

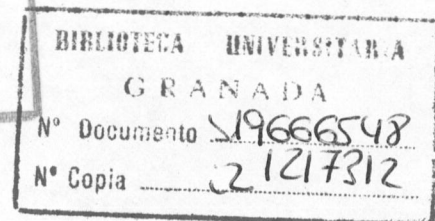
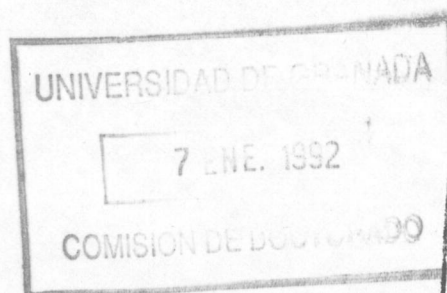
Prov. T. 14/64

Plan Guayaquil
Biología

T
15
23

DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA ANIMAL Y ECOLOGIA

RESPUESTA DEL FITOPLANCTON A LA MANIPULACION
EXPERIMENTAL CONJUNTA DE LA PRESION DE
DEPREDACION Y DE LA DISPONIBILIDAD DE
NUTRIENTES EN UN EMBALSE
DE MODERADA EUTROFIA



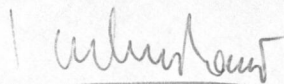
UNIVERSIDAD DE GRANADA
Facultad de Ciencias
Fecha 16 ENE 1992
ENTRADA NUM. 104

**RESPUESTA DEL FITOPLANCTON A LA MANIPULACION
EXPERIMENTAL CONJUNTA DE LA PRESION DE
DEPREDACION Y DE LA DISPONIBILIDAD DE
NUTRIENTES EN UN EMBALSE
DE MODERADA EUTROFIA**

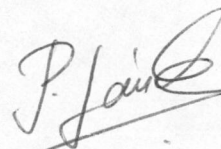
**Memoria que presenta la Licenciada Carmen Pérez Martínez
para aspirar al Grado de Doctor en Ciencias Biológicas**

Esta Tesis ha sido realizada bajo la dirección de:

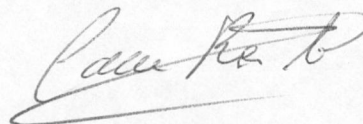
Prof. Dr D. L. Cruz Pizarro



Prof. Dr. D. P. Sánchez Castillo



**Lda. Carmen Pérez Martínez,
aspirante al Grado de Doctor.**



Granada, Enero de 1989

Durante los cuatro años de realización de esta Tesis Doctoral he disfrutado de una Beca del Plan de Formación del Personal Investigador del M.E.C.

Este trabajo ha sido subvencionado por el proyecto de la Junta de Andalucía 9/88.

A. INTRODUCCION	
A.I.	<i>Interacciones tróficas en el plancton de agua dulce</i> 9
A.I.1.	<i>Perspectiva histórica</i> 9
A.I.2.	<i>Situación actual y necesidades futuras de investigación</i> 13
A.II.	<i>Objetivos</i> 23
B. MATERIAL Y METODOS	
B.I.	<i>Ciclo anual</i> 25
B.I.1.	<i>Métodos de campo</i> 25
B.I.1.1.	<i>Muestreo</i> 25
B.I.1.2.	<i>Medidas "in situ"</i> 25
B.I.1.3.	<i>Obtención de las muestras</i> 26
B.I.2.	<i>Métodos de laboratorio</i> 27
B.I.2.1.	<i>Determinaciones fisico-químicas</i> 27
B.I.2.2.	<i>Determinaciones biológicas</i> 29
B.II.	<i>Experimentos 1989</i> 31
B.II.1.	<i>Diseño experimental</i> 31
B.II.1.1.	<i>Llenado y colocación de los limnocorrales</i> 32
B.II.1.2.	<i>Estrategia de muestreo</i> 33
B.II.2.	<i>Determinaciones químicas y biológicas</i> 34
B.II.2.1.	<i>Análisis de la concentración de la clorofila a</i> 34
B.III.	<i>Experimentos 1990</i> 36
B.III.1.	<i>Diseño experimental</i> 36
B.III.1.1.	<i>Llenado y colocación de los limnocorrales</i> 36
B.III.1.2.	<i>Estrategia de muestreo</i> 36
B.III.2.	<i>Determinaciones químicas y biológicas</i> 37
B.III.2.1.	<i>Análisis de la clorofila a en clases de tamaño</i> 37
B.III.2.2.	<i>Estima de la producción primaria por fracciones de tamaño</i> 37
C. RESULTADOS	
C.I.	<i>Ciclo anual</i> 45

C.I.1.	Factores fisico-químicos	45
C.I.1.1.	Régimen hídrico	45
C.I.1.2.	Temperatura	45
C.I.1.3.	Oxígeno	46
C.I.1.4.	Luz	46
C.I.1.5.	Mineralización	47
C.I.1.6.	Nutrientes	48
C.I.2.	Comunidad fitoplanctónica	50
C.I.2.1.	Biomasa y densidad celular	50
C.I.2.2.	Composición taxonómica	51
C.I.2.3.	Estructura de tamaños	55
C.I.2.4.	Diversidad	55
C.I.3.	Comunidad zooplanctónica	56
C.II.	Experimentos 1989	57
C.II.1.	Condiciones iniciales	57
C.II.2.	Evolución de los nutrientes	60
C.II.3.	Biomasa y estructura de la comunidad zooplanctónica	62
C.II.4.	Respuesta de la comunidad fitoplanctónica a las perturbaciones introducidas	62
C.II.4.1.	Efecto sobre la abundancia del fitoplancton	63
C.II.4.2.	Efecto sobre el cociente clorofila/biomasa y tasa de crecimiento de la comunidad	65
C.II.4.3.	Efecto sobre la estructura de la comunidad	66
C.II.4.3.1.	Composición taxonómica	66
C.II.4.3.2.	Clases de tamaño	68
C.II.4.4.	Efecto sobre las especies algales	69
C.II.4.4.1.	Evolución de la biomasa poblacional	69
C.II.4.4.2.	Cambios en el tamaño medio individual	76
C.III.	Experimentos 1990	78
C.III.1.	Condiciones iniciales	78
C.III.2.	Evolución de los nutrientes	80
C.III.3.	Desarrollo de la comunidad zooplanctónica	81

<i>C.III.4. Respuesta del fitoplancton a las perturbaciones introducidas</i>	82
<i>C.III.4.1. Efectos sobre la concentración de clorofila a</i>	82
<i>C.III.4.2. Efecto sobre la producción primaria</i>	84
<i>C.III.4.3. Evolución de las tasas de productividad y pérdidas</i>	87
<i>D. DISCUSION</i>	
<i>D.I. Análisis de la respuesta de las especies del fitoplancton</i>	90
<i>D.II. Propagación de las perturbaciones</i>	106
<i>E. CONCLUSIONES</i>	120
<i>F. BIBLIOGRAFIA</i>	123

A.I. INTERACCIONES TROFICAS EN EL PLANCTON DE AGUA DULCE

A.I.1. PERSPECTIVA HISTORICA

Durante las últimas décadas las redes tróficas pelágicas han sido objeto de intensos estudios existiendo actualmente un acuerdo creciente sobre su complejidad y singularidad en ecología acuática. La estructura biológica de los ecosistemas pelágicos de agua dulce se caracteriza por la existencia de numerosas interacciones complejas entre sus componentes reguladas a través de mecanismos bióticos y abióticos. En limnología, no obstante, el control de los ecosistemas lacustres se ha abordado desde dos aproximaciones en principio opuestas. La primera de ellas considera que la producción, biomasa y estructura de las comunidades de las redes tróficas pelágicas está controlada por las fuerzas productoras mientras que la segunda sostiene que este control se ejerce por las fuerzas consumidoras.

El modelo productor-controlador, también llamado modelo de control bottom-up ha dominado durante mucho tiempo en los estudios de limnología y se basa en el concepto de la existencia de una cadena de alimento constituida por recursos - fitoplancton - zooplancton - peces en el que la energía fluye desde los nutrientes hacia arriba. En estos estudios se ha prestado especial atención a los factores fisico-químicos y sus relaciones con los niveles tróficos más bajos, principalmente fitoplancton y zooplancton, considerando la competencia por los recursos como el mecanismo regulador fundamental de dichas relaciones. Como prototipo y análisis máximo de estos estudios podemos citar la *Teoría de la competencia por los recursos* (Tilman, 1977).

El punto de vista del control bottom-up se apoya en numerosas evidencias empíricas derivadas de relaciones en forma de regresiones

directas entre los consumidores como variable dependiente y productores como independiente (ver McQueen et al., 1986; ver Mills & Forney, 1988). En conjunto, estas relaciones sugieren que la biomasa de un nivel trófico particular está limitada por la disponibilidad de recursos, es decir, por el nivel productor inmediatamente inferior.

La segunda propuesta, el modelo consumidor-controlador o modelo top-down, supone que la biomasa y estructura de cada nivel trófico puede ser controlada desde arriba por los consumidores, estimando que la depredación es el mecanismo fundamental de este control. Este modelo se apoya igualmente en las relaciones inversas halladas entre consumidores y productores de niveles tróficos adyacentes, actuando en este caso el productor como variable dependiente. El modelo top-down ha generado varias hipótesis y teorías en las últimas décadas. Los primeros estudios sobre regulación top-down en la literatura limnológica datan de principios de los sesenta con los trabajos pioneros de Hrbáček et al. (1961) y Brooks y Dodson (1965) en los que se enfatiza el efecto de la depredación de los peces planctívoros sobre la estructura de la comunidad zooplanctónica y a su vez, de ésta sobre la biomasa del fitoplancton. Brooks y Dodson (1965) formularon la *Hipótesis de eficiencia de tamaño* según la cual la actividad depredadora de los peces planctívoros selecciona el zooplancton por su tamaño y desplaza la comunidad hacia la dominancia de especies más pequeñas, destacando así los efectos poderosos de los depredadores sobre la estructura de la comunidad de las presas.

Unos años más tarde se emitieron las teorías de *Bio-manipulación* (Shapiro et al., 1975) y de *Interacción en cascada trófica* (Carpenter et al., 1985). Ambas proponen que los cambios en la abundancia en un nivel trófico superior se transmiten en cascada hacia abajo en la cadena trófica de forma que pueden causar la desviación de la clorofila y producción primaria de los valores esperados según la concentración de nutrientes. Entre las dos teorías, sin embargo, existen algunas diferencias sustanciales. La teoría de la bio-manipulación enfatiza la manipulación biótica de los sistemas lacustres como un medio para

mejorar la calidad del agua. La teoría de la interacción en cascada trófica se enfoca hacia la determinación del papel de las interacciones entre los componentes de la red trófica en la variabilidad observada en los ecosistemas y apoya una regulación jerárquica de la productividad del ecosistema del lago de tal modo que los factores abióticos establecen la productividad potencial mientras que la productividad real está determinada por la estructura de la red trófica. Propone que mucha de la varianza observada en la productividad de los lagos no explicada por la concentración de nutrientes se debe a los efectos de los consumidores.

Finalmente McQueen et al. (1986) reavivaron el debate sobre el control de los ecosistemas lacustres con la publicación de su controvertido y discutido trabajo. Estos autores, basándose en resultados obtenidos de análisis de regresión entre consumidores y productores de niveles tróficos adyacentes y atendiendo a las predicciones derivadas de modelos teóricos, proponen el *Modelo bottom-up:top-down*, que combina explícitamente las influencias predichas de los depredadores y de la disponibilidad de recursos. En resumen, este modelo realiza las siguientes predicciones:

* La biomasa máxima alcanzable de cada nivel trófico está determinada por la disponibilidad de nutrientes pero la biomasa real se establece por los efectos combinados de las fuerzas bottom-up y top-down.

* Las fuerzas consumidoras, mediadas por la depredación, son más patentes en los niveles tróficos superiores y se debilitan conforme descendemos en la cadena trófica; las fuerzas productoras por el contrario son más débiles en la zona superior de la cadena trófica y más fuertes en los niveles inferiores.

Estas predicciones, a su vez, conducen a suponer que la regulación top-down predomina en lagos oligotróficos mientras que en eutróficos el impacto de los cambios en la biomasa de peces se amortigua a medida que descendemos, de forma que puede llegar a tener

muy poca o ninguna influencia sobre la clorofila.

