

## MODELOS DE FUNCIONAMIENTO DE COMUNIDADES PELÁGICAS EN ECOSISTEMAS SINGULARES (LAGOS DE ALTA MONTAÑA DEL PARQUE NACIONAL DE SIERRA NEVADA): UNA HERRAMIENTA PARA LA CONSERVACIÓN. II

JOSÉ M.<sup>a</sup> CONDE-PORCUNA<sup>1</sup>, CARMEN PÉREZ MARTÍNEZ<sup>1</sup>, INMACULADA DE VICENTE<sup>1</sup>, JAVIER VALDÉS CANO<sup>1</sup>, LUIS CRUZ PIZARRO<sup>1</sup>, RAFAEL MORALES VAQUERO<sup>1</sup>, VICTORIA AMORES ANTEQUERA<sup>1</sup>, ELOISA RAMOS RODRÍGUEZ<sup>1</sup>, FREDE Ø. ANDERSEN<sup>2</sup>, HENNING S. JENSEN<sup>2</sup> Y RAFAEL GARCÍA TENORIO<sup>3</sup>

### RESUMEN

Las lagunas oligotróficas de alta montaña constituyen ecosistemas singulares cuyas comunidades pelágicas se encuentran adaptadas a unos ritmos estacionales muy marcados (periodos de congelación incluidos). De alguna manera, la actividad de los organismos que en ellas se desarrollan se puede considerar como un sensor local del clima, al mismo tiempo que sus sedimentos guardan la película de acontecimientos ambientales que se han sucedido durante los últimos miles de años.

En este estudio se analizan las características de los sedimentos de lagunas de los Parques Nacionales de Sierra Nevada y Doñana y los cambios que las comunidades pelágicas de dichas lagunas han podido experimentar como consecuencia de cambios ambientales ocurridos a una escala temporal relativamente larga (100-200 años).

Los resultados obtenidos muestran que la desecación del sedimento por reducción en el volumen de agua de las lagunas de Sierra Nevada puede conducir a un aumento del estado trófico de las mismas, ya que los sedimentos tienen mayor capacidad de liberar fósforo al agua. Además, en la laguna de Río Seco se ha observado una reducción de la tasa de sedimentación de partículas a mayor profundidad.

El análisis del banco de huevos de resistencia de los sedimentos de la laguna de Río Seco ha mostrado la existencia en los sedimentos de especies no presentes ni actualmente ni en la década anterior. Se ha observado también un cambio considerable de la comunidad de zooplancton desde los años 60-70, habiendo incrementado su densidad en las últimas décadas *Daphnia pulicaria*. En el caso de la laguna de Santa Olalla (Doñana), la bioturbación de los sedimentos ha impedido obtener resultados adecuados.

Por último, se analizó también la eclosión y producción de huevos de resistencia en la laguna de Río Seco, observándose que los huevos de resistencia tienden a eclosionar inmediatamente después de que se deshiele la laguna. Por lo que se refiere a la producción de huevos de resistencia existen diferencias entre las especies presentes en la laguna, iniciándose su producción primero en rotíferos y después, a partir de la segunda mitad del verano, en los crustáceos. En el caso de *Daphnia pulicaria* se ha eviden-

<sup>1</sup>Instituto del Agua, Universidad de Granada, Ramón y Cajal 4, 18071 Granada

<sup>2</sup>Institute of Biology, University of Southern Denmark, Campusvej 55, Dk-5230 Odense, Dinamarca.

<sup>3</sup>Departamento de Física Aplicada II, ETS Arquitectura, Universidad de Sevilla, 41012 Sevilla.

ciado que la producción de huevos de resistencia es favorecida a altas concentraciones de alimento. Por lo tanto, un aumento de la productividad de estos sistemas favorecerá un aumento en la producción de huevos de resistencia de esta especie.

**Palabras clave:** Diversidad, lagunas, paleolimnología, sedimentos, fósforo, zooplankton, huevos de resistencia, diapausa.

## SUMMARY

High mountain oligotrophic lakes constitute singular ecosystems in which pelagic communities are adapted to specific seasonal rhythms very marked (including periods of freezing). Somehow, the activity of the organisms in these systems can be considered to be a local sensor of the climate, and their eggs in the sediments guard the movie of the environmental events that have happened during the last hundreds of years.

In this study we analysed the sediments of ponds of the National Parks of Sierra Nevada and Doñana. We also analysed the changes that the pelagic communities of those ponds have experienced as consequence of environmental changes happened during the past (~100-200 years).

The obtained results show that the desiccation of the Sierra Nevada lakes can drive to an increase of the trophic state of those systems, because sediments have a higher capacity to release phosphorus to the water after desiccation. As another result, it has been observed a reduction of the sedimentation rate of particles to deeper waters in Río Seco Lake.

The analysis of the bank of resting eggs in the sediments of Río Seco Lake has showed the existence in the sediments of species do not present not nowadays nor in the previous decade. It has been observed also a considerable change of the community of zooplankton from the years 60-70 of the XX century. *Daphnia pulicaria* has increased its density in the last decades. In the case of Santa Olalla Lake (Doñana), the bioturbación of the sediments has prevented from obtaining good results.

Finally, there was analyzed also the hatching and production of resting eggs in Río Seco Lake. We observed that the resting eggs tend to hatch immediately after the lake thaws. Respect to resting egg production, there are differences between the different species present in the lake. Rotifers produce their eggs before crustaceans, which start to produce them at the second summer half. In the case of *Daphnia pulicaria*, it has been demonstrated that the production of resting eggs is favoured by high food concentration. Therefore, an increase of the productivity of these systems will favour an increase in the resting egg production of this species.

**Key words:** Diversity, ponds, paleolimnology, sediments, phosphorus, zooplankton, resting eggs, diapause, Sierra Nevada, Doñana

## INTRODUCCIÓN

El sedimento refleja las condiciones existentes en la columna de agua, lo que le convierte en un pilar esencial en los estudios limnológicos. De hecho, el sedimento se puede considerar como un banco de información medioambiental que inte-

gra información acerca de los procesos que ocurren tanto en la masa de agua como en la cuenca de captación donde se asienta (KALFF, 2002; LUQUE & JULIÁ, 2002; SCHMIDT *et al.*, 2002). Además, según sus características, el flujo de fósforo entre los sedimentos y la columna de agua

puede determinar un incremento o reducción del estado trófico de una laguna. Resulta interesante destacar que, actualmente, son numerosos los trabajos de investigación que tratan de reconstruir la evolución de los ecosistemas acuáticos continentales a través del análisis de los restos de pigmentos algales, frústulos de diatomeas o de las formas de resistencia de organismos planctónicos que permanecen en estado de dormancia en el sedimento (BENNION *et al.*, 2000; GÓMEZ *et al.*, 2000; CATALÁN *et al.*, 2002; LOTTER, 2001).

La dormancia es un mecanismo común empleado por organismos de vida corta para su persistencia en ambientes variables. Las formas de resistencia que entran en dormancia (semillas, huevos o quistes) sobreviven a las condiciones letales para los organismos activos permitiendo la dispersión de la descendencia en el futuro. Podría verse como un mecanismo de dispersión en el tiempo, análoga a la dispersión en el espacio. Las características de los sedimentos, según su composición química y la cantidad de materia orgánica, pueden afectar de forma notable a la dormancia (BRENDONCK & DE MEESTER, 2003), siendo, por lo tanto, relevante caracterizar químicamente dichos sedimentos para el análisis de la viabilidad de las formas de resistencia. VANDEKERKHOVE *et al.* (2005a) observaron que los huevos de resistencia de los cladóceros integran la variabilidad espacial y temporal de la comunidad activa.

