
LA PRODUCCIÓN PRIMARIA EN AGUAS ATHALASOHALINAS

NOTA CIENTIFICA

J. ALCOCER* E. ESCOBAR**

*Laboratorio de Ecología Acuática, Proyecto de Conservación y Mejoramiento del Ambiente, UIICSE, ENEP-Iztacala, UNAM. Av. de los Barrios s/n, Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla 54090, Estado de México, México.

**Laboratorio de Ecología del Bentos, ICMYL, UNAM. Apartado Postal 70-305, México 04510, D.F., México.

RESUMEN

Las aguas athalasohalinas se cuentan entre los ecosistemas más productivos a nivel mundial. Localizados principalmente en cuencas endorréicas de regiones áridas, son más comunes de lo que la gente cree. En el presente trabajo se muestran los valores de producción primaria determinados en ellas, los organismos responsables de ésta, así como los factores que determinan y regular (limitan) esta elevada productividad inusitada de las aguas continentales. Por último, se presentan como un sitio "idóneo" para llevar a cabo estudios ecológicos holísticos.

PALABRAS CLAVE: Lagos salinos, lagos athalasohalinos, productividad primaria, nutrimentos, factores limitantes, estudios ecológicos holísticos (*in toto*).

ABSTRACT

Athalassohaline waters are among the most productive ecosystems in the world. Mostly located in endorheic basins of arid regions, they are more common and widespread than people know. The present paper provides primary productivity values measured in these waters, the organisms responsible of this primary production and the regulating factors involved in this high productivity that is non-usual of inland waters. Finally, athalassohaline waters are shown as an "ideal" place to carry on holistic ecological studies.

INTRODUCCIÓN

La biosfera se organiza alrededor del eje vertical luz-gravedad. Esta organización está basada en la entrada de energía electromagnética en la parte superior y la acumulación de materiales en la porción inferior (Margalef, 1983). En los ecosistemas terrestres el transporte horizontal es limitado en comparación con los acuáticos. En estos últimos, es el transporte horizontal, asimismo, lo que diferencia a un estadio oligotrófico —poco productivo— (transporte nulo o simétrico, pero siempre superior al terrestre), de uno eutrófico muy productivo (transporte asimétrico litoral-limnético). Estos factores, junto con la disponibilidad de nutrimentos, son, en primera instancia, los que regular la producción en un ambiente acuático (Vilaclara, 1989).

Mundialmente, los ecosistemas más productivos son los bosques tropicales lluviosos (tropical rainforests) y los bosques tropicales estacionales (tropical seasonal forests), en el ambiente terrestre, mientras que los arrecifes coralinos y las camas de algas (algal beds), así como las surgencias (upwellings), lo son en el oceánico (Begon, *et al.*, 1986).

Resulta interesante el hecho de que muy pocas gentes reconocen que los lagos salinos, en especial los lagos soda tropicales (tropical soda lakes), se cuentan entre los ecosistemas más productivos del mundo, como ha sido establecido para los lagos soda africanos por Cole (1979), Hammer (1981), Likens (1975 en Melack, 1981), Melack (1988) y Njuguna (1988), entre muchos otros.

En el presente trabajo se analizan los productores primarios de las aguas athalasohalinas, las tasas de producción primaria alcanzadas en éstas, así como los factores que regular dicha producción. Se define lo que se entiende por "aguas athalasohalinas" y se pone de manifiesto la importancia de realizar estudios ecológicos globales en este medio.

AGUAS ATHALASOHALINAS

En las áreas continentales se presentan cuatro tipos diferentes de cuencas de drenaje: las exorréicas, en donde hay afluentes y efluentes al sistema; las arréicas, en las cuales casi no existe precipitación pluvial y no hay,

prácticamente, un sistema de drenaje superficial; las endorréicas sólo presentan afluentes y son sitio de acumulación final del drenaje; y, por último, las criptorréicas con un sistema de drenaje subterráneo (Bayly y Williams, 1973).

Es principalmente en las cuencas endorréicas y, en mucho menor grado en las arréicas, en donde, por la evaporación de las aguas, se forman los depósitos acuáticos salinos en el interior de los continentes. Estos, a diferencia de lo que la mayoría de la gente cree, son más numerosos y se encuentran distribuidos ampliamente, sobre todo en las cuencas endorréicas de las regiones áridas (Williams, 1989).