La teoría de la interacción en cascada trófica y el modelo bottom-up:top-down se basan principalmente en los modelos teóricos generales de Fretwell (1977) y Oksanen et al. (1981). Estos autores describen la *Teoría dinámica de la cadena trófica* que sugiere que la productividad del sistema establece el número de niveles tróficos y que la biomasa y producción de un nivel trófico particular está determinada por los superiores de forma que existe una alternancia en la regulación de los niveles tróficos por competencia y depredación según su posición en la cadena de alimento. Persson et al. (1988) usaron este modelo para integrar los efectos top-down y bottom-up en ecosistemas acuáticos.

Todas estas teorías y modelos han sido objeto de numerosas críticas y relecturas que han conducido a un aumento general del interés por el conocimiento de la regulación y complejidad de los ecosistemas pelágicos, como se refleja en la amplia bibliografía publicada en los últimos años sobre esta materia.

La principal objeción realizada a estas teorías es que sólo examinan las consecuencias directas (efectos de los predadores) o indirectas (efectos de la competencia) de las interacciones depredador-presa (sensu Tilman, 1986) y no consideran la importancia de los efectos indirectos, compensatorios (Vadas, 1989). En este sentido Kerfoot y DeAngelis (1989) sostienen que todos estos modelos están limitados en su aplicación por dos causas principales: en primer lugar porque son modelos de cadena más que de red trófica y no consideran suficientemente la importancia de los efectos indirectos (mecanismos feed-back, reciclado de nutrientes, crecimiento compensatorio...) y en segundo lugar porque no incorporan las respuestas de los consumidores a la calidad de los recursos (p. ej. comestibilidad del fitoplancton).

Un segundo conjunto de críticas se refieren a la significación de las relaciones inversas entre niveles tróficos adyacentes como base de estos modelos. Threlkeld (1987) argumenta que la existencia de tales

relaciones no lleva a suponer necesariamente la hipótesis de una cascada trófica; asimismo Vadas (1989) considera que estas correlaciones negativas no implican exclusivamente una dinámica predador-presa sino que factores abióticos pueden crear a veces estos patrones. El uso de regresiones simples entre biomazas de distintos niveles tróficos en el modelo de McQueen et al. (1986) se ha cuestionado en varias ocasiones. Dorazio et al. (1987) critican que estos autores solo trabajan con la biomasa y no incluyen los efectos de la composición de especies, del comportamiento de éstas así como la diferencia en el tiempo de generación de organismos de niveles tróficos adyacentes. Por otro lado, Carpenter y Kitchell (1988) realizan una crítica al uso de regresiones simples en relación con problemas de escalas temporales. Puesto que las oscilaciones dinámicas en la red trófica y las interacciones cíclicas entre predador-presa son muy comunes, los análisis de regresión simple pueden ser de dudoso valor. Estos autores proponen, en suma, que una interacción predador-presa puede producir correlaciones positivas, negativas o una ausencia de correlación dependiendo de la frecuencia y duración del muestreo. Una crítica con argumentos similares a esta última es señalada por Pepin. Persson et al. (1988), en el marco de las teorías de Oksanen et al. (1981), estima que las interacciones tróficas no pueden ser reveladas por simples regresiones puesto que para entender la dinámica de un cierto nivel debe considerarse el número de niveles tróficos del sistema y la posición de éste en relación al superior.

Este conjunto de críticas reflejan los problemas e interrogantes planteados actualmente en el estudio de las interacciones complejas en ecosistemas acuáticos.

A.I.2. SITUACION ACTUAL Y NECESIDADES FUTURAS DE INVESTIGACION

Con los primeros estudios explícitos sobre biomanipulación (Shapiro et al., 1975) se desencadenó un intenso debate, llamado

Con los primeros estudios explícitos sobre biomanipulación (Shapiro et al., 1975) se desencadenó un intenso debate, llamado bottom-up vs top-down, sobre si el control de los ecosistemas lacustres se realizaba desde abajo por los productores o desde arriba por los consumidores. Actualmente parece que se ha aceptado de forma general que ambos mecanismos no son mutuamente excluyentes y que pueden ocurrir simultáneamente en la mayoría de los ecosistemas. Plantear esta discusión como una dicotomía puede no ser fructífero (O'Neill et al., 1986) y el debate puede disolverse viendo ambos factores como parte de un proceso integrado (Persson et al., 1988). Se han publicado muchos ejemplos ilustrativos de ambos tipos de control y la mayoría de los investigadores aceptan ahora que la pregunta que hay que resolver no es cual es más importante sino cómo, cuánto y cuándo actúa cada uno de estos mecanismos (Carpenter y Kitchell, 1988). El debate se encuentra ahora centrado sobre las condiciones y escalas temporales en las que procesos particulares tienen mayores efectos.

Escalas en el diseño experimental

Si la relativa importancia del control bottom-up y top-down es dependiente de la escala (Bartell et al., 1988) la elección de ésta en nuestras investigaciones puede influir poderosamente en la interpretación de los resultados. La consideración de la escala es uno de los aspectos más problemáticos en el análisis de las interacciones tróficas pelágicas, sobre todo en los estudios experimentales.

Frost et al. (1988) realiza un interesante análisis sobre este aspecto y considera que deben ser determinadas cuatro escalas en el diseño de un estudio: las escalas espacial y temporal, que son físicas, y una tercera conceptualmente diferente y que se refiere al grado de resolución de los componentes del sistema o comunidad que pretende estudiarse. El cuarto eje de las escalas se relaciona con la aproximación elegida para la investigación, si la observación natural o la experimentación.

Aunque en esta última escala las dos opciones presentan ventajas e inconvenientes, en el estudio de las interacciones tróficas pelágicas está muy extendido el uso de manipulaciones experimentales "in situ". Estas aproximaciones experimentales son necesarias para testar hipótesis y elucidar posibles mecanismos controladores; en ellas la magnitud de la manipulación debe ser cuidadosamente elegida asegurándonos que sus resultados tengan un significado ecológico realista (Crowder et al., 1988).

Los estudios experimentales "in situ" pueden efectuarse mediante la manipulación de la red trófica en todo el sistema o de solo una pequeña parte del mismo encerrada en los llamados mesocosmos o limnocorrales (de forma y tamaño muy variable). La elección de la escala espacial lleva implícita un rango determinado en la escala temporal de forma que los experimentos en limnocorrales estarán mucho más limitados en el tiempo que los estudios en todo el lago. Por otro lado, tanto la escala espacial como la temporal dependen del mecanismo o proceso que queramos estudiar y del tamaño, comportamiento y tiempo de generación de los organismos implicados.

La manipulación de todo el lago presenta grandes ventajas frente a los encerramientos puesto que simulan condiciones naturales y evitan los efectos negativos del uso de escalas de tiempo y espacio reducidas. Sin embargo, no siempre es factible y entonces la experimentación a escalas más pequeñas se hace necesaria. Los experimentos en limnocorrales pueden ser, a su vez, el único camino para determinar la actuación de ciertos mecanismos, revelando información crucial sobre procesos reguladores y mecanismos críticos que estructuran las comunidades y que no pueden advertirse en un estudio general (Kerfoot et Sih, 1987). Aunque los experimentos en mesocosmos, frente a los de todo el lago, permiten un número de réplicas adecuado y el uso de aproximaciones estadísticas, es imposible inferir un comportamiento amplio de la comunidad o del sistema únicamente desde estudios a pequeña escala y la extrapolación de éstos a la dinámica del lago puede conducirnos a error. Actualmente uno de

los mayores retos de la ecología consiste en trasladar la información de modelos y experimentos a inferencias y predicciones sobre la dinámica del lago (Kitchell et al., 1988).

El grado de agregación apropiado en una investigación depende, igualmente, del proceso que quiere estudiarse. El error puede radicar tanto en una agregación excesiva para estudiar interacciones muy concretas como en una resolución muy fina cuando se trata de examinar procesos de variación anual o estocástica. Por supuesto esta tercera escala también está en función de la espacial y temporal del experimento.

Interacción fitoplancton-zooplancton

Los experimentos de Shapiro y colaboradores abrieron una edad de oro de la biomanipulación como posible control top-down de la calidad del agua y alternativa al control de los nutrientes. Experimentos posteriores han mostrado (ver McQueen et al., 1989), sin embargo, que aunque los predadores vertebrados reducen la biomasa del zooplancton retirando las especies e individuos de mayor tamaño, el impacto del zooplancton sobre el fitoplancton no es tan claro y la relación entre estos dos niveles tróficos se revela mucho más compleja de lo que la hipótesis de eficiencia de tamaño postulaba en un principio.

El eslabón fito-zooplancton en los ecosistemas pelágicos es el punto crucial donde los cambios en los niveles tróficos superiores se trasladan a cambios en la biomasa de los productores primarios, productividad y reciclado de nutrientes. Es uno de los aspectos más importantes en la biomanipulación, no en vano el fin último de la aplicación de las teorías sobre interacciones tróficas es la mejora de la calidad del agua, conseguida por el control de la biomasa y composición del fitoplancton.

Las complejas relaciones entre las algas y el zooplancton

herbívoro están determinadas por una serie de factores:

- * Biomasa y estructura de tamaños de la comunidad del zooplancton.
- * Composición taxonómica y características de las especies de fitoplancton sometidas a depredación.
- * Estado trófico del sistema.

Entre los limnólogos, en los últimos años, existe un acuerdo general sobre que la respuesta de las algas al zooplancton herbívoro es el resultado de los dos efectos contrapuestos que éste ejerce: la depredación, que reduce la abundancia del fitoplancton y la regeneración de nutrientes que puede estimular su crecimiento (Lehman y Sandgren, 1985; Bergquist y Carpenter, 1986; Sterner, 1986). Estos nutrientes se excretan en forma directamente asimilable por las algas (Rigler, 1961; Gardner y Scavia, 1981) y pueden satisfacer una gran proporción de los requerimientos nutritivos de las mismas (Axler et al., 1981).

Dado que las especies zooplanctónicas de mayor tamaño pueden consumir un rango mucho más amplio de células algales (Burns, 1968), que los modos de consumo varían entre los diferentes táxones (Sterner, 1989) y que tanto las tasas de filtración como las de excreción se modifican considerablemente con las especies y el tamaño del animal (Peters, 1975), la composición y estructura de tamaño de la comunidad de zooplancton es un factor primordial en la determinación de la respuesta del fitoplancton a los herbívoros.

Por otro lado el fitoplancton responde de forma diferente según su vulnerabilidad a la depredación. Aunque se acepta en general que las algas menores de 30-45 μm son comestibles (Kerfoot et al., 1988), existen otros aspectos como palatabilidad, presencia de cubiertas resistentes, espinas etc.. que pueden influir enormemente en su susceptibilidad. Además, las especies algales no siempre responden en el mismo sentido al incremento de depredación; puesto que el zooplancton puede alterar el reciclado de nutrientes y las relaciones

entre éstos del sistema (Elser et al., 1988), los efectos de este proceso sobre las algas dependerán de los requerimientos nutritivos de las mismas en cada momento así como de su capacidad para beneficiarse de estos nutrientes excretados.

Consecuentemente, la naturaleza de la interacción fito-zooplancton depende de la composición de la comunidad algal tanto como de la disponibilidad de nutrientes y de la biomasa y composición del zooplancton; del delicado equilibrio entre el crecimiento generado por la excreción y las pérdidas por grazing surge la respuesta individual de las especies del fitoplancton.

McQueen et al. (1989) consideran que quizás la influencia de los predadores y de la disponibilidad de nutrientes son igualmente potentes a nivel de fitoplancton-zooplancton y dan lugar a interacciones difíciles de predecir. Según estos autores es posible que el estado trófico del sistema pueda modificar el punto de inflexión entre el control de ambas fuerzas. De este modo, el modelo bottom-up:top-down predice que en sistemas oligotróficos los efectos top-down se transmiten hacia abajo de forma que el zooplancton puede controlar con mayor efectividad el fitoplancton mientras que en eutróficos, donde el amortiguamiento de los efectos en cascada es mayor, tan solo los grandes cladóceros tienen capacidad para controlar la biomasa algal.

