente en ambientes como los humedales donde la heterogeneidad de hábitat o la omnivoría dificultan el análisis. Oksanen y colaboradores en 1981 propusieron un análisis más complejo que la dicotomía bottom-up: top-down sobre la base de la existencia de tres tipos diferentes de sistemas de herbivoría. Este sistema depende de la productividad primaria del sitio y de los recursos disponibles del suelo para las plantas. De acuerdo con este modelo, la presión de herbivoría es más severa en ambientes relativamente poco productivos. Al mismo tiempo que la productividad primaria se incrementa, el impacto de los herbívoros se reduce debido a que el aumento de la abundancia de los herbívoros permite a los predadores establecerse, sobrevivir y regular las poblaciones de herbívoros. En sistemas muy productivos, la herbivoría vuelve a ser importante ya que permite la ocurrencia de predadores sobre predadores, disminuyendo la presión de regulación sobre los herbívoros.

Los consumidores de la vegetación acuática incluye macroinvertebrados, aves, peces y grandes mamíferos acuáticos o terrestres. En Africa, los búfalos y antílopes consumen directamente sobre los humedales en los períodos más secos, otras especies como los hipopótamos habitan permanentemente estos ambientes. Algunas de estas especies tiene la capacidad de controlar o remover totalmente la biomasa de plantas sumergidas como el caso de las carpas.

Estudios comparativos

El contenido de nitrógeno de la biomasa vegetal es el principal factor que determina el valor alimenticio de las plantas. En general el contenido de nitrógeno en las plantas acuáticas es menor al 5%. Las plantas emergentes, flotantes y sumergidas, así como las algas, tienen valores similares de nitrógeno que se ubican entre el 2 y 3%. Estos son valores muy bajos para el mantenimiento de los herbívoros. La ausencia de estructuras anti-herbivoría es una de las características más destacables de las gran mayoría de plantas acuáticas. Los metabolitos secundarios constituyen otra posibilidad de reducir la herbivoría, sin embargo la información disponible es extremadamente escasa hasta el momento. Esto puede deberse a la ausencia de metabolitos secundarios en la vegetación acuática o a la falta de interés en el estudio de esta vegetación.

Relaciones empíricas

Una de las propiedades fundamentales cuando se analiza la herbivoría es estimar la proporción de la productividad primaria que es consumida. Cyr & Pace en 1993 analizaron esta variable en un amplio rango de ambientes acuáticos y terrestres. Los productores primarios fueron el fitoplancton, el perifiton, macrófitas sumergidas y plantas terrestres. Estos resultados se exponen en la Fig. 3. Un hecho importante de esta figura es que la presión de herbivoría en las plantas acuáticas se parece más a la vegetación terrestre que al fitoplancton. La media de remoción de la productividad removida por los herbívoros en las macrófitas acuáticas es del 30%, comparada con el 79% de las algas y el 18% de las plantas terrestres.