El agua pluvial disuelve gran cantidad de sustancias químicas conforme pasa a través de la atmósfera, y, más aún, se adicionan conforme el agua deslava las rocas de la corteza terrestre y percola en el subsuelo hasta que, finalmente, llega a los lagos por conducto de los ríos. Si el clima lo permite, el agua acumulada se va perdiendo por evapo-transpiración mientras que las sales se acumulan en el agua remanente, incrementando su concentración (Burgis y Morris, 1987). Es así como se forman la mayoría de las aguas salinas interiores (epicontinentales), aunque también contribuye el proceso de congelación del agua que excluye las sales del hielo, permitiendo su concentración en el agua que aún no pasa al estado sólido. Es por esto último, que se encuentran aguas salinas interiores en latitudes altas, por ejemplo en la Antártida.

El término "aguas interiores" se ha empleado, esencialmente, con la connotación de lejanía del mar, a pesar de que existen un gran número de cuerpos acuáticos no marinos cercanos a la costa. Para eliminar dicho significado, Bayly (1967 en Bayly, 1991) propuso la denominación de "athalásico" (del Griego *a*, no; *thalassa*, mar) para incluir aquellas "aguas asociadas al continente, irrespectivamente de su salinidad o posición relativa a la línea de costa, que nunca han estado unidas al mar durante tiempos geológicos recientes", en contraposición de las aguas marinas o "thalásicas".

El "agua dulce" presenta un contenido salino de 0.2 gL^{-1} inferior, mientras que el "agua marina" contiene un promedio de 34 gL^{-1} . Entre ambos valores se encuentran las denominadas "aguas salobres", clasificadas de acuerdo a Margalef (1983) en oligohalinas (0.1 a $1-2 \text{ gCl.l}^{-1}$) esohalinas ($1-2$ a 10 gCl.l^{-1}) y polihalinas ($10-17 \text{ gCl.l}^{-1}$), considerando que $S^{0/00} = 2 \text{ Cl}^{0/00}$.

Mucha confusión ha surgido, asimismo, del término "salobre", sobre todo en lo referente a las aguas athalásicas, por lo cual el mismo Bayly (1969) y Williams (1972), entre otros científicos que han trabajado mucho en este tipo de ambientes, han propuesto que esta denominación sea aplicada exclusivamente a las mezclas de agua marina con dulce o agua marina diluida.

Originalmente Bond (1935 en Hutchinson, 1957), acuñó el término de aguas "athalasoalinas" para describir "lagos salinos ricos en aniones (exceptuando el Cl) y frecuentemente en cationes (exceptuando el Na⁺)". Con posterioridad, Bayly (1967 en Bayly, 1991) retomó el término modificando la connotación concerniente a las proporciones iónicas por la de "aguas no marinas con un contenido apreciable de sales, no contiguas actualmente con el ambiente marino o que se hayan secado totalmente antes de reiniciar su inundación posterior".

Es, de acuerdo a lo anterior, cuando surge el problema de la delimitación del contenido de sales de las aguas athalasoalinas, por lo que cabe mencionar a Beadle (1969), quien expresó que "el establecer un límite de salinidad a las aguas dulces es un proceso muy arbitrario". Pese a ello, este mismo autor propuso una concentración limítrofe de 5 gL^{-1} ; sin embargo, Williams (1964) lo establece a los 3 gL^{-1} . Por su parte, Hammer *et al.* (1990) proponen una subdivisión de las aguas athalasoalinas en hiposalinas ($3-20 \text{ gL}^{-1}$), mesohalinas ($20-50 \text{ gL}^{-1}$) e hipersalinas ($> 50 \text{ gL}^{-1}$).

LOS PRODUCTORES PRIMARIOS DE LAS AGUAS ATHALASOHALINAS

Los productores primarios de las aguas athalasoalinas están representados por algas planctónicas y perifíticas principalmente. Por sus características de salinidad, existen pocas especies que se desarrollan exitosamente en estas aguas, entre las cuales se pueden citar a *Dunaliella*, *Chaetoceros*, *Spirulina*, *Nodularia* y *Anabaena* como los géneros más característicos.

Debido a que la mayoría de las aguas athalasoalinas son someras, la contribución del perifiton a la producción primaria puede llegar a ser superior que en los lagos dulceacuícolas, como es el caso del Lago Borax (Wetzel, 1964) en el cual contribuye con el 70% del carbono total fijado fotosintéticamente. Asimismo, el nanoplancton puede

llegar a fijar aún más carbono que el fitoplancton, como determinaron Mason y Hubbie (1967) en algunos lagos salinos antárticos.