El zooplancton de agua dulce está compuesto por animales de vida corta con altas tasas de crecimiento, habilidad para responder rápidamente a ambientes cambiantes (PETERS, 1983) y una alta sensibilidad a las perturbaciones antropogénicas (MOORE & FOLT, 1993; LOCKE & SPRULES, 1994). Una de sus características es su capacidad para producir abundantes huevos de resistencia que mantienen su viabilidad durante décadas o siglos (GILBERT, 1974; CARVALHO & WOLF, 1989; HAIRSTON *et al.*, 1995). Los huevos de resistencia en el sedimento de los lagos representan un banco de huevos, análogo al banco de semillas de muchas plantas terrestres (MARCUS *et al.*, 1994). La fracción de huevos que eclosionan depende de la probabilidad de supervivencia en estado de dormancia y de la frecuencia de aparición de condiciones favorables para la eclo-

sión. Para esto último es necesario que los huevos de resistencia tengan acceso a las señales ambientales que determinan su eclosión, que, generalmente, resultan de una combinación de fotoperíodo y temperatura (STROSS, 1987; VANDEKERKHOVE *et al.*, 2005b).

La producción de estos huevos de resistencia y su posterior eclosión puede aumentar el tiempo de generación de las poblaciones que las producen, influyendo en la dinámica poblacional (CÁCERES, 1998), y modificar la tasa de evolución de las especies (HAIRSTON & DE STASIO, 1988), afectando así a la dinámica global del ecosistema a escala de tiempo ecológico y microevolutivo (100-200 años). La magnitud en la que los huevos de resistencia pueden contribuir a un futuro reclutamiento depende de la tasa de enterramiento en el sedimento y de la probabilidad de que los huevos enterrados puedan volver a la superficie de los sedimentos por perturbaciones en el fondo del lago. En lagos con bajas tasas de sedimentación (i.e. lagunas de Sierra Nevada) el sedimento superficial, conteniendo huevos con varios años de edad, podría removerse con relativa facilidad por fuerzas biológicas y físicas.

Cuando el clima cambia, las características típicas de variables ambientales también pueden cambiar de modo que condiciones que antes eran consideradas como extremas tienen más probabilidad de revertirse en comunes (MEARNS *et al.*, 1984, 1992). Además de los cambios climáticos, los ecosistemas están siendo sometidos a diversas perturbaciones provocadas por la creciente influencia de la especie humana en el ambiente. La tasa y dirección de la respuesta de las comunidades acuáticas a los cambios ambientales dependerán del potencial ecológico y evolutivo de los organismos residentes. Mucho de este potencial reside en las formas de resistencia que permanecen en dormancia.

El hecho de que los sedimentos estén estratificados históricamente y puedan datarse usando técnicas con radioisótopos posibilita la reconstrucción histórica del lago. Dado que los huevos permanecen viables durante décadas o siglos, el banco de huevos proporciona una fuente de información histórica única (WEIDER *et al.*, 1997;

HAIRSTON *et al.*, 1999; KERFOOT *et al.*, 1999; COUSYN *et al.*, 2001; LIMBURG & WEIDER, 2002). Este tipo de estudios se ha dado en llamar como "ecología de la resurrección" por KERFOOT *et al.* (1999). El estudio detallado de los huevos de resistencia en los cores de sedimentos de un sistema acuático de historia reciente conocida permite la reconstrucción de los cambios en abundancia y diversidad de especies zooplanctónicas en un contexto ecológico. Tal proceso puede, por ejemplo, revelar patrones en la composición de especies con relación a condiciones climáticas o a perturbaciones de origen antropogénico. Huevos de resistencia antiguos pueden ser expuestos a condiciones de eclosión y así estudiar las características de estos fósiles vivientes. Por ejemplo WEIDER *et al.* (1997) descubren cambios significativos en el banco de huevos de *Daphnia galeata* concomitantes con cambios en el grado de eutrofización del lago Constanza durante los pasados 25-35 años. Además, los bancos de huevos promueven la coexistencia de especies en ambientes variables temporalmente (KALISZ, 1991). Este proceso de almacenamiento puede ser un mecanismo poderoso para mantener diversidad específica dentro de las comunidades y la diversidad genética dentro de las poblaciones (CHESSON, 1994).

Para desarrollar este estudio se eligieron lagunas con diferentes características y distinto grado de perturbación: las lagunas de Río Seco y La Caldera en el Parque Nacional de Sierra Nevada y la laguna de Santa Olalla, en el Parque Nacional de Doñana. Para la caracterización físico-química de los sedimentos y el estudio del flujo de fósforo entre los sedimentos y la columna de agua se eligieron las lagunas de Río Seco y la Caldera. Para analizar los cambios históricos de la comunidad de zooplancton se eligió una de las lagunas de Sierra Nevada (Río Seco) y la laguna de Santa Olalla, ya que esta última es de características diferentes y tiene un mayor grado de perturbación.

## MATERIAL Y METODOS

Las lagunas de Río Seco y La Caldera son lagunas de pequeño tamaño (0,192 ha y 2,4 ha respectivamente), oligotróficas, y con una profundidad máxima de 2,9 y 12 m, respectivamente. Las la-

gunas tienen un origen glacial y permanecen cubiertas de hielo desde octubre-noviembre hasta junio-julio. Por su parte, la laguna de Santa Olalla es un sistema hipereutrófico de mayor tamaño (ca. 48 ha), somera (profundidad máxima 3 m), y que experimenta fluctuaciones en el nivel de agua con notables diferencias interanuales.

### Caracterización de los sedimentos: efecto de la desecación sobre las propiedades químicas del sedimento.

Se tomaron muestras de sedimentos para su posterior análisis químico y caracterización física. En Río Seco se seleccionaron 5 estaciones de muestreo: sedimento litoral (cubierto por unos 20 cm de agua), sedimento húmedo (a 3 m de la zona litoral), estación 1 (a 6 m de la zona litoral), estación 2 (a 9 m de la zona litoral) y estación 3 (a 13 m de la zona litoral). En La Caldera se seleccionaron 7 estaciones de muestreo: sedimento litoral (cubierto por unos 20 cm de agua), sedimento húmedo (expuesto a condiciones de aireación), estación 1 (a 4,3 m de la zona litoral), estación 2 (a 11,1 m de la zona litoral), estación 3 (a 18,6 m de la zona litoral), estación 4 (a 29,6 m de la zona litoral) y estación 5 (a 45,6 m de la zona litoral).

Las fracciones de fósforo (P) sedimentario se establecieron mediante el método modificado de extracción secuencial propuesto por PALUDAN & JENSEN (1995). El fósforo total presente en el sedimento se cuantificó mediante extracciones en paralelo de muestras de sedimento mediante su combustión (520 °C, 3 h) y posterior extracción en HCl (104 °C, 1h).