Posteriormente se han expuesto otras hipótesis respecto al acoplamiento fito-zooplancton en relación al estado trófico del sistema. Carney y Elser (1990), basándose en estudios experimentales y en la recopilación de datos de la bibliografía, sugieren que la relativa importancia del macrozooplancton sobre el fitoplancton y la dinámica de nutrientes podría ser mayor en sistemas de estado trófico intermedio, principalmente como resultado de la limitación de alimento que afecta a los herbívoros en sistemas oligotróficos y por la proliferación de algas incomedibles en eutróficos. Otros autores, sin embargo (ver Henrikson et al., 1980; ver Crowder et al., 1988) consideran que los efectos top-down se hallan más reforzados en lagos

En resumen, la índole de esta relación permanece aún sin resolver y son claramente necesarios más estudios sobre el acoplamiento fito-zooplancton a lo largo de un gradiente trófico.

Efectos indirectos

Uno de los efectos indirectos más comunes en la relación fito-zooplancton es la proliferación de algas incomedibles como consecuencia del incremento de la presión de depredación. Aunque existe un consenso generalizado sobre la afirmación de que sólo los grandes cladóceros, concretamente *Daphnias*, son capaces de controlar efectivamente la biomasa algal, son numerosos los experimentos en los que al incremento de biomasa de *Daphnias* sigue un aumento de la abundancia de algas incomedibles y/o resistentes al "grazing" que hacen inefectivos los resultados de la biomanipulación. En muchas ocasiones estas algas son cianofíceas filamentosas que incluso pueden ser tóxicas o interferir en el proceso de filtración de *Daphnia*. (Gliwicz, 1990). El incremento de algas incomedibles tiene lugar por una realocación de los nutrientes excretados por el zooplancton entre grupos algales con diferente comportamiento. Las algas incomedibles, pueden beneficiarse de los nutrientes excretados de forma más eficaz que las comestibles puesto que no sufren pérdidas por depredación.

Benndorf et al. (1988) señalan este proceso como uno de los efectos indirectos más incontrolados en la aplicación de la biomanipulación. Los resultados de los experimentos de varios años de este autor con el fin de mejorar la calidad del agua de un embalse hipertrófico revelan que el control de los mecanismos indirectos domina finalmente sobre los directos. Este autor considera que es imposible lograr una estabilidad del ecosistema por biomanipulación si no se tienen en cuenta los numerosos mecanismos feed-backs positivos y negativos, pero al nivel actual de nuestros conocimientos sobre estos efectos indirectos es imposible conducir todos estos procesos en el camino deseado. En este sentido los resultados de la 1ª Conferencia sobre Biomanipulación (Lammens et al., 1990) están de acuerdo en que

la comestibilidad del fitoplancton, los efectos indirectos y la estabilidad del ecosistema después de la aplicación de las medidas de biomanipulación son los puntos principales menos resueltos actualmente y que merecen más atención. Se enfatiza igualmente en este resumen las diferencias existentes entre lagos profundos y someros, principalmente por la posibilidad de crecimiento de macrófitos en estos últimos y la consiguiente alteración de la red trófica.

En otro de los documentos que recoge el presente y futuro de la investigación en redes tróficas (Carpenter, 1988), se llama la atención sobre algunos aspectos importantes, además de los ya comentados de la escala en el diseño e interpretación de los experimentos y los efectos indirectos. Se advierte sobre la relevancia de la red trófica microbiana y sus numerosos nexos de unión con la llamada red trófica clásica, así como de la importancia de las interacciones de hábitats (bentos- plancton-litoral). Pero en este análisis se enfatiza sobre todo la necesidad de una aproximación multidisciplinaria, más amplia e imaginativa al estudio de las relaciones complejas en las comunidades lacustres.

Justificación del presente estudio

Los resultados que presentamos en esta memoria se enmarcan en una línea de investigación sobre interacciones tróficas pelágicas iniciada por la unidad de Ecología en 1987 en la laguna oligotrófica de La Caldera, teniendo como objetivo las relaciones fito-zooplancton (Carrillo, 1989). El presente trabajo, realizado en el embalse mesotrófico de Los Bermejales, nos brinda la oportunidad de contrastar importantes procesos en dos sistemas de características tróficas muy diferentes.

Dado el interés, ya comentado, del eslabón fito-zooplancton en el análisis de las interacciones tróficas, nuestro objetivo se ha centrado en examinar los procesos que determinan esta compleja relación mediante la alteración experimental de la red trófica natural en

limnocorrales de 1 m³ de capacidad (ver Fig. 1 y Material y Métodos). El uso de mesocosmos presenta algunas desventajas, además de la intrínseca de limitación de la escala espacio-temporal, como son la alteración del ambiente de luz, de la turbulencia o la colonización de las paredes por algas (ver Carrillo, 1989), pero su utilidad como experimentación en condiciones lo más similares posibles a la naturales es innegable.

El tamaño de los mesocosmos (1070 l) y el tiempo de duración de los experimentos (15-17 días) se escogió de acuerdo con las recomendaciones de Parsons (1982) según el tiempo de generación de los organismos encerrados (fitoplancton y zooplancton) y el tipo de experimento realizado. Los experimentos consistieron en la introducción de cambios al inicio de los mismos en la disponibilidad de nutrientes y en la biomasa y estructura de la comunidad de zooplancton para analizar sus efectos sobre el fitoplancton. Estos experimentos de tipo *Pulse* (Frost et al., 1988) en los que se aplica una corta perturbación, implican generalmente un tiempo y espacio más reducido que los de tipo *Press*, en los que una fuerza exógena se aplica durante mucho tiempo al sistema. Además de la duración del experimento hemos tenido muy en cuenta la frecuencia del muestreo pues su importancia en la interpretación de los resultados se ha demostrado sobradamente (Carpenter y Kitchell, 1987) y porque nuestro interés es conocer en detalle los procesos ocurridos en el fitoplancton desde la introducción de estos cambios. Por ello elegimos una resolución temporal fina (generalmente 2 ó 3 días), adecuada a la capacidad temporal de reacción de las especies algales.

Asimismo uno de los aspectos en los que hemos puesto más énfasis es el grado de resolución de análisis de los componentes de la comunidad de fitoplancton. Pocos estudios han examinado a la vez el comportamiento de las especies individuales y las características generales de la comunidad (Bergquist y Carpenter, 1986). Consideramos que en este tipo de experimentos, de espacio y tiempo reducidos, es necesario el uso de un grado de resolución fino para comprender el modo

de difusión de estos cambios a través de la comunidad; por ello examinamos los efectos de las perturbaciones en grados de resolución crecientes, desde la biomasa y productividad de la comunidad algal hasta las especies individuales.

La manipulación del zooplancton se realizó únicamente con *Daphnia*, pues está comprobado que es la especie con mayor capacidad para provocar fuertes cambios en el fitoplancton. La alteración realizada es de tipo cualitativo más que cuantitativo, es decir, elevada biomasa de *Daphnia* o retirada de esta especie (Fig. 1). Este tipo de experimentos, *Big perturbation* (Kitchell et al., 1988), nos muestra la dimensión de la respuesta potencial de la comunidad y de la capacidad compensatoria del sistema, sin embargo limita nuestro conocimiento sobre el comportamiento de algunas interacciones complejas y sobre la potencia de predicción. Estos autores aconsejan, por otro lado, que un tratamiento intenso de este tipo puede ser un primer paso apropiado al que deben seguirle tratamientos en gradiente dentro del rango de variación exhibido en las primeras perturbaciones. De este modo, de los resultados de la presente investigación pueden obtenerse conclusiones importantes y relaciones interesantes susceptibles de analizarse de forma más gradual posteriormente.

Puesto que la información sobre la estructura y funcionamiento del plancton del embalse de Los Bermejales era puntual y muy escasa, nos propusimos en primer lugar realizar un estudio general del mismo mediante un ciclo anual que nos permitiera obtener un conocimiento básico del sistema sobre el que programar futuros experimentos.

DISEÑO EXPERIMENTAL

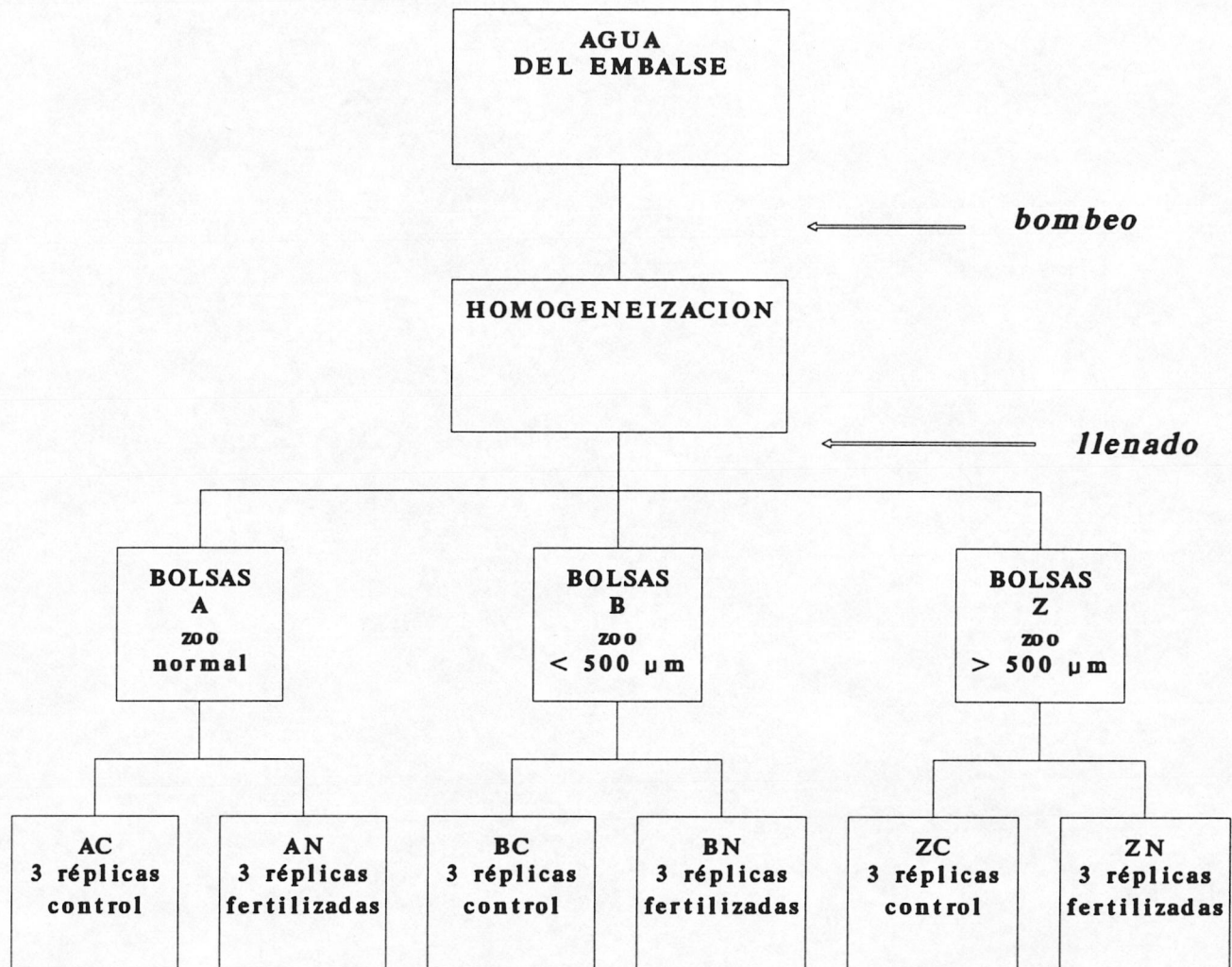


Fig. 1. Esquema resumido del diseño experimental realizado en los años 1989 y 1990.

A. II. OBJETIVOS

1. Caracterización de la comunidad planctónica del embalse de Los Bermejales a lo largo de un ciclo anual.
2. Verificar la hipótesis de la actuación de ambas fuerzas productoras y consumidoras, sobre la estructura y función del fitoplancton.
3. Analizar el modo de actuación de los mecanismos top-down y bottom-up en grados de resolución crecientes de los componentes de la comunidad.
4. Identificar los posibles efectos indirectos producidos por la introducción de las perturbaciones.