La contribución por bacterias fotosintéticas puede ser también considerable, sin embargo, no ha sido establecida con certeza. Por último, otras fuentes de aporte a la productividad son algunas macrofitas halófitas y el proceso de transporte de carbono por el viento o anemotrófico como lo designara Hutchinson (1937). Todo lo anterior en Williams (1972).

Las macrofitas suelen ser reducidas en número o estar ausentes en los lagos athalasoalinos (Williams, 1981a). El desarrollo de las macrofitas en los lagos salinos se ve controlado por la salinidad de sus aguas, a pesar de que la mayoría de ellos son someros y ricos en nutrientes, especialmente en fósforo, como lo demuestran en su estudio sobre la vegetación macrofítica de los lagos salinos canadienses, Hammer y Heseltine (1988). Los autores citados encontraron que la riqueza específica de las macrofitas vasculares presenta una relación inversa con la salinidad.

Solamente tres especies de macrofitas enraizadas sumergidas toleran ambientes hipersalinos: *Potamogeton pectinatus*, *Ruppia maritima* y *R. occidentalis*. Las macrofitas enraizadas emergentes *Scirpus maritimus* var. *paludosus*, *S. americanus*, *Distichlis stricta*, *D. spicata*, *Puccinellia nuttalliana* y *Triglochin maritima* son comunes en intervalos de salinidad que alcanzan la hipersalinidad.

Las especies anteriores de macrofitas hipersalinas se encuentran en todo el intervalo de salinidades, incluso por debajo de 3 g.L^{-1} . Evidentemente, un gran número de especies de macrofitas acuáticas se encuentra en salinidades por debajo de 5 g.L^{-1} .

La limitante del desarrollo de las macrofitas es, esencialmente, la concentración iónica total y, en menor magnitud, la luz, la temperatura, la profundidad, la presencia de la quimioclina, la competencia (desplazamiento) por otros vegetales (p.e. carofitas) y la textura sedimentaria que, al parecer, no es un parámetro determinante en el establecimiento de éstas (Hammer y Heseltine, 1988).

TASAS DE PRODUCCIÓN PRIMARIA EN AGUAS ATHALASOHALINAS

Los valores de producción primaria determinados en la mayoría de los lagos athalasoalinos reflejan que el fenómeno de eutrofización en ellos es sumamente acentuado, alcanzando cifras que no se han detectado en lagos dulceacuícolas.

Hammer (1981), provee una excelente revisión sobre la productividad primaria en lagos athalasoalinos, de la cual se obtuvieron los valores que a continuación se presentan.

La tasa volumétrica máxima de asimilación de carbono por hora de *Spirulina platensis* en el Lago Aranguadi, Etiopía, fue estimada por Talling *et al.* (1973) en $10,000 \text{ mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$ y representa el valor más alto registrado para cualquier sistema acuático.

Valores igualmente elevados se han determinado en el mismo tipo de lagos. La tasa volumétrica diaria de asimilación de carbono para el Red Rock Tarn, Australia, es de $58,160 \text{ mgC.m}^{-3}.\text{d}^{-1}$. En el mismo lago, la tasa de asimilación de carbono por área y por hora fue determinada en $1,740 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$, así como la tasa de asimilación de carbono por área por día en $17,531 \text{ mgC.m}^{-3}.\text{d}^{-1}$. Esta última registró un valor más elevado en el Lago Aranguadi con $19,000 \text{ mgC.m}^{-3}.\text{d}^{-1}$.

La tasa de asimilación de carbono por área y por año en el Lago Mariut, Egipto, alcanza los $2,601 \text{ gC.m}^{-2}.\text{año}^{-1}$, mientras que las concentraciones de clorofila "a" para los lagos Aranguadi y el Red Tarn son de 2,170 y 96.4 mg.m^{-3} , respectivamente.

Con estos valores de producción, los lagos athalasoalinos se ubican entre los estadios de la mesotrofia ($25\text{-}75 \text{ gC.m}^{-2}.\text{año}^{-1}$) —los menos— y la eutrofia —los más—. Un claro ejemplo del primer tipo de lagos lo reportan Hall y Northcote (1990), con valores de producción fitoplanctónica de 54.8 a $226.8 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ que, sumados a los de las bacterias fotosintéticas del azufre (29.3 a $314.4 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$), ubican al lago meromítico de Mahoney, Canadá, como oligo-mesotrófico.