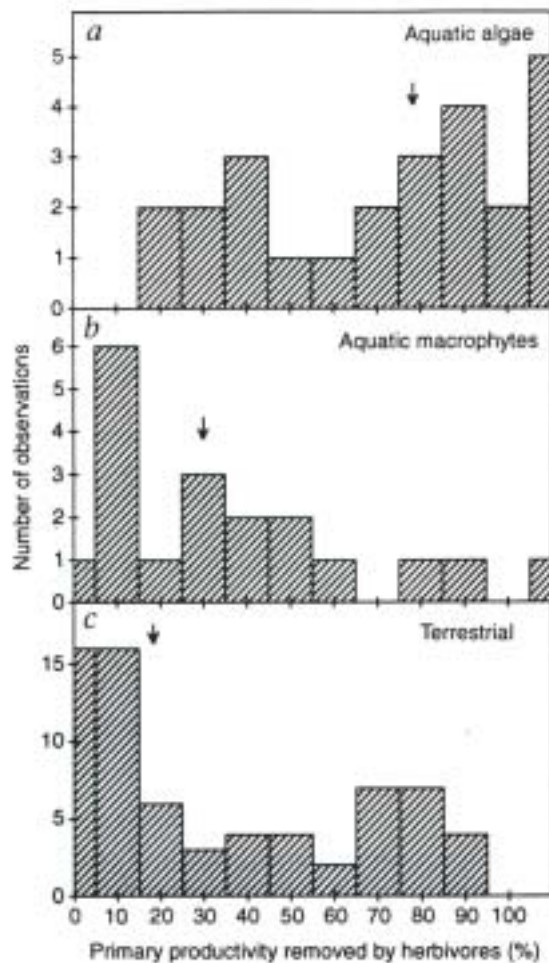


Fig. 3. Distribución de los porcentaje de producción primaria removida por herbívoros en diferentes comunidades de productores primarios. Gráficos tomados de Keddy (2000).

Si graficamos la tasa de remoción de biomasa de los herbívoros en función de la productividad primaria, es evidente que se remueve la misma proporción de productividad primaria en un amplio rango de fertilidad. En la parte superior de la Fig. 4 se puede observar que la tasa de consumo puede ser un orden de magnitud inferior en las macrofitas (triángulos) que en las microalgas (círculos). En el gráfico inferior se indica la relación entre la productividad primaria neta y la biomasa promedio de herbívoros. Los dos triángulos en la parte superior izquierda corresponde a plantas sumergidas donde la biomasa de herbívoros es extremadamente alta. Dejando de lado estos datos, la biomasa de los herbívoros aumenta significativamente con la productividad sin mayores diferencias entre los ambientes acuáticos y terrestres.

Experimentos de campo

En 1991 Lodge revisó 25 estudios de herbivoría en humedales, cubriendo ejemplo de invertebrados sobre plantas sumergidas, y mamíferos y aves sobre plantas emergentes. El impacto de la herbivoría fue estimado como la diferencia en biomasa entre cuadrante con exclusión y control. Los datos indican un rango de 0 a 100%, con valores promedio entre 30 a 60%. Este estudio indica que los herbívoros pueden tener un efecto sustancial sobre algunos tipos de vegetación.

A partir de la información analizada surge una dificultad de cómo compatibilizar la importancia de los humedales como fuente de alimento y la ausencia de mecanismos de defensa. Una posibilidad de resolver esta contradicción es que la interacción entre plantas-herbívoros en los humedales no responda a una predación, sino a un tipo de mutualismo. Las características de la vegetación parece atraer a la vegetación para dispersar sus frutos en lugar de invertir energía en la defensa del follaje, lo cual es consistente con el alto nivel de productividad observado en varios humedales. La disponibilidad de nutrientes y agua, la escasa inversión para capturar N y P por gramo de planta sugieren bajos costos cuando se reemplazan los daños.

CRECIMIENTO NO CONTROLADO

Una de las principales consecuencias del considerable crecimiento vegetativo de las hidrófitas es su condición de maleza de varias de sus especies. Desde 1850 uno de los principales intereses en relación a las plantas acuáticas ha sido el intento de erradicarlas en varios sitios. La lista de especies que se ha reconocido como malezas es en parte nativas o adventicias, y

este grupo incluye todas las formas de vida. Las plantas sumergidas generalmente presentan menos problemas, producen obstrucción de lagos, represas y canales de irrigación, pero muy raramente crea problemas permanentes de obstrucción. Los mayores problemas están causados por especies flotantes libres estoloníferas. Estas forman matas impenetrables que interfieren seriamente las actividades de navegación y de pesca. Muchas emergentes crean problemas por formar densos conglomerados en los márgenes de lagos y reservorios. Estas extensas colonias disminuyen la corriente y aceleran la deposición de sedimento, en algunos casos provocan inundación. Dentro de este grupo se destacan especies como *Alternanthera philoxeroides*, *Cyperus papyrus* y especies de *Phragmites*, *Sagittaria* y *Scirpus*.