B. MATERIAL Y METODOS

B.I. CICLO ANUAL

B.I.1. METODOS DE CAMPO

B.I.1.1. MUESTREO

La toma de muestras se realizó con periodicidad mensual desde Abril de 1988 hasta Abril de 1989, situándose el punto de muestreo en la zona de máxima profundidad del embalse, en un ambiente de características esencialmente limnéticas. Las muestras se obtuvieron de perfiles verticales realizados a las profundidades de 0,2,5,15 metros y profundidad de fondo, la cual varió considerablemente durante el año de estudio. El muestreo se efectuó siempre entre las 12 y 14 horas.

B.I.1.2. MEDIDAS "IN SITU"

Cada día de muestreo se midieron los siguientes parámetros:

Transparencia - Estimada mediante la visión del disco de Secchi. Este disco, de 20 cm. de diámetro y color blanco, se sumergía horizontalmente, suspendido de un cable graduado cada 10 cm. El valor medio entre la profundidad a la cual dejaba de verse el disco al descenderlo suavemente y a la que reaparecía durante el ascenso después de bajarlo un poco más, se consideró como medida de visibilidad, expresada en metros.

Luz - La penetración de la luz se midió a intervalos de 1 metro desde la superficie hasta los 10 metros de profundidad, utilizando un luxómetro *Phywe* mod. 07024. El rango de respuesta del sensor estuvo comprendido entre 400 -700 nm., por lo que gran parte de la luz registrada correspondió a la radiación fotosintéticamente activa (PhAR).

Temperatura, pH y conductividad - Las medidas de estos parámetros

se obtuvieron con un autoanalizador ambiental *Hidrolab* mod. 4041 en cada una de las profundidades muestreadas.

Profundidad máxima - Se midió en cada fecha de muestreo usando para ello una sonda lastrada suspendida por una cuerda graduada a intervalos de 50 cm.

B.I.1.3. OBTENCION DE LAS MUESTRAS

Para la toma de muestras usamos un muestreador de tipo *Van Dorn* de 8 litros de capacidad, sujeto a un cable graduado a intervalos de 1 metro. Del volumen de agua recogido se separaban diferentes submuestras para la posterior determinación de las siguientes variables fisico-químicas y biológicas:

Oxígeno disuelto - Se tomaron con la mayor precaución 300 ml. de agua en botellas opacas de vidrio tipo B.O.D. Las muestras se fijaban inmediatamente añadiendo 1 ml. de $(\text{SO}_4)_2 \text{Mn}$ y , después de agitarlas ligeramente, 1 ml. de IK-KOH por botella.

Fósforo - Se realizó el análisis de fósforo reactivo soluble (SRP) y fósforo total. Para la obtención de estas muestras se utilizaron botellas de 100 ml. y de cristal, evitando así la adherencia de este elemento a las paredes de plástico. La muestra para SRP se fijaba con Cl_2Hg al 4%. Ambas se preservaban a baja temperatura y fuera de la luz.

Amonio - Las muestras se tomaron en botellas de cristal de 100 ml. de capacidad, almacenándolas en frío y oscuridad.

Otros iones - Se utilizaron botellas de plástico de 1 litro de capacidad que se reservaban en frío y oscuridad hasta el posterior análisis en el laboratorio.

Fitoplancton - Estas muestras se tomaron directamente en botellas de cristal color ámbar de 125 ml. de capacidad. Inmediatamente se fijaron

con una solución de lugol acético, vertiendo aproximadamente 3 ml por botella.

Zooplancton - Para recoger las muestras de zooplancton se pasaba un volumen de 8 litros de agua a través de un filtro de 45 μm de diámetro de poro. El filtro, con los organismos del zooplancton, se fijaba con formol al 4%. Posteriormente, en el laboratorio, se procedía a un cuidadoso lavado de los filtros recogiendo el material adherido.

B.I.2. METODOS DE LABORATORIO

B.I.2.1. DETERMINACIONES FISICO-QUIMICAS

Oxígeno disuelto

El método analítico utilizado fue el propuesto por Winkler en 1988. Consiste en la adición a la muestra de agua de una sal manganosa y a continuación una solución salina, formándose un precipitado de hidróxido manganoso con el que reacciona el oxígeno de la muestra, originando un compuesto tetravalente de manganeso. Posteriormente se acidifica en presencia de yoduro y se libera el yodo (I_2) en cantidad equivalente al contenido original del oxígeno disuelto en la muestra. Este yodo libre se titula con una solución de tiosulfato sódico.

Alcalinidad

La alcalinidad total, que valora el exceso de cationes de base fuerte sobre el de aniones de ácido fuerte, se midió según el método propuesto por Golterman y Clymo (1969). Este método consiste en la acidificación de la muestra (100 ml) hasta valores de pH en los que el carbono se encuentra en forma de CO_2 total ($\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{CO}$). En la titulación se usa como indicador una mezcla de rojo de metilo y verde de bromocresol (1:5) que vira aproximadamente a $\text{pH} = 4.5$.

Nitritos y Nitratos

Para su determinación se siguió el método de Shinn (1941). Los iones nitritos reaccionan con sulfanilamida formando un compuesto diazo

que se acola con N-1-naftiletildiamida dihidrocloruro, originando un compuesto coloreado cuya intensidad se mide espectrofotométricamente a 543 nm. La determinación de los iones nitratos se realizó mediante la reducción de éstos a iones nitritos al pasarlos por una columna reductora de cadmio-cobre; luego se medían por el método señalado arriba y los iones nitratos se obtenían por diferencia entre ambos.

Amonio

El método utilizado fue el de azul de indofenol (Rodier, 1981). En medio alcalino y en presencia de nitroprusiato, que actúa como catalizador, los iones amonio tratados con hipoclorito sódico y fenol producen el azul de indofenol, compuesto coloreado que se mide en el espectrofotómetro a 640 nm. El método es válido para concentraciones comprendidas entre 0 y 20 $\mu\text{M}/\text{l}$.

Fósforo reactivo soluble

Este compuesto se determinó en forma mineral como ortofosfato. El método empleado (Murphy y Riley, 1962) consiste en añadir a la muestra molibdato amónico en un medio ácido. Se origina así un complejo ácido que en presencia de un reductor (ácido ascórbico) da coloración azul, que queda fijada con tartrato de antimonio y potasio. El color se mide en espectrofotómetro a 845 nm. El límite de capacidad del método comprende entre 0.03 y 5 $\mu\text{g-at}/\text{l}$.

Fósforo total

La determinación se realizó por el método del ácido ascórbico (espectrofotométrico) después de la digestión en autoclave con persulfato potásico. Es un método adaptado de Eisenreich et al. (1975).

Silicatos

Se utilizó el método propuesto por Mullin y Riley (1955). Los silicatos, al igual que los ortofosfatos reaccionan con molibdato amónico en medio ácido dando lugar a un silicomolibdato que en presencia de un agente reductor produce una coloración azul, cuya intensidad se mide en espectrofotómetro a una longitud de onda de 810 nm. Las posibles

interferencias debidas a la presencia de ortofosfatos se eliminan mediante la adición de ácido oxálico que destruye el ácido fosfomolibdico.

Cationes principales

Los cationes medidos fueron Calcio, Magnesio, Sodio y Potasio. La determinación de los cationes monovalentes se realizó mediante espectrofotometría de llama, adaptando los fototubos sensibles adecuados a las radiaciones emitidas (Rodier, 1981). Las concentraciones iónicas se dedujeron de las distintas curvas de calibración. El análisis de los cationes divalentes se efectuó por valoración volumétrica con EDTA (Rodier, 1981). Los indicadores usados fueron murexida en el caso del Calcio y negro de eriocromo para el Magnesio.

B.I.2.2. DETERMINACIONES BIOLÓGICAS

Identificación y recuento de las especies del fitoplancton

La identificación de las especies algales se realizó al microscopio óptico usando una amplia y especializada bibliografía.

La técnica seguida para el recuento del fitoplancton fue la propuesta por Utermöhl (1958). Las muestras de fitoplancton, ya fijadas, se sedimentaron en cámaras tipo Utermöhl de 25 mm de diámetro y de capacidad variable (50, 25 y 10 ml), según la composición y abundancia del fitoplancton en cada momento. El tiempo de sedimentación empleado estaba en relación al volumen sedimentado, siendo de 48, 24 y 10 horas respectivamente, suficiente para asegurar la sedimentación de las células más pequeñas (Margalef, 1969). Transcurrido este tiempo se recogían las placas con las células sedimentadas y se procedía al recuento en un microscopio invertido "Leitz Labovert".

Durante el período del ciclo anual dominado por especies nanoplanctónicas el volumen sedimentado fue de 50 ó 25 ml según la abundancia de fitoplancton. De cada placa se efectuó el recuento de 100

campos elegidos al azar por toda la superficie y evitando los bordes de la cámara. El conteo se realizó en dos etapas, la primera a 320 aumentos para las células grandes y la segunda a 1000 aumentos (inmersión) para las células más pequeñas (< 5 μm), difícilmente visibles e identificables a menos aumentos. En todos los casos el recuento de 100 campos fue suficiente para la enumeración de al menos 100 individuos de las especies más abundantes y la representatividad de las especies menos frecuentes (Margalef, 1969).

En el período de fuerte presencia de especies microplanctónicas (*Ceratium hirundinella*, *Peridinium sp.*) se sedimentaron 10 ml de muestra realizando el conteo de estas especies a 100 aumentos y en la totalidad de la superficie de la placa. Para el resto de las especies se procedió del modo indicado anteriormente.

El cálculo del número de células de cada especie por unidad de volumen se halló con la siguiente ecuación:

$$\text{Cel/ml} = \frac{\text{N}^\circ \text{ cel contadas}}{\text{N}^\circ \text{ campos contados}} \times \frac{\text{Superficie cámara}}{\text{Superficie campo}} \times \frac{1}{\text{Volumen muestra}}$$

Estima de la biomasa de las células fitoplanctónicas

En cada muestra se midieron al menos 30 células de las especies más abundantes usando un micrómetro ocular de 100 aumentos. Para el resto de las especies se realizaron un número de medidas adecuado a su representación y variabilidad de tamaño mostrada. El biovolumen de cada taxon se determinó por aproximación a formas geométricas conocidas (Willen, 1976; Rott, 1981; Butterwick et al., 1982). En la tabla ? del apéndice se muestra el catálogo de especies clasificadas en este sistema así como la figura geométrica usada para el cálculo de su biomasa.

El biovolumen individual de cada especie en cada muestreo se determinó realizando la media aritmética de los volúmenes de los individuos de dicha especie expresados en μm^3 . La biomasa de cada especie se calculó asumiendo que la gravedad específica (densidad) de las células

algales es igual a 1, por lo que entonces $1 \mu\text{m}^3 = 1 \mu\text{g}$ Peso Fresco. La biomasa algal se expresa en este estudio en μg Peso Fresco por litro, resultado de multiplicar la biomasa de la especie por el número de células por litro. La suma de la biomasa de todas las especies constituye la biomasa de la comunidad de fitoplancton.

Recuento de los organismos del zooplancton

Se realizó, igual que para el fitoplancton, siguiendo el método de Utermöhl (1958). Tras la sedimentación de las muestras, durante un periodo no inferior a 24 horas, se procedía a su recuento utilizando un microscopio invertido a 100 aumentos.

Cálculo de la biomasa del zooplancton

Paralelamente al recuento de los organismos se midieron al menos 20 individuos (cuando la abundancia lo permitía) de cada una de las especies y estadios de desarrollo presentes en cada muestra. La longitud de los calanoides se consideró como la distancia entre el margen anterior del metesoma y la base de la rama caudal. Para medir los cladóceros seguimos las indicaciones de Culver et al. (1985). En el caso de los rotíferos se siguió básicamente las indicaciones de Ruttner-Kolisko (1977) en cuanto a medidas de longitud y peso.

La biomasa de cada especie de zooplancton se estimó a partir de las regresiones longitud-peso específicas de cada taxon recogidas en la bibliografía.

B.II. EXPERIMENTOS 1989

B.II.1. DISEÑO EXPERIMENTAL

Con el fin de examinar los efectos de la adición de Nitrógeno y Fósforo y de la modificación experimental de la comunidad zooplanctónica

sobre el fitoplancton realizamos estos experimentos en el embalse de Los Bermejales del 10 al 24 de Abril de 1989. Se efectuó con este fin un diseño experimental 3 x 2 factorial con seis tipos de tratamientos diferentes:

- AC = Comunidad de zooplancton no modificada
- AN = Igual a AC más fertilización con N y P
- BC = Zooplancton mayor de 500 μm retirado
- BN = Las mismas condiciones que BC más N y P
- ZC = Concentración de zooplancton > 500 μm diez veces superior a la del embalse
- ZN = Igual a ZC más N y P

De cada uno de estos tratamientos se realizaron tres réplicas, existiendo así un total de 18 limnocorrales en el embalse. Los limnocorrales consistieron en bolsas de polietileno transparente de 0.12 mm de grosor; sus dimensiones fueron de 5 m de longitud y 82 cm de diámetro, con una capacidad de 1070 litros.