Aunque las densidades algales y las tasas de fijación de carbono por algas y cianofíceas varían ampliamente en lagos athalasoalinos (1-1,000 mg clorofila "a".m⁻³ y 25-17,500 mgC.m⁻².d⁻¹ en lagos australianos o hasta 41,300 mgC.m⁻².d⁻¹ en el Soap Lake, Washington), las tasas de producción son muy superiores a las encontradas en lagos eutróficos dulceacuícolas donde se ha determinado un máximo de 10,000-13,000 mgC.m⁻².d⁻¹ (Williams, 1972).

En general, como ya se mencionó con anterioridad, los lagos soda africanos son reconocidos entre los ecosistemas más productivos del mundo. Los trabajos de Talling *et al.* (1973) en el Lago Aranguadi, y de Melack y Kilham (1974) en el Lago Nakuro, Kenia, han demostrado elevadas productividades primarias del orden de 30 y 36gO₂.m⁻².h⁻¹, respectivamente (todos en Melack, 1981).

REGULACIÓN DE LA PRODUCCIÓN PRIMARIA EN AGUAS ATHALASOHALINAS

Los parámetros que influyen en la producción de los lagos salinos son la conductividad (como expresión de la salinidad), el pH, el fósforo (como ortofosfatos), el nitrógeno (como nitratos), los silicatos, la alcalinidad, la temperatura y la transparencia (Hammer, 1981), mismos parámetros que la limitan en el ambiente dulceacuícola excepto la salinidad (Alcocer *et al.*, 1988). Jellison y Melack (1988), encontraron que la herbivoría y la estabilidad de la columna acuática pueden ser, asimismo, limitantes de la producción.

Es evidente que la composición iónica de las aguas determina, en gran medida, el proceso de eutrofización. De hecho, uno de los mecanismos reguladores —que minimizan— de los efectos que la eutrofización como elemento tensionante (estresante) *sensu* Margalef (1983) ejerce en un ecosistema acuático, es la composición química básica de las aguas.

De hecho, la velocidad del proceso de eutrofización, seguida de la introducción de fosfatos es, algunas veces, mayor en los lagos de agua suave con poco calcio, que en los de aguas duras ricos en calcio (Cole, 1979). Esto es debido a que, como observaron Murphy *et al.* (1983 en Hall y Northcote, 1990), el fósforo puede ser absorbido durante la precipitación del carbonato de calcio en aguas duras.

Como consecuencia de lo anterior, el fósforo puede ser limitante en las aguas duras ya que el hierro se torna insoluble y precipita acompañado con el fósforo, como sucede en el Lago Mahoney, Canadá (Hall y Northcote, 1990). En el Lago Sonachi, Kenia, el fósforo también es el nutriente limitante (Njuguna, 1988), aunque en otros lagos lo puede ser el nitrógeno, p.e. en el Gran Lago Salado de Utah (Post, 1977 en Post y Stube, 1988).

En su estudio de lagos athalasoalinos australianos, Williams (1981b) encontró que las concentraciones de fósforo como ortofosfatos, variaban de 0.03 a 8.87 mg.P.l⁻¹, salvo en el Lago Werowrap con 15.7-27.2 mgP.l⁻¹, que son concentraciones más elevadas que en la mayoría de las aguas dulces, pero muy por debajo de la máxima detectada por Cole *et al.* (1967 en Williams, 1981b) para un lago salino de Arizona con 150 mgP.l⁻¹. El nitrógeno como nitratos para los mismos lagos australianos fue, asimismo, elevado con 0.02-1.0 mgN.l⁻¹, pero también muy por debajo de lo encontrado por Hussainy (1969 en Williams, 1981b) en 150.03 mgN.l⁻¹.

Jakher *et al.* (1990), encontraron que la concentración de ortofosfatos en los lagos Sambhar y Didwana mostraba una tendencia ascendente conforme la salinidad aumentaba, sin embargo, hubo un punto en que las poblaciones fitoplanctónicas decrecieron debido, posiblemente, a la elevada salinidad.

Si se compara el número de especies de organismos en aguas athalasoalinas con las marinas o dulceacuícolas, se observa que las primeras son muy reducidas en número. A pesar de ello, la productividad de los organismos adaptados a este tipo de agua suele ser excesivamente alta (Wetzel, 1975). Inclusive, se han registrado tasas de producción primaria y secundaria extremadamente altas en aguas de desierto concentradas (Cole, 1979; Hammer, 1981).