Algunas especies han sido extensamente estudiadas en relación a este tema, como *Elodea canadensis*, *Egeria densa*. Las especies de hojas flotantes que crean problemas de este tipo son a modo de ejemplo *Hydrocleys nymphoides* y varias especies de *Nuphar* y *Nymphaea*.

Es evidente que los mayores inconvenientes se presentan en las flotantes libres, dentro de este grupo se destacan varias especies de *Lemna*, *Azolla filiculoides*, *Pistia stratiotes*, *Eichhornia crassipes* y *Salvinia auriculata*. Es importante destacar que dentro de este grupo las más peligrosas son las dos últimas nombradas. *Eichhornia crassipes* es una especie nativa de América del Sur, muy abundante en las cuencas del Amazonas, Orinoco y Paraná. Existen varias especies dentro del género y *E. diversifolia* se encuentra exclusivamente restringida al África. Esta especie fue introducida a fines del siglo pasado en Nueva Orleans, gracias a los obsequios de *E. crassipes* entregados por la delegación japonesa a la Exposición Mundial del algodón. En otros lugares y al igual que otras malezas acuáticas la introducción estuvo mediada por la actividad de los jardines botánicos. El primer problema con estas especies es la interferencia con la navegación, si bien no son totalmente impenetrables, dificultan el accionar de los elementos propulsores y en algunos casos le ocasionan serios problemas. En los sistemas de depuración de agua existe una importante interferencia en los sistemas de filtros al igual que en las represas. Estas especie impiden la germinación de cultivos de arroz. La disminución de la corriente de agua incrementa la sedimentación y los problemas de inundación. En muchos sistemas se requieren grandes esfuerzos económicos en actividades de dragado.

Además de los problemas mencionados, las matas flotantes reducen el intercambio gaseoso entre el agua y la atmósfera, al interferir la penetración de la luz previene el establecimiento de especies sumergidas. La disminución de la concentración de oxígeno puede ocasionar interferencias con las actividades de pesca. Las condiciones estancadas del agua favorecen el desarrollo de los mosquitos.

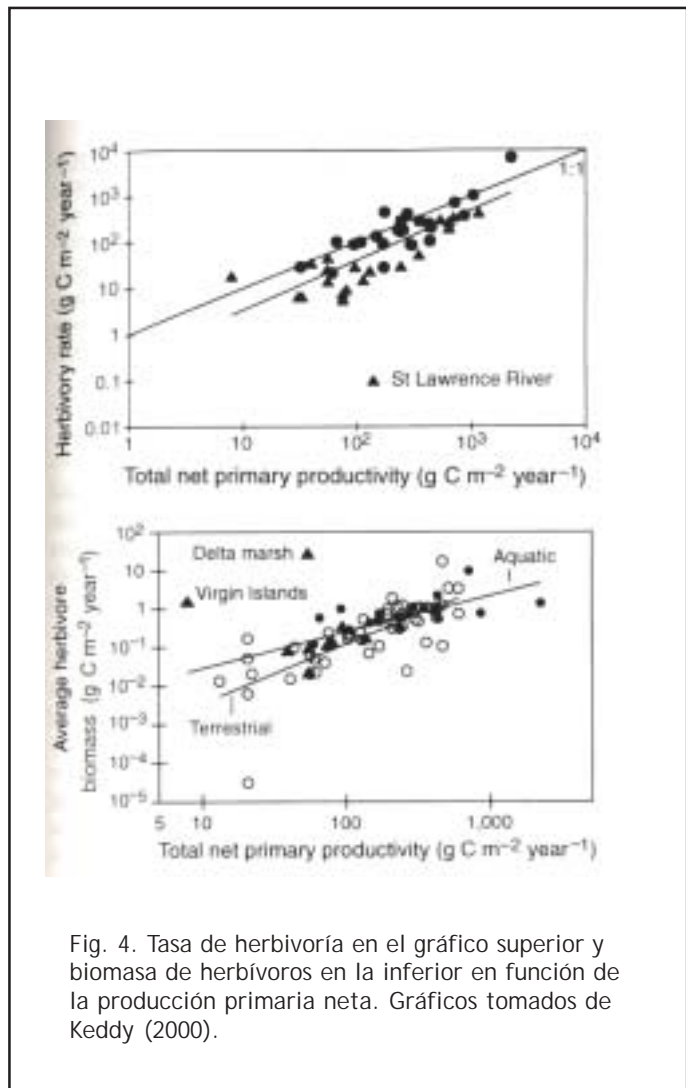


Fig. 4. Tasa de herbivoría en el gráfico superior y biomasa de herbívoros en la inferior en función de la producción primaria neta. Gráficos tomados de Keddy (2000).