En la gráfica 1 se representa un esquema resumido del diseño experimental realizado.

B.II.1.1. LLENADO Y COLOCACION DE LOS LIMNOCORRALES

Para el llenado de las bolsas se utilizó una bomba ?? , tomando el agua desde los primeros cinco metros de profundidad, zona incluida totalmente en el epilimnion del embalse.

Las bolsas A (AC Y AN) se llenaron directamente sin ninguna manipulación; el agua destinada a las bolsas B (BC y BN) se filtraba previamente por una red de nylon ("Nytal") de 500 μm de tamaño de poro que se cambiaba cada cierto tiempo para evitar la oclusión de los poros. Mediante arrastres horizontales de una red de este tipo se recolectó el zooplancton designado a las bolsas Z (ZC y ZN). Después de enjuagar la red y homogeneizar la densidad de zooplancton en un contenedor opaco se añadía rápidamente un volumen igual a cada bolsa Z, previamente llenadas

con agua del embalse sin manipular.

La adición de Nitrógeno y Fósforo a los experimentos AN, BN y ZN se realizó en forma de $\text{PO}_4\text{H}_2\text{K}$ y NO_3NH_4 disuelto en agua destilada. La concentración final en cada uno de los encerramientos fertilizados fue de 50 $\mu\text{g}/\text{l}$ de Fósforo y 1000 $\mu\text{g}/\text{l}$ de Nitrógeno.

Las bolsas se cerraban por ambos extremos permaneciendo suspendidas desde la superficie mediante boyas sujetas al fondo por lastres; a su vez, de cada bolsa pendía un pequeño lastre que las mantenía en posición vertical. Los limnocorrales se incubaron en una zona profunda del embalse (15 m de profundidad), alejados de la orilla. Las bolsas de cada tratamiento A, B y Z se mantuvieron unidas entre sí mediante un entramado de cuerdas.

B.II.1.2. ESTRATEGIA DE MUESTREO

La duración de los experimentos fue de 15 días, del 10 al 24 de Abril. Uehlinger et al. (1984) consideran el periodo aproximado de dos semanas como límite por encima del cual el crecimiento del perifiton puede interferir en los resultados de los experimentos.

Los muestreos de fitoplancton, clorofila a y nutrientes se llevaron a cabo los días 1, 3, 4, 5, 8, 10 y 15 de incubación mientras que los de zooplancton se realizaron únicamente los días 1, 8 y 15. Antes de cada toma de muestras se mezclaba el agua de la bolsa con una paleta; luego y en primer lugar se bombeaban aproximadamente 10 litros desde el fondo hasta la superficie de la bolsa recogéndolos en un contenedor opaco donde se dividían en las siguientes submuestras:

- 4 muestras de 100 ml. en botellas de cristal ámbar para el análisis de SRP, fósforo total, amonio y fitoplancton.

- 1 muestra de 1 l en contenedor de plástico para el análisis de clorofila a, de cuyo filtrado se obtenían las muestras para silicatos, nitratos y nitritos.

Para el análisis de zooplancton se bombeaban 50 l de agua desde el fondo hasta la superficie de la bolsa, filtrándola a través de una red de nylon de 45 μm de tamaño de poro. Al cabo de los 15 días de incubación la reducción del volumen de agua de cada encerramiento no superó el 15% del total. La conservación y fijación de las muestras se realizó del mismo modo que en el ciclo anual ya descrito.

Desgraciadamente, el último día de incubación algunas de las bolsas estaban rotas; sin embargo, dado el interés de los resultados de dicho día se incluyen estos datos en el estudio aunque el número de réplicas se vió alterado. El número de encerramientos quedó entonces como sigue:

AC - 1 réplica
AN - 2 réplicas
BC - 2 réplicas
BN - 1 réplica
ZC - 3 réplicas
ZN - 3 réplicas

Tenemos que señalar que la única bolsa del experimento BN se encontraba igualmente dañada por lo que, como veremos en los más adelante, los resultados del último día de este experimento hay que analizarlos con precaución.

B.II.2. DETERMINACIONES QUIMICAS Y BIOLOGICAS

El análisis de los nutrientes y el recuento y cálculo de la biomasa de las células algales y del zooplancton se realizó del mismo modo que en el ciclo anual.

B.II.2.1. ANALISIS DE LA CONCENTRACION DE CLOROFILA A

Las muestras de agua destinadas a la determinación de clorofila a se preservaban en frío y oscuridad hasta su posterior procesamiento en el laboratorio, siempre en las cinco horas siguientes a su recogida. El

volumen de agua filtrada fue siempre de 1 litro y para la filtración se usaron filtros de fibra de vidrio "Whatman GF/C" de 0.45 μm de poro y 5.5 cm de diámetro (Marker et al., 1980; Schanz & Rai, 1988). La presión aplicada no excedió de 500 mm de Hg (Nusch, 1980).

Una vez concluida la filtración, el filtro se introducía en un pequeño tubo con 10 ml de metanol 100%. Está ampliamente demostrado que los alcoholes son más eficaces en la extracción de la clorofila, especialmente cuando existen algas verdes (Marker, 1972; Rai, 1973; Nusch & Palme, 1975). Los filtros, incluidos en el metanol, se mantuvieron en frío y oscuridad durante 24 horas, período en el que se produce la extracción de pigmentos liposolubles. Posteriormente se sometían a una trituración mecánica para completar la extracción, y el extracto se refiltraba con el fin de retirar las partículas suspendidas que pudieran afectar a la medición. La absorbancia de esta solución se medía en un espectrofotómetro "Perkin Elmer UV-VIS" en cubetas de 1 cm de recorrido óptico a 665 nm y 750 nm. Esta última medida se resta a la primera para corregir la turbidez de la muestra.

La ecuación elegida para cuantificar la concentración de clorofila a fue la propuesta por Jones (1979), por adecuarse mejor al método de extracción seguido:

$$\text{Clorofila a } (\mu\text{g/l}) = \frac{V_c \cdot f}{V_s \cdot l} \times A \quad \text{donde,}$$

V_c = volumen del solvente añadido en ml

V_s = volumen de agua filtrada en litros

l = longitud de la cubeta en cm

f = factor equivalente recíproco del coeficiente de absorción específica x 1000. Se eligió el calculado por Riemann (1978);

f = 12.84

A = valor de la absorbancia a 665 nm corregida con la lectura a 750 nm.

B.III. EXPERIMENTOS 1990

B.III.1. DISEÑO EXPERIMENTAL

En estos segundos experimentos el diseño experimental fue básicamente el mismo. El número y tipo de tratamientos fueron iguales, introduciéndose algunas modificaciones secundarias que observaremos a continuación. Tenemos que advertir, sin embargo que, aunque se realizaron los tres tratamientos A, B y Z en este estudio sólo analizamos los dos primeros por razones que se explican en el capítulo de Resultados, Experimentos 1990.

B.III.1.1. LLENADO Y COLOCACION DE LOS LIMNOCORRALES

Con el fin de evitar la rotura de las bolsas se utilizó para la construcción de los limnocorrales plástico transparente más grueso, de 0.28 mm de espesor, conservando las mismas dimensiones. Por el mismo motivo y, además, para facilitar la incubación de las muestras de producción primaria, las bolsas se mantuvieron abiertas por arriba y encuadradas en tres marcos de madera con seis encerramientos cada uno.

Cada bolsa se sujetaba mediante unos aros a las tablas verticales que sobresalían 50 cm por encima del nivel del agua, evitando así la entrada de agua al interior de las bolsas. Los tres marcos de madera se anclaron al fondo y se mantuvieron en superficie con ayuda de unos grandes flotadores colocados en los laterales. El llenado de las bolsas se realizó de forma idéntica a la de los experimentos anteriores.

B.III.1.2. ESTRATEGIA DE MUESTREO

Los experimentos se realizaron durante 17 días, del 7 al 23 de Mayo de 1990. El primer día del experimento únicamente se tomaron muestras para zooplancton y clorofila a debido a la imposibilidad de

efectuar medidas de producción primaria. Los muestreos completos se realizaron los días 2, 5, 8, 11 y 17 de incubación, siguiendo la misma técnica que el año anterior. En esta ocasión, puesto que la densidad de zooplancton era muy superior, se tomaron estas muestras todos los días y la cantidad filtrada fue de 5 litros. También realizamos medidas "in situ" de pH, conductividad y temperatura en cada bolsa, necesarias para el cálculo del CO₂ total. Las medidas de producción primaria y la técnica utilizada se explican detalladamente a continuación.

B.III.2. DETERMINACIONES QUIMICAS Y BIOLOGICAS

No se introdujo ninguna modificación en los diferentes análisis excepto en la medida de clorofila a.

B.III.2.1. ANALISIS DE LA CLOROFILA A EN CLASES DE TAMAÑO

En estos experimentos efectuamos la medida de la concentración de clorofila a para el conjunto de la comunidad fitoplanctónica así como para la fracción de algas menores y mayores de 25 μm . Para ello se filtraron 500 ml de agua a través de una red de nylon de 25 μm de diámetro de poro y 4 cm de diámetro, directamente sobre el filtro "Whatman GF/C" que recogía así las células menores de 25 μm . Los restantes 500 ml se filtraban sin fraccionamiento previo. Posteriormente se procedía con los filtros del mismo modo indicado para los experimentos anteriores. La concentración de clorofila a de las células mayores de 25 μm se obtuvo por diferencia entre la total y la de las células menores de 25 μm .

El fraccionamiento de la clorofila a 3 y 12 μm , como el realizado en la producción primaria, no pudo realizarse puesto que la filtración del volumen necesario hubiera supuesto la aplicación de una alta presión que probablemente dañara las células (Uehlinger y Bloesch, 1989).

B.III.2.2. ESTIMA DE LA PRODUCCION PRIMARIA POR FRACCIONES

DE TAMAÑO

Cada día de muestreo se efectuó la medida de la producción primaria de la comunidad fitoplanctónica total y en diferentes clases de tamaño. Se usó para ello la técnica del ^{14}C mediante filtración de las muestras (Steeman-Nielsen, 1952). La razón fundamental para la elección de este método frente al del Oxígeno (Gaardner & Gran, 1927) o el del ^{14}C mediante acidificación y burbujeo de las muestras (Schindler et al., 1972) fue la imposibilidad o inadecuación de éstas para la estimación de la producción primaria en clases de tamaño. Asimismo éste fue el motivo principal por el que no se midió el carbono orgánico excretado por las algas durante el tiempo de incubación pues solo era posible conocer el excretado por la comunidad pero no el de cada fracción de tamaño en particular.

Existe una amplia bibliografía sobre las ventajas e inconvenientes del uso de los métodos del Oxígeno y del ^{14}C en la estima de la producción primaria (ver Peterson, 1980). La limitación más severa al método del ^{14}C frente al del Oxígeno es la imposibilidad de conocer la respiración de las algas puesto que la botella oscura mide la incorporación activa en oscuridad de CO_2 más la formación abiótica de carbono particulado. No queda claro entonces si con este método medimos la producción bruta o la neta (Steeman Nielsen, 1963; Lewis, 1974); probablemente se midan valores intermedios entre ambas (Tilzer, 1984), pero hay evidencias de que para incubaciones cortas de tiempo este método mide en realidad la producción neta (Vollenweider, 1969).

a) Obtención de las muestras

Las muestras se obtuvieron con una bomba ?? de plástico, evitando así el contacto del agua con material metálico (Doty & Aguri, 1959). Se bombeaban aproximadamente 10 litros de agua desde el fondo hasta la superficie de la bolsa, recogiénose en un contenedor opaco donde se homogeneizaba el agua. Rápidamente y de cada bolsa se llenaba cuidadosamente una botella transparente y otra opaca. Aunque es una

práctica común retirar el zooplancton mediante una malla de 200 μm para que no interfiera en la medida de la producción, en este caso no se realizó así para evitar que el fitoplancton quedara también retenido en el filtro (Malone et al., 1979).