Sin embargo, si la concentración salina de las aguas es súbitamente elevada, se presentan una serie de cambios como los ejemplificados por el Lago Elmenteita. Con un cambio de salinidad de 19.1 a 27 μhos.cm, las poblaciones fitoplanctónicas dominantes de *Spirulina platensis*, *S. laxissima* y *Anabaenopsis arnoldii* disminuyeron en abundancia de salinidad, así como la concentración de clorofila "a" (de 310 a 16 mg.m⁻³) y la tasa fotosintética (de 4,670 a 410 mgO₂.m⁻¹ y de 1,130 a 240 mgO₂.m⁻².h⁻¹).

Asociada a la disminución fitoplanctónica, la transparencia aumentó de 12 a 90 cm y, con ello, la producción de las algas bentónicas de 195 a 690 $\text{mgO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. Al incrementarse estas últimas, se eliminaron los frecuentes periodos de anoxia en el fondo del lago y el reciclamiento de nutrientes disminuyó volviéndose limitantes. Aunado a esto, con la disminución de la cianofícea fijadora de nitrógeno *A. arnoldii* disminuyó, asimismo, la entrada de nitrógeno al sistema (Melack, 1988).

Stephens (1990), sugiere que cambios en la salinidad pueden favorecer a una especie sobre otra, como sucedió en el Gran Lago Salado de Utah en donde dominó *Nodularia spumigena* sobre *Dunaliella viridis*.

Jakher et al. (1990), afirman que conforme aumenta la salinidad se previene el crecimiento "sano" del fitoplancton lo cual repercute en una disminución de la actividad fotosintética y un aumento en el consumo de oxígeno por descomposición del material orgánico producido; así, "el contenido total de clorofila y la producción acuática presentan una relación inversa con la salinidad.

Si bien es cierta la afirmación de Jakher y colaboradores (1990) con relación al oxígeno disuelto, hay que recordar que se han registrado tasas de producción fitoplanctónicas muy elevadas en lagos athalasoalinos, inclusive por encima de las de los lagos dulceacuícolas eutróficos (Williams, 1972).

La salinidad parece limitar, de alguna manera, la producción fitoplanctónica, como se deduce del hecho de que a pesar de que en el Lago Pirámide (Nevada) se presenta anualmente un florecimiento de la cianofícea *Nodularia spumigena*, los florecimientos más importantes se asociaron a mayores influjos de agua dulce que redujeron la salinidad del mixolimnion del lago (Galas et al., 1990).

Algunas de las poblaciones de cianofíceas más grandes de los lagos athalasoalinos se presentan en los lagos toda (Na_2CO_3), sin embargo, se sospecha que el sodio ha tenido un papel menor en la eutrofización, ya que ni las salternas (NaCl) ni las aguas sódico-sulfatadas (Na_2SO_4), presentan tales florecimientos, por lo cual —al parecer— el sodio *per se* no es el agente causal. Probablemente el elevado pH y los carbonatos de los lagos soda sean la clave de los florecimientos, según sugiere Cole (1979).

Este hecho puede ser sustentado por las grandes concentraciones de las cianofíceas *Spirulina* y *Anabaenopsis* que se presentan en los lagos del Valle de la Fractura de Oriental, el Turkana entre otros, con 70-280 mg de clorofila "a" $\cdot \text{m}^{-2}$ y una producción de 1,980 $\text{gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{año}^{-1}$. Estos lagos son someros y básicos, con un pH que alcanza un valor de 11, en donde una gran proporción del calcio se ha precipitado a dichas alcalinidades, lo cual permite que grandes concentraciones de fósforo permanezcan en disolución (Margalef, 1983).

Cuando el calcio precipita puede, asimismo, promover la distrofia (elevada alotrofia y baja autotrofia), decreciendo la tasa a la cual las sustancias orgánicas son precipitadas, mineralizadas y recicladas a los productores primarios (Cole, 1979).

En el lago hiposalino (5 gL^{-1}) Pirámide, en Nevada, existen grandes concentraciones de fósforo disuelto, lo que determina que el elemento limitante sea el nitrógeno. En este caso, las cianofíceas con heterocistes fijadoras de nitrógeno, como *Nodularia spumigena*, se encuentran en elevadas cantidades (27-72 mg clorofila "a" $\cdot \text{m}^{-3}$) por su ventaja adaptativa (Galas et al., 1990). Sin embargo, no siempre las cianofíceas fijadoras de nitrógeno son dominantes en sistemas en donde el factor limitante es el nitrógeno, como lo discuten ampliamente Zevenboom y Mur (1980), debido al elevado costo energético que representan el mantenimiento y funcionamiento de los heterocistes.