Las formas de Fe (Feox) se extrajeron mediante la adición de 15 ml de 0,2 M oxalato amónico a 0,5 g de peso seco (o de peso húmedo equivalente). Las suspensiones de sedimento fueron agitadas en oscuridad durante 2 horas (vease QIU & MCCOMB, 2002). Más tarde, fueron centrifugadas (3000 rpm, 5 min), y los sobrenadantes fueron filtrados (Whatman GF/C). Para la extracción del Fe Total (Tot-Fe), el sedimento seco fue combustionado a 520 °C durante 3 horas y digerido posteriormente en 1 M HCl (104°C, 1 h). El Tot-Fe se cuantificó espectrofotométricamente mediante el método de Ferrozina (GIBBS, 1979) mientras que el Feox se

determinaron mediante espectrometría de absorción atómica. Además, se determinó la concentración de Fe en algunos de los extractos obtenidos durante el fraccionamiento del P: Fe extraído en agua, Fe soluble en condiciones reductoras y Fe soluble en HCl. La metodología seguida fue la descrita por GIBBS (1979).

Se realizó también un experimento de adsorción de fósforo: el sedimento húmedo (litoral) se centrifugó (3000 rpm, 10 min) para eliminar el exceso de agua antes de los análisis. Los experimentos de adsorción se realizaron en condiciones "batch" mediante la adición de 0,5 g de peso seco (o de peso húmedo equivalente), 1 ml de soluciones de  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  con concentraciones que oscilaron entre los 0 y los 1,5 mM P y 49 ml de 3 mM  $\text{NaHCO}_3$  (pH= 7.00) en tubos de centrifuga de 50 ml de capacidad. Las suspensiones fueron agitadas, horizontalmente, durante 24 horas a temperatura ambiente ( $20\text{ }^\circ\text{C} \pm 2$ ). Tras la agitación, las suspensiones fueron centrifugadas (3000 rpm, 10 min) y en los sobrenadantes, previamente filtrados (Whatman GF/C), se determinó la concentración de P reactivo soluble (KOROLEFF, 1983). La cantidad de P intercambiado (adsorbido/desorbido) se calculó a partir de la diferencia entre la concentración de P inicial y de equilibrio.

#### **Evolución espacio-temporal del flujo sestónico**

El 30 de junio de 2005 se instalaron en la laguna de La Caldera y de Río Seco una serie de trampas de sedimentación para la recolección de material sestónico. Las trampas de sedimentación consisten en cilindros dobles de metacrilato colocados a diferentes profundidades (1 y 2 m) en la estación de máxima profundidad Caldera: 2,6 m y Río Seco: 2,4 m. Con cierta periodicidad se procedió a la recogida del material sestónico. Para ello, se traspasó el material recogido en las trampas a botellas de PVC y éstas fueron transportadas (en oscuridad a  $4\text{ }^\circ\text{C}$ ) al laboratorio.

#### **Cambios históricos de las comunidades de zooplancton**

Se obtuvieron muestras de zooplancton en las lagunas de Río Seco y Santa Olalla. En el caso de

Río Seco se obtuvieron durante el periodo libre de hielo con periodicidad semanal y en Santa Olalla cada 1-3 meses durante dos años. Las especies del zooplancton fueron identificadas utilizando las claves de DUSSART (1969) para copépodos, ALONSO (1996) para cladóceros y KOSTE (1978) y SEGERS (1995) para rotíferos. Se estimaron las densidades del zooplancton con un microscopio invertido.

Se tomaron muestras de sedimentos para el estudio de las formas de resistencia planctónicas en junio 2005 (Río Seco) y julio 2005 (Santa Olalla). En cada laguna, se han tomado cores de sedimento en cinco zonas seleccionadas al azar. Se realizaron secciones de 1-2 cm de espesor que fueron transportadas en frío ( $4\text{ }^\circ\text{C}$ ) al laboratorio donde se mantuvieron igualmente en frío ( $4\text{ }^\circ\text{C}$ ) para su posterior estudio. En el laboratorio se aislaron los huevos de resistencia presentes en cada sección mediante el método de flotación de azúcar desarrollado por ONBÉ (1978) y modificado por MARCUS (1990).

Para la datación de las distintas capas de sedimento se tomaron muestras adicionales durante el año 2006 en la zona de máxima profundidad de cada laguna. De igual modo se realizaron secciones de 1-2 cm, transportadas y almacenadas en frío ( $4\text{ }^\circ\text{C}$ ). Los análisis de datación se hicieron con un detector de germanio (EL-DAOUHY & GARCÍA-TENORIO, 1995).

Por último, la eclosión de huevos de resistencia se examinó a través del recuento y la sucesión de los organismos planctónicos junto con los datos del banco activo y, además, mediante la utilización de trampas de eclosión colocadas en el fondo de la laguna de Río Seco.

#### **Producción de huevos de resistencia**

La producción de huevos de resistencia por parte de la comunidad activa de Río Seco se ha estudiado mediante la colocación de trampas cilíndricas de sedimentación (similares a las descritas para el estudio del flujo sestónico). Se colocaron dos trampas de sedimentación en cada una de los cinco sectores de la laguna de Río Seco. Las trampas se colocaron ancladas a 0,5 m de distancia del

fondo. Los huevos depositados se recogían semanalmente.

Además, se realizó un experimento de laboratorio para estudiar la influencia de la temperatura y el fotoperiodo en la producción de huevos de resistencia por parte de *Daphnia pulex*, la especie más importante del zooplankton de Río Seco. Para realizar este experimento se aislaron individuos de *Daphnia pulex* a mediados del mes de agosto, en un momento en que aún no se observa producción de huevos de resistencia. Dichos individuos se mantuvieron a dos concentraciones de alimento (alta y baja) bajo condiciones fijas (fotoperiodo y temperatura correspondientes a mediados de agosto) y bajo condiciones variables (simulando la evolución temporal del fotoperiodo y temperatura tal y como ocurre en la laguna). Como alimento se utilizó el alga *Scenedesmus acutus*.

## RESULTADOS Y DISCUSION

### Caracterización de los sedimentos: efecto de la desecación sobre las propiedades químicas del sedimento.

Los resultados obtenidos revelan que la desecación del sedimento conduce a una drástica reducción en la capacidad de adsorción de P (Figura 1). Así, por ejemplo, para una concentración inicial de 21  $\mu\text{M}$  P, la adsorción de P se redujo un 34% entre el sedimento litoral y el húmedo y un 67% entre el sedimento litoral y la estación más lejana al agua en la laguna de Río Seco. En La Caldera, para esa misma concentración inicial (21  $\mu\text{M}$  P), el sedimento húmedo adsorbió un 13% menos que el sedimento litoral, mientras que el sedimento expuesto durante un tiempo más prolongado a condiciones de desecación (Estación 5) mostró una adsorción un 68% más baja que la del sedimento litoral.

El hecho de que en esta laguna el sedimento húmedo presente una capacidad de adsorción de P más similar al sedimento litoral que en el caso de Río Seco, es consecuencia de su menor tiempo de exposición al aire. Por el contrario, la hidrología de Río Seco determina que el nivel de agua sea

mucho más estable por lo que el sedimento húmedo debe haber estado expuesto al aire durante un mayor tiempo.

De la representación de la adsorción de P en función de la concentración inicial de P y de su ajuste lineal, se obtiene una serie de constantes que nos informan acerca del proceso de adsorción (TWINCH, 1987). Entre ellas, hemos seleccionado la pendiente de la recta (a) al ser una constante de adsorción. Como era esperable, la comparación de los valores de "a" en el sedimento sometido a diferentes grados de desecación confirma los resultados anteriormente expuestos. Esto es, el valor de "a" se redujo, entre el sedimento litoral y aquél sometido durante un tiempo más prolongado a condiciones de desecación, un 78% y un 65% en Río Seco y en La Caldera, respectivamente.