Las botellas de incubación usadas fueron de vidrio "Pyrex" de 130 ml de capacidad. Dado que los resultados pueden verse afectados por la calidad del vidrio de las botellas, se aconseja el empleo de cuarzo por ser el material que proporciona las condiciones de luz más naturales (Ohle, 1958; Findenegg, 1966). Antes de cada muestreo las botellas se lavaban con un detergente especial para materiales radiactivos ("Dextran") y se enjuagaban con abundante agua destilada.

b) Inoculación e incubación

Una vez tomadas las muestras se conservaban en frío y oscuridad hasta el momento de su incubación.

Para la inoculación se empleó una solución inicial de 500 μl de una solución acuosa de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ (The Radiochemical Centre, Amersham, UK) con una actividad específica de 1 μCi . De esta solución se diluyeron 250 μl en una solución de H_2O bidestilada y NaOH de $\text{pH} = 9.5$ hasta una concentración de 4 $\mu\text{Ci/ml}$ que se almacenaba en ampollas de vidrio estériles de 10 ml de capacidad a 4 $^{\circ}\text{C}$ por un tiempo máximo de 20 días. Cada día de muestreo fueron necesarias 2 ampollas de solución radioactiva de trabajo que se trasladaban al campo en una nevera.

A cada botella de producción primaria se le inyectaban 0.5 ml de solución (2 μCi) con una pipeta automática de jeringas desechables, evitando siempre dejar burbujas de aire. Siguiendo las recomendaciones de Salonen y Arvola (1986) el volumen añadido de solución radioactiva fue pequeño para minimizar los cambios químicos que ésta puede provocar en la muestra.

La cantidad de radioactividad añadida había sido ensayada en

estudios preliminares demostrando ser suficiente para las condiciones del experimento (tiempo de incubación, tamaño de la muestra y densidad de fitoplancton).

Las botellas se incubaron en posición horizontal a 2.5 m de profundidad en el centro de las bolsas, puesto que esta posición da valores más elevados de incubación frente a la vertical (Ohle, 1958; Elster & Motsch, 1966). El tiempo de duración de la incubación puede tener una importancia considerable en la interpretación de los resultados. Experiencias realizadas con el fin de minimizar las interferencias durante la incubación y determinar la duración óptima (Rhode, 1958; Vollenweider & Nauwerck, 1961), han proporcionado evidencias de una declinación de la fotosíntesis en exposiciones superiores a 4-6 horas. El tiempo de incubación empleado en este estudio fue de 3 horas (12 p.m. - 3 p.m.), adecuado para las características de este sistema (Capblancq, comunicación personal).

c) Filtración

Una vez finalizadas las tres horas de incubación las muestras se trasladaban en una nevera al laboratorio donde se procedía a la filtración inmediatamente. Para el fraccionamiento en clases de tamaño se usó una red de nylon ("Nytal") de 25 μm de tamaño de poro y filtros de policarbonato ("Nucleopore") de 12, 3 y 0.2 μm .

En los numerosos estudios sobre fraccionamiento del fitoplancton el límite entre nanoplancton y plancton de red es muy variable (ver Rai, 1982), oscilando entre 20 y 100 μm . El tamaño elegido en este estudio para diferenciar las dos fracciones se basó en la preferencia del zooplancton herbívoro por un rango de tamaño de partícula, así elegimos 25 μm puesto que parece que está bien establecido en la literatura que el zooplancton consume más eficientemente partículas menores de 25 - 30 μm (Gliwicz, 1977). Hasta el momento tampoco hay acuerdo sobre la definición exacta del tamaño del picoplancton (ver Craig, 1986), no obstante, parece más efectivo el uso de filtros de 3 μm de poro para su

separación (Li, 1986). La elección de 12 μm para el fraccionamiento del ultraplanton se escogió atendiendo a la división más frecuente presente en la literatura sobre el tema (Aleya & Amblard, 1989; Uehlinger & Bloesch, 1989). En resumen las clases de tamaño consideradas fueron las siguientes:

> 0.2 μm	fitoplancton total	
> 25 μm	plancton de red o microplancton	
12 - 25 μm	nanoplancton	┌
3 - 12 μm	ultraplancton	nanoplancton
0.2 - 3 μm	picoplancton	└

La problemática en la efectividad del fraccionamiento del fitoplancton está asociada al proceso de filtración en el que el tipo de filtro, tamaño de éste, cantidad de muestra filtrada y presión de filtración ejercida juegan un papel fundamental. La calidad y estructura del filtro es de vital importancia (Chrétiennot-Dinet & Vacelet, 1978; Nalewajko & Garside, 1983), considerándose que las redes de nylon y los filtros de policarbonato son los más eficaces debido a su porosidad bien definida (Sheldon, 1972; Runge & Ohman, 1982; Hilmer & Bate, 1989). El tamaño del filtro (47 mm de diámetro) y el volumen de agua filtrado (25 ml) presentaban una relación favorable, evitando así la oclusión de los poros (Uehlinger & Bloesch, 1989).

La presión ejercida debe ser la adecuada para prevenir la rotura de las células o el paso de éstas a través de los poros (Murphy & Haugen, 1985). Teniendo en cuenta estas consideraciones, la presión máxima aplicada a cada fraccionamiento fue de 100 mm Hg en 0.2 μm y 50 mm Hg en 3 μm , filtrándose por gravedad a 25 y 12 μm . La filtración se efectuó con bombas manuales de presión, evitando así una apertura rápida de la válvula que pudiera empujar a las células a través del filtro (Brock, 1983). A pesar de todas estas precauciones, un fraccionamiento selectivo depende de otras variables como la forma y flexibilidad de las células, densidad celular (Li, 1986) o irregularidades en el tamaño de poro del filtro (Stockner et al., 1989). Se hace necesaria de este modo la observación directa del fitoplancton en los experimentos de

fraccionamiento.

Para verificar la eficiencia de la filtración realizamos el recuento al microscopio de los diferentes filtrados de dos muestras de la bolsa BN (días 5 y 14 de incubación). En la tabla I se muestra el resultado. El alto porcentaje de células mayores de 12 μm que pasaron a través de este filtro se debió principalmente a *Cryptomonas erosa*, especie de pared celular flexible y susceptible de deformación.

Tabla I. Porcentaje de biomasa celular (μm^3) de los filtrados de cada fraccionamiento respecto a la biomasa celular correspondiente a cada fracción en la muestra control (sin fraccionar).

	FILTROS			
	25	12	3	0.2
> 25	0			
< 25	95			
> 12		0.03		
< 12		91		
> 3			1×10^{-4}	
< 3			110	
> 0.2				15×10^{-5}
< 0.2				0

Después de filtrar los 25 ml de muestra el filtro se enjuagaba por dos veces con agua filtrada del embalse con el fin de retirar el carbono radioactivo no fijado del filtro. Se empleó este método y no el lavado con ácido porque este último causa la ruptura celular en mayor medida (Hilmer & Bate, 1989). Posteriormente los filtros se introducían directamente en los viales de centelleo que contenían 15 l de líquido de centelleo "Aguasol". Para asegurarnos de la cantidad total de ^{14}C agregada a cada muestra (Tilzer, 1984a), se tomaba antes de la filtración 1 ml de cada botella incubada y se introducía en un vial de centelleo con 15 ml de "Aguasol" y 0.5 ml de NaOH que corrige el pH ácido del líquido de centelleo.

d) Recuento

Se realizó en un contador de centelleo, empleando un tiempo de 5

minutos para cada muestra. Con el fin de conocer el grado de eficiencia con el que se contaban las diferentes muestras se efectuó la estandarización externa del aparato de forma previa al recuento (Schindler, 1966). Para ello se tomaron seis filtros por los que se había filtrado 0, 5, 10, 15, 20 y 25 ml de agua del embalse y se introdujeron en viales de centelleo conteniendo 15 ml de "Aguasol". A estos viales se les añadió una cantidad conocida de ^{14}C y se medía en el contador, resultando una eficiencia de conteo del 75%.

e) Cálculo de los resultados

La ecuación usada fue la propuesta por Vollenweider (1965):

$$^{12}\text{C asimilado (mg C}\cdot\text{m}^3\cdot\text{h)} = \frac{^{14}\text{C asimilado}}{^{14}\text{C disponible}} \times ^{12}\text{C disponible} \times 1.06 \times K_1 \times K_2$$

$^{14}\text{C asimilado}$ = DPM calculadas (corregidas con la eficiencia del contador)
- DPM de la botella opaca.

$^{14}\text{C disponible}$ = DPM agregadas a cada muestra.

$^{12}\text{C disponible}$ = calculado a partir de la alcalinidad.

1.06 = factor que corrige la diferencia entre la masa atómica del ^{12}C y ^{14}C .

K_1 = corrección para el factor de la alícuota. Si la capacidad de las botellas es de 130 - 0.5 ml y el volumen de muestra filtrado de 25 ml,
 $K_1 = 129.5/25 = 5.18$

K_2 = factor que ajusta la medida de producción a 1 hora.

Cálculo del CO_2 total - Se estimó a partir de la determinación de la alcalinidad (Vollenweider, 1969). El análisis de ésta se realizó inmediatamente después de la toma de muestras mediante titulación con H_2SO_4 siguiendo el método potenciométrico descrito en Rodier (1981). La ecuación usada fue la siguiente:

$$\text{CO}_2 \text{ total (mg/l)} = \text{Alcalinidad (meq/l)} \times f_{\text{pH,T}} \times 12$$

$f_{\text{pH,T}}$ = factor de corrección de la alcalinidad según el pH y Temperatura de cada muestra.

12 = factor de corrección del Carbono de meq en mg.

C. RESULTADOS

C.I. CICLO ANUAL

C.I.1. FACTORES FISICO-QUIMICOS

C.I.1.1. REGIMEN HIDRICO

El régimen hídrico del embalse estuvo afectado por la sequía padecida en la zona durante el período de estudio. A causa de esta sequía, que a su vez obligó a una intensa salida de agua para riego durante primavera y verano, el volumen de agua embalsado (Fig. 2) disminuyó considerablemente durante el año 1988 hasta el mes de Octubre, cuando alcanza el valor más bajo. La toma de agua del embalse está situada a 7 m. por encima del fondo, por lo que el agua desembalsada correspondió siempre al hipolimnion.

La tasa de renovación del agua (Volumen agua desembalsada por unidad de tiempo/Volumen medio embalse) muestra un notable incremento de Abril a Septiembre (Fig. 2). En el inicio del otoño, cuando se producen las primeras precipitaciones de la estación, la tasa de renovación disminuye bruscamente, permaneciendo el resto del año con valores bajos.

C.I.1.2. TEMPERATURA

La temperatura media de la columna de agua durante el año estudiado osciló entre 23.6° C en Agosto y 7.7° C en Enero. El embalse muestra un único período de estratificación termal de Marzo a Septiembre, caracterizándose así como monomíctico templado (Fig. 2).

La termoclina, situada entre los 5-15 metros ? durante la primavera, desciende conforme avanza el verano hasta el mes de Septiembre en que se produce la mezcla vertical. La relación entre la altura del epilimnion y la del hipolimnion aumenta con el desarrollo

de la estratificación, acentuada por la salida de agua del hipolimnion. La diferencia entre la temperatura media de estas dos capas osciló entre 5-6° C, si bien se midieron diferencias extremas de 10° C.

C.I.1.3. OXIGENO

Las concentraciones máxima y mínima de oxígeno se observaron los meses de Febrero (9.81 mg/l) y Septiembre (3.53 mg/l), respectivamente.

Durante la estratificación se producen fuertes diferencias de concentración entre superficie y fondo (Fig. 2). El epilimnion se encuentra bien oxigenado en este periodo mientras que el hipolimnion permanece anóxico de Junio a Septiembre. El comienzo de la mezcla vertical en el mes de Septiembre origina una reducción en el contenido de oxígeno de toda la columna de agua por la extensión del déficit de oxígeno desarrollado en el hipolimnion.

C.I.1.4. LUZ

La profundidad de visión del disco de Secchi estuvo comprendida entre 1 y 3 metros, con un valor medio de 1.77 ± 0.53 m (SD). En su evolución estacional no se observa ninguna regularidad, sufriendo continuas fluctuaciones de un muestreo a otro (Fig. 2).