Otro parámetro que debe ser considerado como posible limitante de la producción primaria es el azufre. Se sospecha que las deficiencias de azufre pueden inhibir el crecimiento algal, disminuyendo la síntesis de clorofila (Cole, 1979). Sin embargo, la concentración de los sulfatos normalmente es superior a la requerida para llevar a cabo la producción primaria, por lo que no hay datos concluyentes de que el azufre pueda llegar a ser limitante de la productividad.

La concentración de los carbonatos es otro factor que puede ser importante para la producción de lagos athalasoalinos, ya que éstos pueden limitar el crecimiento algal por la ausencia de dióxido de carbono libre (Hammer et al., 1983 en Jakher et al., 1990).

En lagos athalasoalinos, las concentraciones de nutrientes, principalmente nitrógeno, fósforo y sílice, varían

ampliamente. El fósforo varía de acuerdo a los afluentes y a las transformaciones biogénicas y abiogénicas pero, generalmente es elevado. El nitrógeno es controlado bioquímicamente, por las lluvias y la fijación de nitrógeno atmosférico y, normalmente, se encuentra en bajas concentraciones como nitratos. Por último, el sílice, que se encuentra por encima del promedio mundial, varía por su gran movilidad en suelos tropicales y lavas volcánicas porosas, la entrada de agua subterránea y la disolución de silicatos en lagos salinos de elevada alcalinidad y pH (Williams, 1972).

De acuerdo a Wood y Talling (1988), las relaciones entre la salinidad y los nutrientes en los lagos athalasoalinos, que son las que determinan en gran medida la producción primaria, pueden establecerse de la siguiente manera. La salinidad está fuertemente correlacionada en forma positiva con el carbono inorgánico total, moderadamente correlacionada en forma positiva con el fósforo, débilmente correlacionados positivamente con el sílice y, con el nitrógeno, es probablemente inexistente.

En los lagos athalasoalinos meromícticos con quimioclina acusada, los nutrientes, en algunos casos, en lugar de ir al fondo y "perdersse, quedan atrapados en la zona eufótica del mixolimnion en donde son puestos en recirculación rápidamente por las bacterias, incrementando la producción primaria por la tasa elevada de reciclamiento (Culver y Brunskill, 1969 en Hall y Northcote, 1990).

Una situación contraria se presenta en el Lago Sonachi, Kenia, con una producción moderada en comparación con otros lagos africanos. El monimolimnion presenta elevadas concentraciones de ortofosfatos y nitrógeno amoniacal (medio anaerobio), mientras que en el mixolimnion el fósforo constituye el elemento limitante para el desarrollo adecuado de *Synechococcus bacillaris* y *Spirulina platensis* (Njuguna, 1988).

En los lagos athalasoalinos holomícticos, los nutrientes llegan al sedimento. La salinidad favorece la liberación de los ortofosfatos de éste y, conjugado con una mayor concentración de sodio en el medio, las algas lo consumen en mayor cantidad (Clavero *et al.*, 1990) aumentando la producción primaria.

En el agua intersticial de los sedimentos del Mar Muerto, Nissenbaum *et al.* (1990) encontraron que el nitrógeno en forma amoniacal estaba diez veces más concentrado que en la columna acuática y los ortofosfatos de cuatro a ocho veces más. Estos nutrientes intersticiales, bajo condiciones de precipitación de sulfatos y carbonatos (enriquecimiento relativo del agua en cloruros), eran liberados al medio estimulando la producción primaria.

CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LAGOS ATHALASOHALINOS PRODUCTIVOS

En general, los lagos athalasoalinos más productivos tienden a incluir un amplio espectro de salinidades (de 3 a más de 10 mS.cm⁻¹), aunque la mayoría de ellos se encuentran entre 3 y 50 m S.cm⁻¹, tienden a un pH elevado (9-10.5); son de elevada alcalinidad (bien amortiguados de pH estable), con elevada concentración de ortofosfatos y reducida de nitratos; con silicatos variables; de elevada temperatura (aunque al elevarse la temperatura se eleva la salinidad y disminuye la producción) y elevada transparencia (sin embargo, la elevada producción reduce la transparencia).