Examinado la capacidad de liberación de fósforo entre sedimentos secos y húmedos, se observó que la exposición del sedimento a condiciones de desecación conduce a un aumento de la liberación de fósforo desde el sedimento tras su posterior re-inundación.

En resumen, la desecación del sedimento conduce a una reducción en la capacidad de absorción de fósforo del sedimento y a un incremento en la capacidad de desorción de fósforo del sedimento. Además, la re-inundación del sedimento conlleva a corto plazo a una mayor liberación de fósforo desde el sedimento hacia la columna de agua (desorción) y, a largo plazo, a un incremento en la concentración de fósforo en el agua como consecuencia de la transformación de formas amorfas del Fe en formas cristalinas.

Este mayor incremento en la disponibilidad de fósforo en las lagunas de Sierra Nevada incrementará el estado trófico de las lagunas. Esto se traducirá en una mayor producción y posible reducción de la calidad del agua.

### Evolución espacio-temporal del flujo sestónico

Ambas lagunas mostraron tasas de sedimentación similares ( $p > 0,05$ ), con valores promedio de 0,64 y 0,89 g DW  $\text{m}^{-2}\text{d}^{-1}$  en Río Seco y en La Cal-

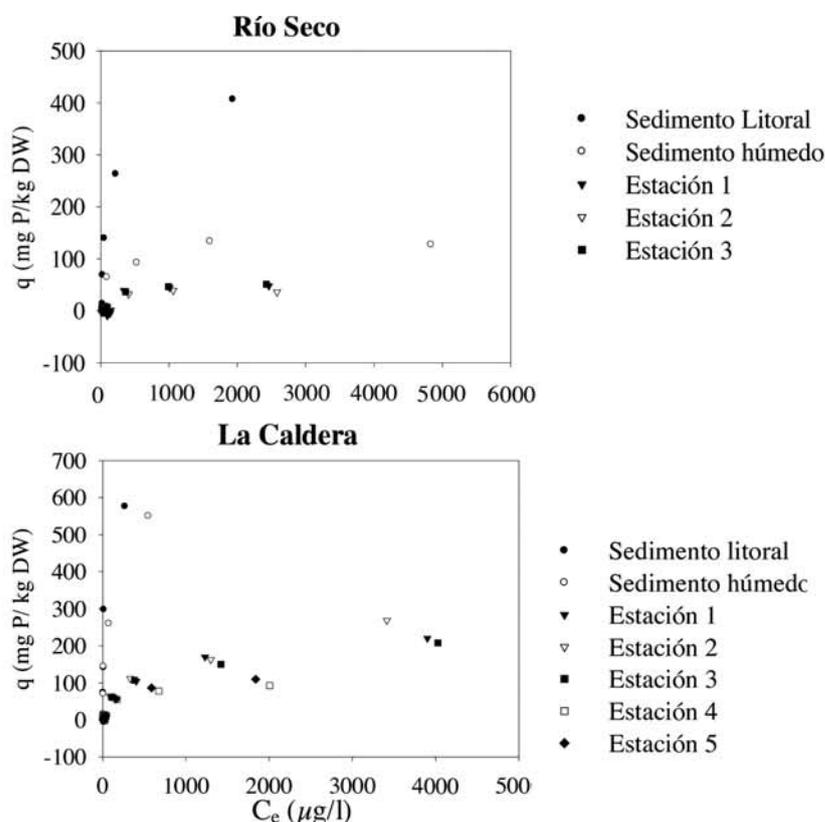


Figura 1. Capacidad de adsorción de P.  $q$ = fósforo adsorbido.  $C_e$ = fósforo reactivo soluble en solución.

Figure 1. P-adsorption capacity.  $q$ = P-adsorption.  $C_e$ = soluble reactive phosphorus in solution.

dera, respectivamente (Fig. 2). Estos valores se encuentran en el rango de los recogidos en la literatura para sistemas oligotróficos (TARTARI & BIASCI, 1997).

Mientras que en La Caldera no se ha podido reconocer ningún patrón de variabilidad espacial; en Río Seco, la tasa de sedimentación de partículas mostró una tendencia ligeramente decreciente con la profundidad.

El análisis de la variabilidad temporal nos muestra la existencia de una relativa estabilidad en los valores del flujo sestónico, especialmente en las trampas localizadas a 1 m de profundidad. Sin duda, la mayor variabilidad temporal observada

en las trampas localizadas en las proximidades del sedimento (a 2 m) es el reflejo del proceso de resuspensión, favorecido por la escasa profundidad de estas lagunas.

#### Cambios históricos de las comunidades de zooplancton

La Figura 3 muestra la evolución de las densidades poblacionales de las especies más comunes de la laguna de Río Seco en el año 2005. Los crustáceos, el cladóceros *Daphnia pulicaria* y el copépodo *Mixodiaptomus laciniatus*, suelen presentar esta dinámica típica en la laguna. Los nauplios de *Mixodiaptomus* aparecen inmediatamente después del deshielo y van siendo sustituidos por

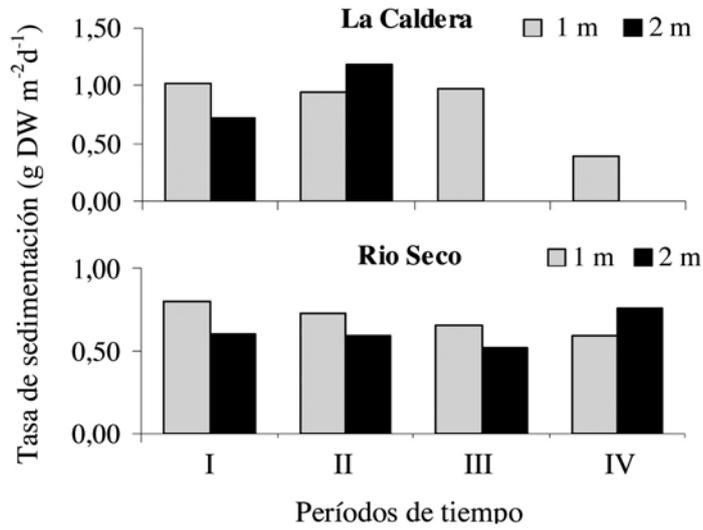


Figura 2. Evolución espacio-temporal del flujo sestónico.  
 Figure 2. Spatio-temporal evolution of sestonic flux.

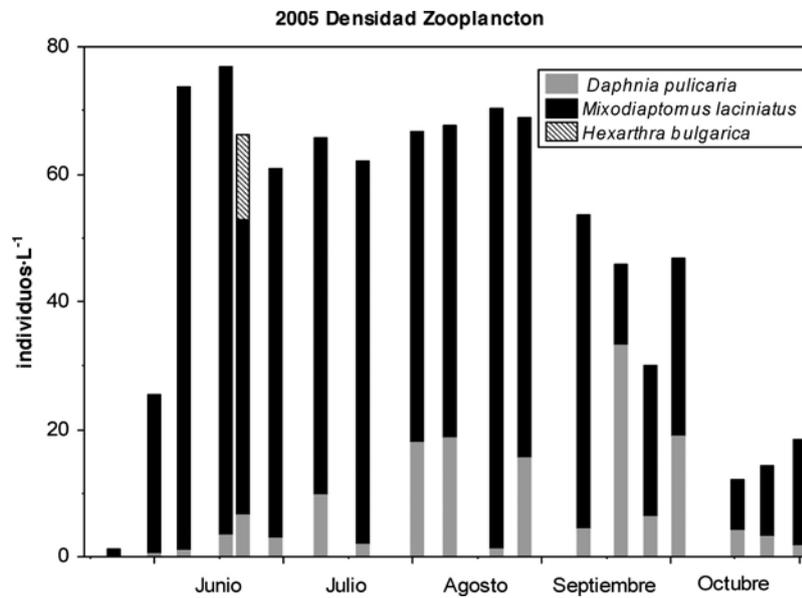


Figura 3. Evolución temporal (2005) de la comunidad de zooplancton de la laguna de Río Seco.  
 Figure 3. Temporal evolution (2005) of the zooplankton community in Río Seco Lake.

copepoditos y finalmente adultos. Esta dinámica ha sido similar en el año siguiente, si bien el crecimiento de las poblaciones se retrasó debido a que el deshielo terminó más tarde.