Control

A pesar que el control pueden ser cuestionable dependiendo de la percepción del problema, es innegable que existe una necesidad contemporánea, en términos económicos y agrícolas, para el control de estas especies. El control de las malezas acuáticas presenta muchos problemas específicos. El método de control aplicado para una especie generalmente no es apropiado para el control de otra especie en el mismo lugar. Además, el extenso rango de hábitat de las malezas implica que un método efectivo de control en un ambiente puede no ser apto en otro tipo de sistema. El problema se hace más complejo por las diferentes profundidades en las cuales se pueden establecer algunas malezas. Existen cuatro maneras potenciales de control de las malezas acuáticas: control mecánico, químico y biológico.

La remoción efectiva mecánica es posible si la maleza se encuentra en un estado temprano de desarrollo. Su uso coordinado con otras actividades como la quema del follaje emergente y la aplicación de herbicidas es frecuentemente más efectivo que la práctica de un único método. El secado total de algunos lagos puede ser incluido dentro de este grupo de prácticas.

Existen numerosos inconvenientes en relación a los métodos mecánicos. En primer lugar siempre existe el riesgo de una cobertura incompleta del área tratada, si quedan partes de rizomas u otras estructuras vegetativas puede reiniciarse el proceso de colonización de la especie. Este reestablecimiento también se puede originar de semillas que escapan a la cosecha mecánica. En este contexto otras de las desventajas de este método es la necesidad de su aplicación repetitiva en el tiempo. Existe el riesgo de un gran disturbio del medio acuático ya que siempre se pone en suspensión grandes cantidades de sedimento. Por último son de gran costo, sin embargo en muchas poblaciones parece ser el método más conveniente.

Recientemente se ha realizado un gran progreso en el control de las malezas acuáticas con varios herbicidas orgánicos e inorgánicos. El control por herbicidas necesita de una selección apropiada del herbicida. En la elección hay que tener en cuenta la morfología, la fisiología, la naturaleza de la planta y el uso del hábitat. La toxicidad de numerosos herbicidas necesita de precauciones para su uso en el hábitat acuático. Los herbicidas no pueden ser usados a menos que se conozca su toxicidad sobre los demás organismos y persistencia. En general los herbicidas son selectivos y si en el medio hay varias especies al controlar una se favorece la proliferación de las otras.

El control biológico ha sido desarrollado a partir de fines de 1960. Los agentes biológicos son de dos tipos: agentes selectivos y organismos polívoros. Los agentes selectivos tienen el mismo efecto de los herbicidas específicos, algunas especies decrecen y otras toman su lugar.

LECTURAS RECOMENDADAS

Jeppesen, E., Ma. Sondergaard, Mo. Sondergaard & K. Christoffersen. 1998. The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Springer-Verlag. New York.

Keddy, P. 2000. Wetland Ecology. Principles and conservation. Cambridge University Press. Cambridge.

Moss, B. 1990. Engineering and biological approaches to the restoration from eutrophication of shallow lakes in which aquatic plant communities are important components. *Hydrobiologia* 200/201:367-377.

Moss, B., J. Madgwick & G. Phillips. 1996. A guide to the restoration of nutrient-enriched shallow lakes. Environmental Agency (CE). UK.

Scheffer, M. 1998. Ecology of shallow lakes. Kluwer Academic Publisher. Dordrecht.

Wetzel, R. 1990. Land-water interfaces: Metabolic and limnological regulators. Verh. Internat. Verein. Limnol. 24:6-24.