Las cianofíceas tienden a ser características de estos ambientes, especialmente las fijadoras de nitrógeno. En verano las limitantes del desarrollo de la producción pueden ser el agotamiento de nutriente o el "efecto de sombra" por las mismas algas (Hammer, 1981; Wood y Talling, 1988).

A partir de estas observaciones, parece ser que el proceso de eutrofización de los lagos salinos, a un nivel simplista, es producto de la interacción entre dos parámetros: la disponibilidad de fósforo que tiende a aumentar la producción y la salinidad que, según Jakher *et al.* (1990), tiende a disminuirla. Sin embargo, puede ser que no sea la concentración salina la determinante, sino más bien la composición iónica (Cole, 1979), o bien otros factores bióticos y/o abióticos que son, los que en pequeños intervalos de salinidad (pequeña escala), parecen determinar la riqueza específica y el taxón dominante en ese medio (Williams *et al.*, 1990) y, por lo tanto, su productividad.

Para llevar a cabo un estudio de la producción primaria o, mejor aún, del funcionamiento de un ecosistema como un todo (*in toto*), Williams (1981a) establece las ventajas que representan para ello los lagos athalasoalinos.

Para el limnólogo las principales dificultades para estudiar un ecosistema acuático epicontinental son la gran diversidad específica, la heterogeneidad del hábitat, la falta de delimitación del cuerpo acuático y la complejidad de las relaciones tróficas en él (Williams, 1972).

Todas estas dificultades son minimizadas en los lagos athalasoalinos en los cuales la diversidad específica es mucho menor por su contenido en sales. Por su someridad, el viento permite una mezcla constante que,

conjuntamente con la ausencia o reducida presencia de macrofitas, permiten una homogeneización física, química y biológicamente del hábitat, sin estratificación vertical ni horizontal. Su ubicación en cuencas endorréicas les caracteriza como sistemas discretos (definidos, delimitados, terminales) lo que permite considerarlos como "cerrados". Por lo anterior, las relaciones trofo-dinámicas están altamente simplificadas.

En su máxima expresión comunidades simplificadas con organismos altamente especializados (De Deckker, 1983 en Baltanás *et al.*, 1990) la biota de un lago athalásico hipersalino puede estar representada por dos especies: un productor primario (p.e. el flagelado verde *Dunaliella*) y un consumidor primario (p.e. el crustáceo anostraco *Artemia* o *Paratemia*). En los casos más extremos de salinidad, la bacteria halofílica pigmentada *Halobacterium halobium* puede ser el único habitante de estas aguas (Burgis y Morris, 1987).

LITERATURA CITADA

- ALCOCER, J., E. KATO, E. ROBLES y G. VILACLARA, 1988. Estudio preliminar del efecto del dragado sobre el estado trófico del Lago Viejo de Chapultepec. *Contam. Ambien.*, 4: 43-56.
- BALTANAS, A., C. MONTES y P. MARTINO, 1990. Distribution patterns of ostracods in iberian saline lakes. Influence of ecological factors. *Hydrobiologia* 197: 207-220.
- BAYLY, I.A.E., 1969. Salt and brackish waters. Introductory comments. *Verh. int. Verein. Theor. Angew. Limnol*, 17: 419-420.
- BAYLY, I.A.E., 1991. On the concept and nature of athalassic (non-marine) saline waters. *Salinet* 5:76-80.
- BAYLY, I.A.E. y W.D. WILLIAMS.,1973. Inland waters and their ecology. Longman Australia. Victoria. 314 p.
- BEADLE, L.C., 1969. Osmotic regulation and the adaptation of freshwater animals to inland saline waters. *Verh. Int. Verein. Limnol*, 17: 421-429.
- BEGON, M., J. HARPER y C. TOWNSEND, 1986. Ecology individuals, populations and communities. Blackwell Scientific Publications, Londres, 876 p.
- BURRIS, M.J. y P. MORRIS, 1987. The natural history of lakes. Cambridge University Press, Cambridge, 218 p.
- CLAVERO, V., J.A. FERNANDEZ y F.X. NIELL, 1990. Influence of salinity on the concentration and rate of interchange of dissolved phosphate between water and sediment in Fuente de Piedra lagoon (S. Spain) *Hydrobiologia*, 197: 91-98.
- COLE, G.A., 1979. Textbook of Limnology. The C.V. Mosby Company, San Louis, 426 p.
- GALAT, D.L, J.P. VERDIN y L.L SIMS, 1990. Large-scale patterns of *Nodularia spumigena* blooms in Pyramid Lake, Nevada, determined from Landsat imagery: 1972-1986. *Hydrobiologia*, 197: 147-164.
- HALL, K.J. y T.G. NORTHCOTE, 1990. Production and decomposition processes in a saline meromictic lake. *Hydrobiologia* 197: 115-128.
- HAMMER, U.T., 1981. Primary production in saline lakes: A review. *Hydrobiologia* 81/82: 47-58.
- HAMMER, U.T. y J.M. HESLLTINE, 1988. Aquatic macrophytes in saline lakes of the Canadian prairies. *Hydrobiologia* 158: 101-116.
- HAMMER, U.T., J.S. SHEARD y J. KRANABETTER, 1990. Distribution and abundance of literal benthic fauna in Canadian prairie saline lakes. *Hydrobiologia* 197: 173-192.
- HUTCHINSON, E.G., 1957. A treatise on Limnology. Vol. I. Parte 2. Chemistry of lakes. John Wiley & Sons, Nueva York, 1015 p.
- JAKHER, G.R, S.C. BHARGAVA y R.K. SINHA, 1990. Comparative limnology of Sambhar and Didwana lakes (Rajasthan, NW India). *Hydrobiologia* 197: 245-256.
- JELLISON, RS. y J.M. MELACK., 1988. Photosynthetic activity of phytoplankton and its relationship to environmental factors in hypersaline Mono Lake, California. *Hydrobiologia* 158: 69-88.