Los organismos presentes en la comunidad activa parecen, al menos en su mayor parte, de la eclosión de los huevos de resistencia presentes en el sedimento superficial. El resultado más interesante es la inmediatez de la eclosión una vez que se ha deshelado la laguna e incluso durante el deshielo puesto que las trampas se colocaron cuando estaba cubierta de hielo en un 40%. Las tres especies principales presentan un único pulso de eclosión durante e inmediatamente después del deshielo (mayo-junio). De este modo, la colonización de la laguna por *D. pulicaria* apenas dura unas cuantas semanas y termina dentro del primer mes desde que comienza el deshielo. En *Mixodiatomus* dura unas cuantas semanas más pero con tasas mucho menores desde el primer mes

hasta finales de agosto aproximadamente. La colonización por parte del rotífero *Hexarthra* tiene lugar un mes más tarde de ocurrido el deshielo. WOLF & CARVALHO (2006) también observaron en lagos alemanes que la eclosión de especies de *Daphnia* se iniciaba poco después del deshielo.

En el caso de la laguna de Santa Olalla, la comunidad está dominada por rotíferos y copépodos, destacando especialmente el rotífero *Brachionus plicatilis* (Fig. 4). No existe un claro patrón anual, observándose diferencias entre distintos años.

En los sedimentos de la laguna de Río Seco predominan los huevos de resistencia de cladóceros y copépodos, mientras que en la laguna de Santa Olalla (Doñana) predominan los huevos de rotíferos. Estas diferencias se observan también en las comunidades activas, ya que mientras la laguna de Río Seco es un sistema oligotrófico, la de Santa Olalla es hipereutrófica. En cualquier caso,

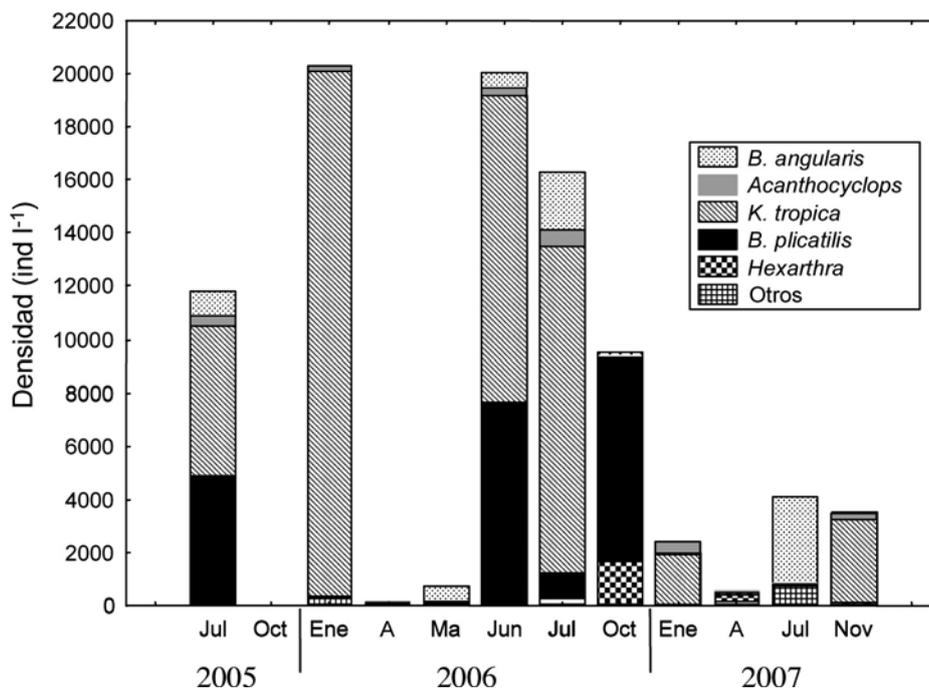


Figura 4. Evolución temporal de la comunidad de zooplancton en la laguna de Santa Olalla (2005-2007).

Figure 4. Temporal evolution of the zooplankton community in Santa Olalla Lake (2005-2007).

un análisis detallado de las poblaciones presentes en las distintas capas de sedimento ha revelado diferencias entre distintas capas y entre capas relativamente profundas y la comunidad activa en el caso de la laguna de Río Seco. Por el contrario, estas diferencias no se han observado en el caso de la laguna de Santa Olalla como se detalla más adelante.

La datación de las distintas capas de sedimento de la laguna de Río Seco ha permitido establecer una suficiente secuencia temporal dependiendo de la profundidad de los sedimentos. Sin embargo, no se ha conseguido una fina delimitación de edades para las capas debido a la baja razón de sedimentación y a la resolución de los estratos obtenidos (1 cm de espesor). Además, la presencia de <sup>137</sup>Cs en los primeros centímetros ha dificultado la datación. En cualquier caso, la datación es suficiente para establecer diferentes pe-

ríodos de edad en las distintas capas de sedimento.

Relacionando las especies de zooplancton presentes en las distintas capas de sedimento con la edad de dichas capas, se ha podido evidenciar que la comunidad de zooplancton experimentó un cambio notable desde los años sesenta del siglo XX (Fig. 5). *Daphnia pulicaria* ha incrementado su densidad en las últimas décadas, según el registro sedimentario. Además, se ha observado que, durante estas últimas décadas, *D. pulicaria* produce muchos efiptos (estructura que protege y engloba los huevos de resistencia) vacíos, sin huevos de resistencia.

Hay que destacar también que en los sedimentos se han encontrado especies que no están presentes en la laguna ni actualmente ni en la década anterior. Se ha observado que la especie indica-