El coeficiente de extinción vertical de la luz (K) se estimó, perfil a perfil, de acuerdo con el modelo de Beer-Lambert:

$$\ln(Q_z) = \ln(Q_0) - z \cdot K$$

donde Q_z y Q_0 corresponden a la intensidad de la luz en la profundidad z e inmediatamente debajo de la superficie del agua, respectivamente.

Numerosos autores han indicado la relación existente (lineal o no lineal) entre K y el disco de Secchi, sin embargo en este estudio no se halló ninguna relación significativa entre ambos parámetros ($r^2 = 0.059131$; $p < = 0.4463$). La causa de esta ausencia de relación puede ser la mayor sensibilidad que presenta el disco de Secchi a la

dispersión (scattering) de la luz frente a la atenuación vertical, de forma que los dos parámetros no miden el mismo efecto (Preisendorfer, 1976).

La atenuación de la luz depende en gran medida de la concentración de organismos planctónicos, principalmente algas; así, el análisis de regresión lineal entre K y la biomasa fitoplanctónica reveló la existencia de una relación significativa de grado medio entre ambos parámetros ($r^2 = 0.4056$; $p < 0.05$). Estos resultados señalan que la atenuación vertical de la luz en este embalse debe estar fuertemente condicionada por otros factores como la concentración y tipo del material inorgánico en suspensión.

La profundidad de la zona eufótica, calculada como:

$$Z_{eu} = \ln 0.01/K$$

muestra una marcada estacionalidad (Fig. 2). Durante la primavera presenta su mayor amplitud la cual se reduce a partir del verano manteniéndose el resto del año sin variaciones destacables. La profundidad de la zona eufótica, como era de esperar, tampoco presenta ninguna relación con la de visión del disco de Secchi.

C.I.1.5. MINERALIZACION

Los parámetros medidos asociados a la mineralización del agua (Margalef et al., 1976) fueron: pH, alcalinidad, conductividad, calcio, magnesio, sodio y potasio. En la figura 3 se muestra la evolución estacional de los valores medios de la columna de agua de estos parámetros puesto que en ningún momento se observaron diferencias verticales destacables.

Alcalinidad, pH y conductividad presentan un patrón de evolución temporal muy semejante. Los valores menores se encuentran durante la primavera y verano produciéndose un considerable aumento a partir del otoño en los tres parámetros.

La alcalinidad del agua del embalse, con valores comprendidos entre 3.57 y 4.01 meq/l, puede considerarse muy elevada, claramente superior a los valores medios indicados por Margalef et al. (1976) para los embalses de la España caliza (2-3 meq/l), entre los que se incluye "Los Bermejales". A pesar de que, como ya se ha comentado, existe una gran homogeneidad en su distribución vertical en el embalse, durante los meses de verano y coincidiendo con el hipolimnion anóxico, se observaron las mayores diferencias entre los valores de superficie y fondo, si bien en ningún caso superaron los 0.6 meq/l.

Los valores de pH, situados entre 7.5 y 9, no presentan grandes variaciones temporales, reflejo del carácter tamponado del agua del embalse. El brusco incremento de pH así como de conductividad observado a partir de Octubre puede deberse, principalmente, a las fuertes precipitaciones acaecidas en dicha época después de varios meses de sequía.

El orden de la concentración media anual de los cationes es Mg>Ca>Na>K, el cual difiere del considerado típico para los lagos de la zona templada (Hutchinson, 1957) en la superioridad del magnesio sobre el calcio. La evolución estacional de estos dos cationes se relaciona positivamente con la del pH, alcalinidad y conductividad, de forma que el aumento de sus concentraciones en otoño e invierno puede explicarse por la entrada de estos iones al embalse a través del agua de escorrentía; igualmente el incremento mayor de magnesio sobre calcio en estos meses puede tener su origen en la composición del sustrato sobre el que se asienta el embalse. En la evolución de sodio y potasio, por el contrario, no se aprecian diferencias significativas, mostrando concentraciones muy bajas todo el año.

En resumen, podemos calificar este embalse como de carácter tamponado y muy mineralizado con valores de alcalinidad, calcio y magnesio estimablemente altos.

C.I.1.6. NUTRIENTES

Fósforo

La concentración de fósforo reactivo soluble (SRP) muestra importantes variaciones estacionales, pero apenas se observan diferencias en la columna de agua (Fig. 4). Con el avance de la estratificación la concentración de fósforo decrece hasta valores no detectables durante el verano. Este proceso es consecuencia del consumo biológico de fósforo por el fitoplancton así como de la sedimentación en el fondo de este elemento a través de células muertas o como material de excreción. Cuando se inicia la circulación otoñal en Septiembre se recuperan las concentraciones de fósforo anteriores a la estratificación debido fundamentalmente a la redisolución del fósforo sedimentado. Durante otoño e invierno se observan marcadas fluctuaciones en su concentración relacionadas probablemente con la actividad biológica del fitoplancton.

Compuestos de Nitrógeno

De los compuestos de nitrógeno analizados, nitratos, nitritos y amonio, la forma dominante en este embalse fueron los nitratos. La presencia de amonio (Fig 4) se reduce al hipolimnion anóxico durante la estratificación termal, permaneciendo en el momento de la destratificación a causa de la redistribución del amonio hipolimnético, que aún no ha sido oxidado, en toda la columna de agua. Los nitritos se encuentran en concentración muy baja (2-12 $\mu\text{g/l}$), con valores mínimos durante el verano.

El embalse muestra una elevada concentración de nitratos (media anual = 372 $\mu\text{g/l}$) cuya evolución estacional sigue un patrón similar al del fósforo: acusada disminución desde la primavera al verano, principalmente en el epilimnion, e incremento de la concentración a partir del otoño (Fig. 4). No obstante, el aumento de nitrato en Octubre y no en Septiembre como el fósforo señala como principal causante las intensas lluvias caídas en la zona antes del muestreo de Octubre así como la tardía oxidación del amonio hipolimnético. En los

meses posteriores se advierten fuertes variaciones en la concentración de nitratos, coincidentes con las que presenta el fósforo y relacionadas posiblemente con el consumo algal.

Sílice

Es un nutriente principal para un importante grupo fitoplanctónico, las diatomeas, y su evolución en este embalse responde en gran medida a la de estas algas.

Los valores de sílice reactivo soluble (SiOH_4) (Reynolds, 1984) del embalse estuvieron comprendidos entre 34 $\mu\text{g/l}$ y 1590 $\mu\text{g/l}$, presentando su distribución acusadas diferencias tanto estacionales como espaciales (Fig. 4). Durante la primavera la concentración de sílice disminuye hasta valores inferiores a 100 $\mu\text{g/l}$ en el epilimnion, observándose entonces una manifiesta diferencia con los valores del hipolimnion. Este hecho es consecuencia del consumo de sílice por las diatomeas en la capa fótica. Desde el mes de Junio los valores de sílice aumentan paralelamente al descenso de la población de diatomeas y alcanzan la concentración máxima anual en Enero. Posteriormente, la concentración de sílice decrece rápidamente en la primavera siguiente a causa de la reaparición de las diatomeas.

C.I.2. COMUNIDAD FITOPLANCTONICA

C.I.2.1. BIOMASA Y DENSIDAD CELULAR

En la tabla ? (Apéndice) se muestran la totalidad de las especies fitoplanctónicas identificadas en el embalse y su distribución en grupos taxonómicos. Aproximadamente la mitad de las especies pertenecen al grupo de las clorofíceas, distribuyéndose el resto entre diatomeas, dinofíceas, criptofíceas, cianofíceas, euglenofíceas, crisofíceas y primnesiofíceas.

La biomasa fitoplanctónica del embalse presenta un rango de variación muy amplio (239 $\mu\text{g/l}$ - 14000 $\mu\text{g/l}$), distinguiéndose en su distribución estacional dos períodos (primavera-verano y otoño-invierno) con una gran diferencia cuantitativa (Fig. 5). Contrariamente a lo descrito para lagos de la zona templada en los que los máximos de biomasa se producen en las épocas más cálidas, en este embalse los valores más altos de biomasa coinciden con las temperaturas mínimas del año. Esta distribución atípica de la biomasa del fitoplancton se relaciona estrechamente con la presencia de *Ceratium hirundinella*, especie de gran biovolumen individual ($55.837 \mu\text{m}^3 \pm 3.227; x \pm \text{SD}$), cuya biomasa representa más del 80 % de la biomasa total fitoplanctónica desde el mes de Julio hasta el de Febrero.

Debido fundamentalmente a esta especie puede apreciarse una gran divergencia entre la evolución de la biomasa y la densidad del fitoplancton (Fig. 5). Los periodos de máxima densidad numérica se sitúan en primavera y otoño, coincidiendo los máximos de biomasa con los mínimos de densidad celular en invierno.

C.I.2.2. COMPOSICION TAXONOMICA

La distribución de la biomasa de los distintos grupos taxonómicos se encuentra claramente condicionada por la presencia de *C. hirundinella* (Fig. 5). De este modo, observamos un amplio período de dominancia de dinoflageladas de Julio a Marzo, desarrollándose el resto del año principalmente las diatomeas junto con criptofíceas y clorofíceas. La mayoría de los grupos taxonómicos, no obstante, se encuentran bien representados en cuanto a nº de células se refiere durante la totalidad del ciclo (Fig. 5).

Las diatomeas presentan un único "bloom" al final del invierno y principio de primavera, en el inicio de la estratificación termal. Este máximo, compuesto casi exclusivamente por la pequeña diatomea céntrica *Cyclotella ocellata*, coincide con la concentración más alta de Sílice (Fig. 4 y 6) y con el aumento de la duración e intensidad de

luz y temperatura. *C. ocellata* disminuye con el avance de la estratificación y paralelamente a la disminución de la concentración de Sílice hasta desaparecer totalmente en Octubre. Esta especie presenta una acusada variación de tamaño a través del ciclo estudiado (Fig. 6), de forma que el diámetro celular medio de la población decrece considerablemente desde Abril a Octubre de 1988 y muestra su valor máximo cuando reaparece la población en la primavera del siguiente año. El cambio en el tamaño individual es consecuencia directa del proceso de reproducción sexual acaecido en este intervalo que conduce a la restitución del diámetro celular (Pérez Martínez et al., en prensa).

Las **clorofíceas** se hallan presentes durante todo el año con numerosas especies pero únicamente alcanzan una biomasa importante respecto al conjunto de la comunidad en Abril, cuando la especie dominante es *Pandorina morum* (22 colonias/ml, 353 cel/ml). En otoño presentan un segundo pico de biomasa de clorofíceas constituido por numerosas especies, entre las que destacan *Oocystis marsonii*, *Chlorella vulgaris*, *Dictyosphaerium subsolitarium*, *Scenedesmus spp.* y *Tetraselmis sp.* La mayoría de estas especies muestran un patrón estacional similar con máximos en primavera y otoño (Fig. 7); en lo que se refiere a su distribución espacial exhiben una clara preferencia por la zona eufótica excepto *O. marsonii* que se sitúa en todas las profundidades y *P. morum* cuyas células se restringen alrededor de los 2 m. exclusivamente.

La biomasa de **criptofíceas** está constituida fundamentalmente por *Cryptomonas erosa* (Fig. 8), especie que permanece durante todo el año como uno de los táxones principales de la comunidad fitoplanctónica, llegando a ser mayoritaria en el mes de Junio. En la estratificación termal se distribuye básicamente en el epilimnion, situándose en las capas intermedias en otoño e invierno. De igual modo que *C. erosa*, *Rhodomonas minuta* var. *nannoplanctica* está presente durante todo el ciclo y, a veces, con una elevada densidad celular que no se refleja en biomasa a causa de su reducido tamaño.

La evolución de las especies de clorofíceas, la mayoría de ellas nanoplanctónicas, obedece a causas físicas y biológicas similares. La existencia de picos de biomasa en primavera y otoño indica la fuerte dependencia de estas especies de la disponibilidad de nutrientes, cuyo agotamiento epilimnético en verano puede haber condicionado su crecimiento. Sin embargo existe otro factor que probablemente ha influido sobre esta distribución: el zooplancton y, fundamentalmente, la concentración de cladóceros. Este grupo, de probada eficiencia filtradora, presenta su concentración máxima durante el verano, contribuyendo a la reducción de estas especies nanoplanctónicas a través de la depredación ejercida sobre ellas. En cuanto a las criptofíceas, la distribución temporal de *R. minuta* var. *nannoplanctica*, especie fácilmente consumida por el zooplancton (Sommer, 1988), parece responder a este último factor; contrariamente, *C. erosa* se halla presente durante la mayor parte del ciclo independientemente de la concentración de nutrientes y de zooplancton y únicamente parece mostrar relación con *C. ocellata*, pues aumenta su densidad celular al declinar la de ésta.