- MARGALEF, R. 1983. Limnología. Editorial Omega, Barcelona, 1010 p.
- MELACK J.M., 1981. Photosynthetic activity of phytoplankton in tropical african soda lakes. *Hydrobiologia*, 81/82: 71-86.
- MELACK, J.M., 1988. Primary producer dynamics associated with evaporative concentration in a shallow, equatorial soda lake (Lake Elmenteita, Kenya). *Hydrobiologia* 158: 1-14.
- NISSENBAUM, A., M. STILLER y A. NISHRE, 1990. Nutrient in pore waters from Dead Sea sediments. *Hydrobiologia* 197: 83-90.
- NJUGUNA, S.G., 1988. Nutrient-phytoplankton relationship in a tropical meromictic soda lake. *Hydrobiologia* 158: 15-28.
- POST, F.J.y J.C STUBE, 1988. A microcosm study of nitrogen utilization in the Great Salt Lakes, Utah. *Hydrobiologia* 158: 89-100.
- STEPHENS, D.W., 1990. Changes in lake levels, salinity and the biological community of Great Salt Lake (Utah, USA), 1847-1987. *Hydrobiologia*, 197:139-146.
- VILA CLARA, G. 1989. Estrategias de adaptación ecológica del fitoplancton. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 40: 71-76.
- WETZEL R.G., 1975. Limnology. W.B. Saunders Company, Filadelfia, 743 p.
- WILLIAMS, W.D., 1964. A contribution to lake typology in Victoria, Australia. *Verh. Int. Ver. Limnol*, 15: 158-163.
- WILLIAMS, W.D., 1972. The uniqueness of salt lake ecosystems. En: Kajak, Z. y A. Hillbrichtlikowska (eds.). Productivity problems of freshwaters. IBP-UNESCO, Polonia, p.p. 349-361.
- WILLIAMS, W.D., 1981a. Inland salt lakes: An introduction. *Hydrobiologia*, 81/82: 1-14.
- WILLIAMS, W.D., 1981b. The limnology of saline lakes in Western Victoria: A review of some recent studies. *Hydrobiologia* 81/82: 233-260.
- WILLIAMS, W.D. 1989. International consortium for salt lake research. Proposal. *Salinet*, 1: 2-3.
- WILLIAMS, W.D., A.J. BOULTON y R.G. TAFFE, 1990. Salinity as a determinant of salt lake fauna: a question of scale. *Hydrobiologia* 197: 257-266.
- WOOD, R.B. y J.F. TAILING, 1988. Chemical and algal relationships in a salinity series of Ethiopian inland waters. *Hydrobiologia* 158: 29-68.
- ZEEVENBOOM, W. y L.R. MUR., 1980. N₂-fixing cyanobacteria: why they do not become dominant in Dutch, hypertrophic lakes?. En: Barica, J. y L.R. Mur (eds.). Developments in Hydrobiology. Vol. 2: Hypertrophic Ecosystems, Dr. W. Junk Publishers, La Haya, p.p.123-130.

II. Trabajo recibido 12, 2, 1992; aceptado 17, 9, 1992