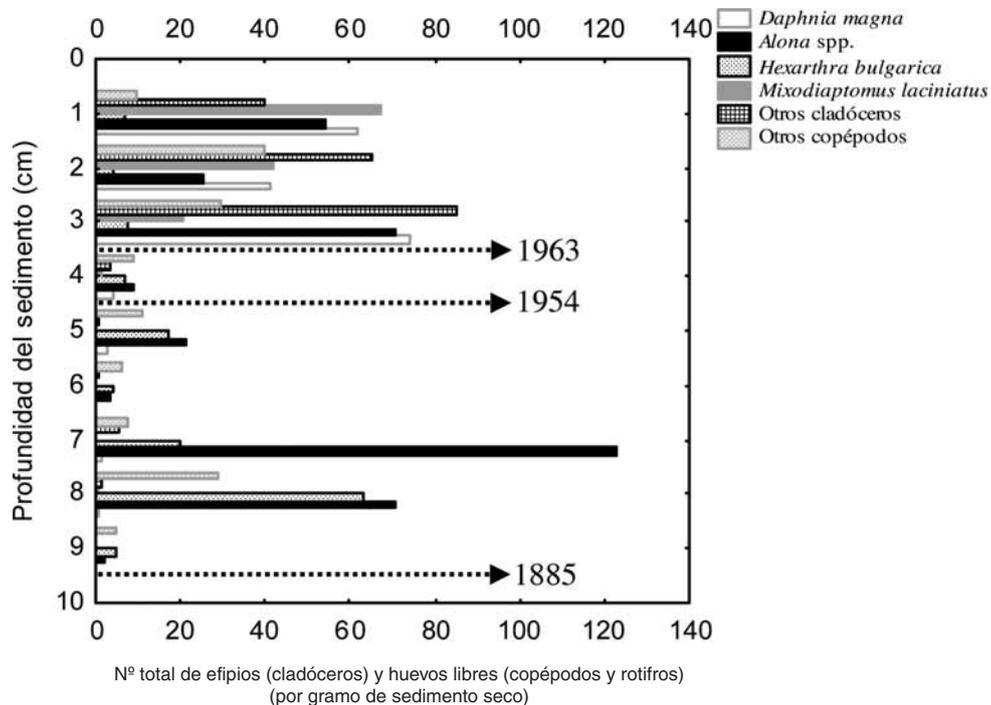


Figura 5. Distribución de los huevos de resistencia del zooplancton en las distintas capas de sedimentos en la laguna de Río Seco.

Figure 5. Zooplankton resting egg distribution in the sediments of Río Seco Lake.

dora de oligotrofia *A. guttata* aparece con valores decrecientes en las últimas décadas hasta desaparecer en los intervalos de sedimento correspondientes a las décadas de los sesenta a los noventa. Por consiguiente, los cambios observados pueden estar relacionados con un aumento en el estado trófico de la laguna, sin descartar cambios en las características químicas del agua.

A partir de los resultados obtenidos parece deducirse un aumento del estado trófico de la laguna a partir de mediados de los años sesenta, con un claro cambio de la comunidad zooplanctónica. Otros factores han podido influir en el cambio de la comunidad zooplanctónica como cambios en la concentración de sales (especialmente calcio). Estos cambios podrían relacionarse con cambios antropogénicos ocurridos en el pasado. En este sentido, dichos cambios podrían relacionarse con la creación y desarrollo de la estación de esquí de Pradollano (año 1964) y/o con el comienzo de circulación de vehículos a través de Sierra Nevada entre el Veleta y Capileira (1966) y que supuso que, en verano, los vehículos invadieran las alturas. La construcción de la carretera de la Sierra en los años veinte podría haber tenido algún efecto como parece percibirse en el centímetro 7 del perfil de sedimentos de la laguna (Fig. 5). Futuros estudios con un mayor grado de resolución, especialmente en el sedimento superficial, y el empleo de diferentes herramientas (huevos de resistencia, polen, frústulos de diatomeas, etc.) permitirán conocer con más exactitud las causas de los cambios pasa-

dos que han tenido lugar en las comunidades lacustres de Sierra Nevada.

Desgraciadamente, en el caso de la laguna de Santa Olalla, la datación de los sedimentos ha mostrado la existencia de bioturbación en los primeros 20 cm. Es decir, existe mezcla biológica que provoca la homogeneización de la materia depositada y la pérdida de información de la deposición secuencial en el tiempo. Sólo se ha podido obtener una información parcial a partir de los resultados de datación con  $^{210}\text{Pb}$  y  $^{226}\text{Ra}$ . Según estos datos, el centímetro 32 tiene al menos unos 150 años. Por lo tanto, a partir de estos datos si se puede afirmar que las tasas de sedimentación en la laguna de Santa Olalla son muy superiores a las observadas en la laguna de Río Seco. En esta última los 150 años se alcanzan aproximadamente a los 12 cm.

La bioturbación de los primeros 20 cm de sedimento de la laguna de Santa Olalla, pero, especialmente de los primeros 10 cm, impide encuadrar las especies de zooplankton encontradas en un periodo de tiempo determinado. De igual modo que la mezcla de sedimentos ha impedido una datación adecuada, los huevos de resistencia de las distintas especies han sufrido una mezcla entre las distintas capas. La Figura 6 refleja la escasa diferencia de los valores medios de huevos de resistencia entre capas de sedimento, sin que se hayan encontrado diferencias significativas entre capas ( $p > 0.05$ , ANOVA). Por tanto,

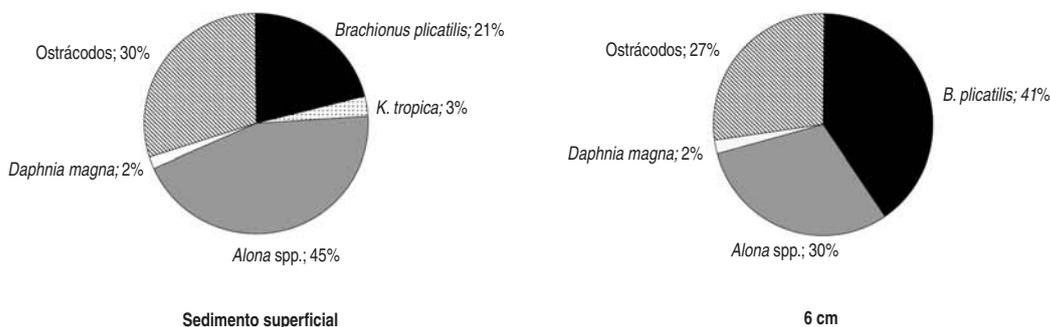


Figura 6. Proporción de huevos de resistencia en capas de sedimento de la laguna de Santa Olalla.

Figure 6. Resting egg proportion in different layers of sediment of the Santa Olalla Lake.

las distintas comunidades existentes en distintos momentos temporales han quedado mezcladas. En cualquier caso, incluso en ausencia de bioturbación, la variabilidad interanual que se ha observado en la composición de especies de la comunidad activa (Fig. 6) dificultaría que se pudieran encontrar diferencias en la composición taxonómica de cada centímetro de sedimento, requiriendo una mayor resolución.

### Producción de huevos de resistencia

En el estudio "in situ" de producción de huevos de resistencia en Río Seco, se observó que en *M. laciniatus* empieza a finales de julio con un máximo en agosto que se mantiene hasta el final. En el caso de *D. pulicaria*, se observa que aumenta la producción de efiptos a mediados de septiembre con un máximo de producción a final de dicho mes.

En cualquier caso la producción de huevos de resistencia en números absolutos es sensiblemente mayor para *M. laciniatus* que para *D. pulicaria* y *H. bulgarica*. Esto implica que las posibilidades de reclutamiento al año siguiente son mayores para *Mixodiaptomus* que para el resto, puesto que hay mayor número de huevos. Además hay que tener en cuenta que la densidad poblacional de las especies depende en gran medida del banco activo de huevos de resistencia puesto que el periodo de tiempo para la reproducción por huevos subitáneos es corto, especialmente para los crustáceos.

Cuando comparamos el número de huevos recogidos en trampas con los que se encuentran en el banco activo de sedimentos de la laguna encontramos que la semejanza es clara para *Mixodiaptomus* pero no así para *Daphnia* y *Hexarthra* donde observamos mayor número de huevos en el sedimento de los esperados según los datos de las trampas. Esto se debe, al menos en el caso de *Daphnia* y *Hexarthra*, a la persistencia de los huevos de resistencia durante años en los sedimentos, así que este número de huevos puede pertenecer a varios años de producción.

En el caso del experimento de laboratorio realizado para ver los efectos de las condiciones de fotoperiodo y temperatura, y de la concentración de alimento sobre la producción de huevos de

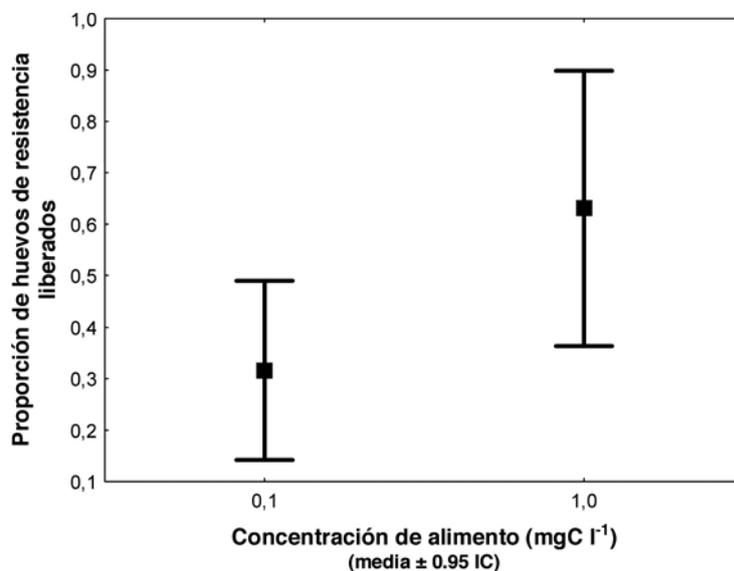
sistencia de *Daphnia pulicaria*, los resultados mostraron que el número relativo de huevos de resistencia abortados era significativamente menor a mayores concentraciones de alimento y, esencialmente, bajo condiciones dinámicas ( $p < 0,05$ , extensión Scheirer-Ray-Hare del análisis Kruskal Wallis). Este es el primer estudio que estima la tasa de abortos de huevos de resistencia. Además, se observó una significativa mayor proporción de huevos de resistencia (con respecto a los huevos subitáneos) a altas concentraciones de alimento (Fig. 7). Los huevos de resistencia tendrían más reservas lipídicas que los huevos subitáneos, y, por lo tanto, serían más costosos de producir (LYNCH, 1989; LAMONTAGNE & MCCAULEY, 2001). Sin embargo, la mayoría de los trabajos realizados encuentran una mayor producción de huevos de resistencia de *Daphnia* a bajas concentraciones de alimento (KLEIVEN *et al.* 1992, SLU-SARCZYK, 2001). Estas discrepancias se pueden explicar por las características diferentes de los sistemas de origen de los organismos estudiados por esos autores y la laguna de Río Seco, ya que se trataba de sistemas eutróficos con peces y la laguna de Río Seco es oligotrófica sin peces.

En resumen, la producción de huevos resistencia que se liberen al medio de forma efectiva (sin que haya abortos en el proceso) tenderá a verse favorecida a elevadas concentraciones de alimento bajo condiciones dinámicas.

## CONCLUSIONES

1) El estudio de las características de los sedimentos tras procesos de desecación y reinundación muestra que la sequía experimentada en los últimos años puede ir incrementando el estado trófico de las lagunas de Sierra Nevada debido a la mayor capacidad de los sedimentos de liberar fósforo al agua. Por lo tanto, puede conducir a una reducción de la calidad del agua. El estudio del banco de huevos de los sedimentos también sugiere que desde los años sesenta se ha producido un aumento del estado trófico en la laguna de Río Seco.

2) En lagos con bajas tasas de sedimentación (i.e. lagunas de Sierra Nevada) sólo el sedimento más



**Figura 7.** Proporción de huevos de resistencia de *Daphnia* respecto al total de huevos producidos (resistencia+ subitáneos) a concentraciones de alimento diferentes.

**Figure 7.** *Daphnia* resting egg proportion with regard to the whole of produced eggs (resting and subitaneous eggs) under different food concentrations.

superficial, conteniendo huevos con varios años de edad, podría removerse con relativa facilidad por fuerzas físicas. En lagos con mayores tasas de sedimentación (i.e. laguna de Santa Olalla) y con fuerte bioturbación los sedimentos se mezclaran a mayores profundidades con la consiguiente pérdida de información de la deposición secuencial en el tiempo. En las lagunas de Sierra Nevada el estudio del banco de huevos de los sedimentos proporciona información sobre cambios pasados en la comunidad zooplanctónica, así como algunas posibles causas.

3) En la laguna de Río Seco se ha podido evidenciar la inmediatez de eclosión de huevos de resistencia una vez deshelada la laguna. La eclosión de individuos desde el sedimento se pro-

duce durante e inmediatamente después del deshielo en los crustáceos y algo más tarde en rotíferos. Conviene destacar que las tasas relativas de eclosión son bajas. Por último, la producción de huevos de resistencia para *D. pulex* es favorecida a elevadas concentraciones de alimento.

## AGRADECIMIENTOS

Este estudio ha sido subvencionado por el Organismo Autónomo de Parques Nacionales (129B/2003). Agradecemos las facilidades dadas en los parques nacionales de Sierra Nevada y Doñana. Emilio Moreno Linares participó en el aislamiento de huevos de resistencia de la laguna de Santa Olalla.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALONSO, M. 1996. *Crustacea, Branchiopoda*. In: Fauna Ibérica, vol. 7. Ramos, M.A. et al. (eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid.
- BENNION, H., MONTEITH, D. & APPLEBY, P. 2000. Temporal and geographical variation in lake trophic status in the English Lake District: evidence from (sub) fossil diatoms and aquatic macrophytes. *Freshwater Biology* 45: 394-412.
- BRENDONCK, L. & DE MEESTER, L. 2003. Egg banks in freshwater zooplankton: evolutionary and ecological archives in the sediment. In: Recent Developments in Fundamental and Applied Plankton Research (Eds E. Van Donk, P. Spaak & M. Boersma). *Hydrobiologia* 491: 65-84.
- CÁCERES, C. E. 1998. Interspecific variation in the abundance, production, and emergence of *Daphnia* diapausing eggs. *Ecology* 79: 1699-1710.
- CARVALHO, G. R. & WOLF, H.G. 1989. Resting eggs of lake-*Daphnia*. I. Distribution, abundance and hatching of eggs collected from various depths in lake sediments. *Freshwater Biology* 22: 459-470.
- CATALÁN, J., PLA, S., RIERADEVALL, M., FELIP, M., VENTURA, M., BUCHACA, T., CAMARERO, L., BRANCELJ, A., APPLEBY, P.G., LAMI, A., GRYNES, J.A., AGUSTÍ-PANAREDA, A., THOMPSON, R. 2002. Lake Redó ecosystem response to an increasing warming in the Pyrenees during the twentieth century. *Journal of Paleolimnology* 28: 129-145.
- COUSYN, C., DE MEESTER, L., COLBOURNE, J.K., BRENDONCK, L., VERSCHUREN, D. & VOLCKAERT, F. 2001. Rapid, local adaptation of zooplankton behavior to changes in predation pressure in the absence of neutral genetic changes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98: 6256-6260.
- CHESSON, P. L. 1994. Multispecies competition in varying environments. *Theoretical Population Biology* 45: 227-276.
- DUSSART, B. 1969. *Les copépodes des eaux continentales d'Europe occidentale*. Boubée, Paris.
- EL-DAOUHY, F. & GARCÍA-TENORIO, R. 1995. Well Ge and semiplanar Ge(HP) detectors for low-level gamma-spectrometry. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research Section A* 356: 376-384.
- GIBBS, M. M. 1979. Simple method for the rapid determination of Iron in natural waters. *Water Research* 13:295-297.
- GILBERT, J. J. 1974. Dormancy in rotifers. *Transactions of the American Microscopical Society* 93: 490-512.
- GÓMEZ, A., CARVALHO, G.R. & LUNT, D.H. 2000. Phylogeography and regional endemism of a passively dispersing zooplankton: mitochondrial DNA variation in rotifer resting egg banks. *Proceedings of the Royal Society B* 267: 2189-2197.
- HAIRSTON, N.G. & DE STASIO, B.T. JR. 1988. Rate of evolution slowed by a dormant propagule pool. *Nature* 336: 239-242.
- HAIRSTON, N. G., JR., VAN BRUNT, R.A., KEARNS, C.M. & ENGSTROM, D.R. 1995. Age and survivorship of diapausing eggs in a sediment egg bank. *Ecology* 76: 1706-1711.
- HAIRSTON, N.G. JR., LAMPERT, W., CÁCERES, C.E., HOLTMEIER, C.L., WEIDER, L.J., GAEDKE, U., FISCHER, J.M., FOX, J.A., POST, D.M. 1999. Rapid evolution revealed by dormant eggs. *Nature* 401: 446.
- KALFF, J. 2002. *Limnology*. New Jersey. Prentice Hall.
- KALISZ, S. 1991. Experimental determination of seed bank age structure in the winter annual *Collinsia verna*. *Ecology* 72: 575-585.
- KERFOOT, W. C., ROBBINS, J.A. & WEIDER, L.J. 1999. A new approach to historical reconstruction: combining descriptive and experimental paleolimnology. *Limnology and Oceanography* 44: 1232-1247.
- KLEIVEN, O. T., P. LARSSON, AND A. HOBÆK. 1992. Sexual reproduction in *Daphnia magna* requires three stimuli. *Oikos* 65: 197-206.
- KOROLEFF, F. 1983. Determination of nutrients. In: Grasshoff, K. M. Ehrhardt & K. Kremling (eds.), *Methods of Seawater Analysis*. Verlag Chemie, Weinheim, Germany:125-139.

- KOSTE, W. 1978. *Rotatoria die rädertiere mitteleuropas. Monogononta*. Gebrüder Borntraeger, Berlin, Stuttgart.
- LAMONTAGNE, J. M., AND E. MCCAULEY. 2001. Maternal effects in *Daphnia*: What mothers tell their offspring and do they listen? *Ecology Letters* 4: 64-71.
- LIMBURG, P. A. & WEIDER, L.J. 2002. "Ancient" DNA in a microcrustacean resting egg bank can serve as a paleolimnological database. *Proceedings of the Royal Society B* 269: 281-287
- LOCKE, A. & SPRULES, W.G. 1994. Effects of lake acidification and recovery of stabilization of zooplankton food webs. *Ecology* 75: 498-506.
- LOTTER, A.F. 2001. The paleolimnology of Soppensee (Central Switzerland), as evidenced by diatom, pollen and fossil-pigment analyses. *Journal of Paleolimnology* 25: 65-79.
- LUQUE, J.A. & JULIÁ, R. 2002. Lake sediment response to land-use and climate change during the last 1000 years in the oligotrophic Lake Sanabria (northwest of Iberian Peninsula). *Sedimentary Geology* 148: 343-355.
- LYNCH, M. 1989. The life history consequences of resource depression in *Daphnia pulex*. *Ecology* 70: 246-256.
- MARCUS, N.H. 1990. Calanoid copepod, cladoceran, and rotifer eggs in sea bottom sediments of northern Californian coastal waters: identification, occurrence and hatching. *Marine Biology*, 105: 413-418.
- MARCUS, N.H., LUTZ, R., BURNETT, W. & CABLE, P. 1994. Age, viability, and vertical distribution of zooplankton resting eggs from an anoxic basin: Evidence of an egg bank. *Limnology and Oceanography* 39: 154-158.
- MEARNS, L.O., ROSENZWEIG C. & GOLDBERG, R. 1992. Effect of changes in interannual climate variability on CERES-wheat yields: Sensitivity and 2 x CO<sub>2</sub> general circulation model. *Agricultural and Forest Meteorology* 62: 159-189.
- MEARNS, L.O., KATZ R.W. & SCHNEIDER, S.H. 1984. Extreme high temperature events: Changes in their probabilities with changes in mean temperature. *Journal of Applied Meteorology* 23: 1601-1603.
- MOORE, M.V. & FOLT, C. 1993. Zooplankton body size and community structure: Effects of thermal and toxicant stress. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 178-183.
- ONBÉ, T. 1978. Sugar flotation method for the sorting the eggs of marine cladocerans and copepods from sea-bottom sediment. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 44: 1411.
- PALUDAN, C. & JENSEN, H.S. 1995. Sequential extraction of phosphorus in freshwater wetland and lake sediments: significance of humic acids. *Wetlands* 15 (3): 365-373.
- PETERS, R.H. 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge.
- QIU, S. & MCCOMB, A.J. 2002. Interrelations between iron extractability and phosphate sorption in reflooded air-dried sediments. *Hydrobiologia* 472: 39-44.
- SCHMIDT, R., KOINIG, K.A., THOMPSON, R. & KAMENIK, C. 2002. A multi proxy core study of the last 7000 years of climate and alpine land-use impacts on an Austrian mountain lake (Unterer Landschitzsee, Niedere Tauern). *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 187: 101-120.
- SEGERS, H. 1995. Rotifera. The Lecanidae (Monogononta). *Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World 2*, SPB Academic Publishing bv, The Hague, The Netherlands.
- ŚLUSARCZYK. 2001. Food threshold for diapause in *Daphnia* under the threat of fish predation. *Ecology* 82: 1089-1096.
- STROSS, G. 1987. Photoperiodism and phased growth in *Daphnia* populations: Coactions in perspective. *Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia* 45: 367- 388.
- TARTARI, G. & BIASCI, G. 1997. Trophic status and lake sedimentation fluxes. *Water, Air, Soil Pollution* 99: 523-531.
- TWINCH, A. J. 1987. Phosphate exchange characteristics of wet and dried sediment samples from a hypertrophic reservoir: implications for the measurements of sediment phosphorus status. *Water Research* 21: 1225-1230.

- VANDEKERKHOVE, J., DECLERCK, S., JEPPESEN, E., CONDE-PORCUNA, J. M., BRENDONCK, L. & DE MEESTER, L. 2005a. Dormant propagule banks integrate spatio-temporal heterogeneity in cladoceran communities *Oecologia* 142: 109-116
- VANDEKERKHOVE, J. DECLERCK, S. BRENDONCK, L. CONDE-PORCUNA, J.M., JEPPESEN, E. & DE MEESTER, L. 2005b. Hatching of cladoceran resting eggs: temperature and photoperiod *Freshwater Biology* 50: 96-104
- WEIDER, L. J., LAMPERT, W., WESSELS, M., COLBOURNE K. & LIMBURG, P. 1997. Long-term shifts in a micro crustacean egg bank associated with anthropogenic changes in the Lake Constance ecosystem. *Proceedings of the Royal Society B* 264: 1613–1618.
- WOLF & CARVALHO. 2006. Resting eggs of lake-Daphnia II. In situ observations on the hatching of eggs and their contribution to population and community structure. *Freshwater Biology* 22: 471-478.