Al final de la primavera, en el mes de Junio, aparecen las primeras células de *C. hirundinella* cuya presencia se prolonga hasta el mes de Marzo de 1989 en el que los pocos individuos presentes se encuentran dañados?. *C. hirundinella* representa más del 80% de la biomasa total del fitoplancton desde Julio a Febrero a pesar de su baja densidad celular (máxima 247 cel/ml en Diciembre). Este taxon exhibe una distribución estacional en este embalse (Fig. 8) que podemos considerar atípica según la literatura (Margalef, 1983), que lo caracteriza como especie asociada a aguas estratificadas y cálidas de la época estival. Sin embargo, en "Los Bermejales" el máximo desarrollo de *C. hirundinella* ocurre en invierno, en plena mezcla vertical y coincidiendo con las temperaturas más bajas y la época de mayor concentración de nutrientes. Esta singularidad en la dinámica estacional de *C. hirundinella* respecto a lo descrito en la literatura no puede considerarse accidental en este embalse puesto que en años sucesivos (1989, 1990) hemos confirmado, aunque de forma puntual, la

presencia de esta especie durante el invierno y en aguas no estratificadas. Asimismo, en el estudio de los embalses españoles de Margalef et al. (1976) se puede apreciar que *C. hirundinella* se encuentra durante los meses de bajas temperatura y mezcla vertical en numerosos embalses, entre los que se incluye "Los Bermejales".

Existen algunos factores que pueden relacionarse con el desarrollo de *C. hirundinella* en este sistema. Uno de ellos es la tasa de renovación del agua que, a causa de la sequía estival, fue muy alta hasta el mes de octubre, permaneciendo con valores bajos durante otoño e invierno. Es entonces cuando se produce el mayor crecimiento de *C. hirundinella*, aunque las primeras células aparecieron en junio. Heaney et al. (1988), refiriéndose a especies de *Ceratium* indica que el flujo de salida del agua puede ser especialmente importante para especies planctónicas de crecimiento lento. Otro posible factor es la competencia por los nutrientes que favorece a las células nanoplanctónicas y puede haber relegado a *C. hirundinella* a los meses de invierno, cuando el nanoplancton es muy escaso. Esta puede ser la causa a su vez de su desaparición en marzo, cuando *C. ocellata* se halla en una fase de intenso crecimiento vegetativo. Varios autores han mostrado objeciones a los factores considerados determinantes para la distribución de *Ceratium*. Así, Heaney et al. (1988) señala que la inhibición del crecimiento por turbulencia no ha sido demostrada para este género específicamente, y Elser y Smith (1985) no observan ninguna influencia de la temperatura sobre el crecimiento de esta especie.

Otras dinoflageladas, además de *C. hirundinella*, tienen una amplia representación. *Peridinium 1*, especie de gran tamaño, presenta su máximo anual en invierno, en asociación con *C. hirundinella*, mientras que *P. 2* en primavera y verano; *Gimnodinium sp.*, de tamaño considerablemente menor, muestra una evolución similar a la mayoría de las células nanoplanctónicas del embalse, con máximos en primavera y otoño.

El alto cociente N:P de este embalse es, probablemente, la causa

de la escasa presencia del grupo de las cianofíceas. *Microcystis holsatica*, cuya biomasa apenas es significativa, es la única especie cuantificada. *Chrysochromulina parva* (primnesiofícea) presenta una gran densidad celular la mayor parte del ciclo pero biomasa no destacable debido a su reducido tamaño y *Dinobryon divergens* (crisofícea) se observa únicamente en Abril y Junio, estando ausente el resto del año.

C.I.2.3. ESTRUCTURA DE TAMAÑOS

Como se indicó en el capítulo de material y métodos hemos considerado el límite entre nanoplancton y plancton de red o microplancton en 25 μm . Estas dos fracciones de tamaño se presentan claramente diferenciadas en el tiempo a lo largo del ciclo anual. Así, observamos que la fracción microplanctónica, la cual puede asimilarse en su práctica totalidad a la clase dinofíceas (Fig. 5 y 9), supone el mayor porcentaje de biomasa durante verano, otoño e invierno; únicamente en la primavera domina la fracción nanoplanctónica, con *C. ocellata* y *C. erosa* como especies mayoritarias.

C.I.2.4. DIVERSIDAD

Entre los numerosos índices existentes hemos utilizado el de Shannon & Weaver (1963) para la medida de la diversidad:

$$H = -\sum_{i=1}^n N_i/N \log_2 N_i/N \quad \text{donde,}$$

N_i = nº de individuos de la especie i , N = nº total de individuos.

Como parámetro medidor de estructura de la comunidad en relación con su dinámica, la diversidad nos informa acerca de los cambios en la organización y velocidad del sistema. De esta forma, en líneas generales, se distinguen en este embalse durante el ciclo estudiado dos etapas en la diversidad que conectan estrechamente con los periodos de diferente aceleración, del sistema (Fig. 9). En primavera, con la renovación de nutrientes, aumento de luz y temperatura, la comunidad fitoplanctónica se encuentra en una fase de gran dinamismo que hace disminuir la diversidad, por el contrario, en otoño e invierno, periodo

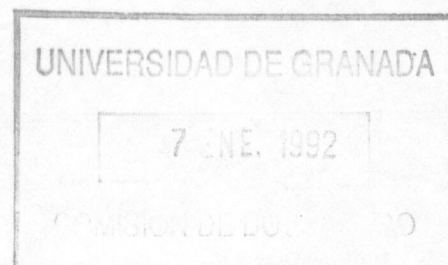
de dominancia de *C. hirundinella* en el que la comunidad está en una fase más estacionaria, los valores de diversidad son superiores.

C.I.3. COMUNIDAD ZOOPLANCTONICA

El principal objetivo del análisis de este ciclo anual en el embalse fué el conocimiento de la distribución del fitoplancton y su relación con los factores bióticos y abióticos del sistema con el fin de establecer la base para la elección y realización de los experimentos posteriores. De esta forma, la relación de la comunidad fitoplanctónica con la zooplanctónica adquiere mayor relevancia.

En la tabla ? (Apéndice) y figura 9 se muestra la composición taxonómica del zooplancton y la evolución de su biomasa en las distintas estaciones, respectivamente. Tanto la biomasa como el tamaño medio individual puede considerarse de niveles bajos en relación a otros sistemas de características similares. La biomasa del zooplancton no supera los 200 $\mu\text{g Ps/l}$.

En la figura ? podemos apreciar que los máximos de biomasa se presentan en verano y otoño y los mínimos en primavera, observándose valores intermedios durante el invierno. Los rotíferos, cuyas especies principales son *Synchaeta oblonga*, *Keratella cochlearis* y *Polyarthra sp.* (únicamente en Enero), incrementan su concentración de Septiembre a Febrero. Entre los crustáceos, los copépodos se sitúan principalmente en Septiembre y Octubre mientras que los cladóceros exhiben valores máximos en Agosto y son abundantes en el invierno. De las tres especies de cladóceros, *Ceriodaphnia pulchella* es la más abundante y la responsable de este máximo de Agosto junto con *Bosmina longirostris*. *Daphnia longispina* muestra densidades bajas durante la mayor parte del año (0.2 - 12 $\mu\text{g Ps/l}$) situándose sus valores mayores en invierno y principios de primavera.



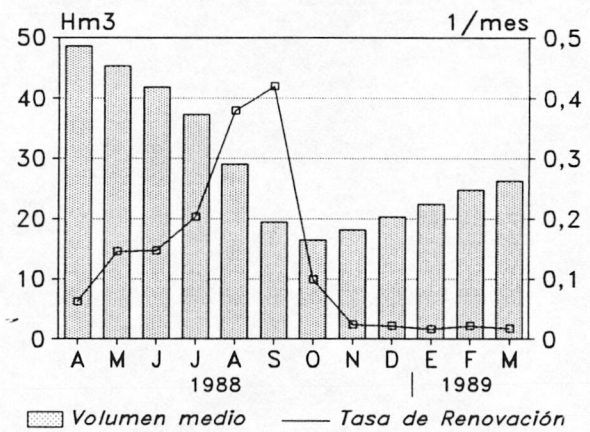
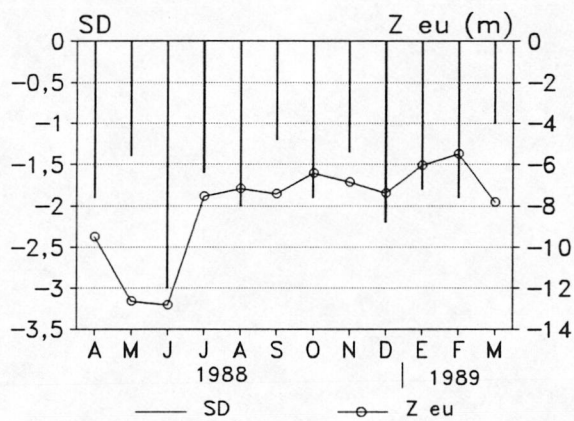
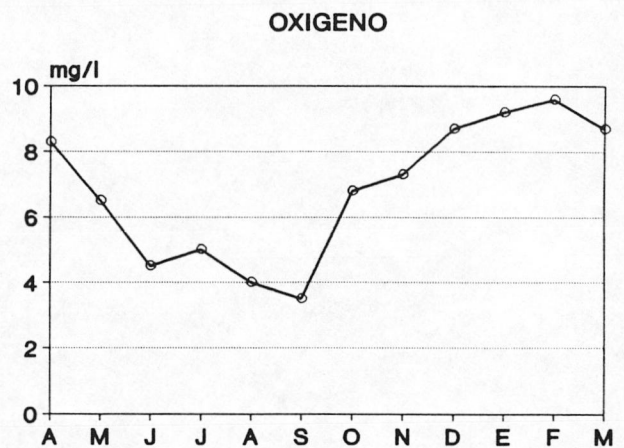
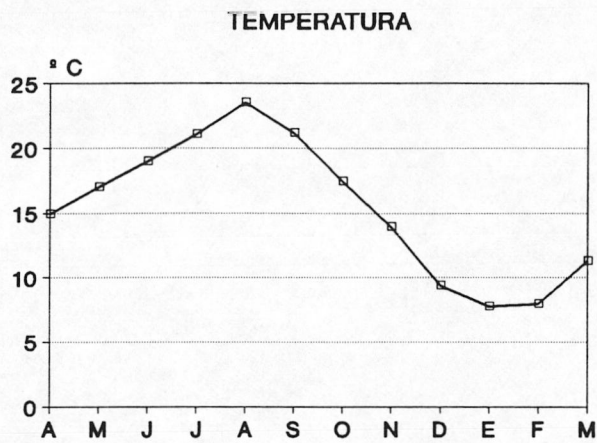
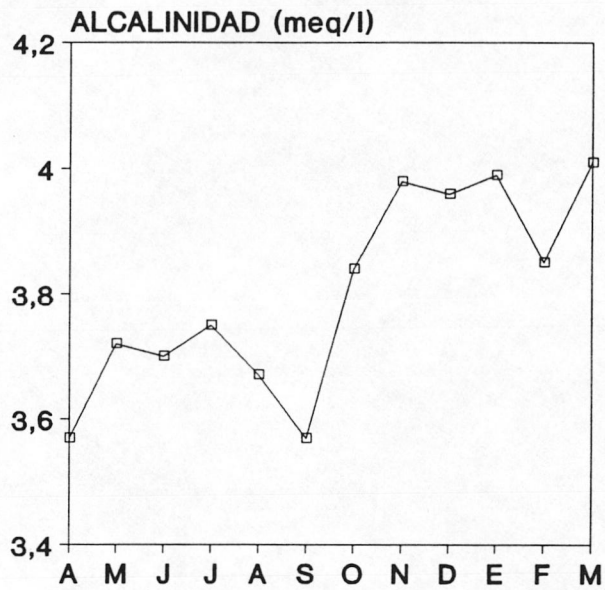
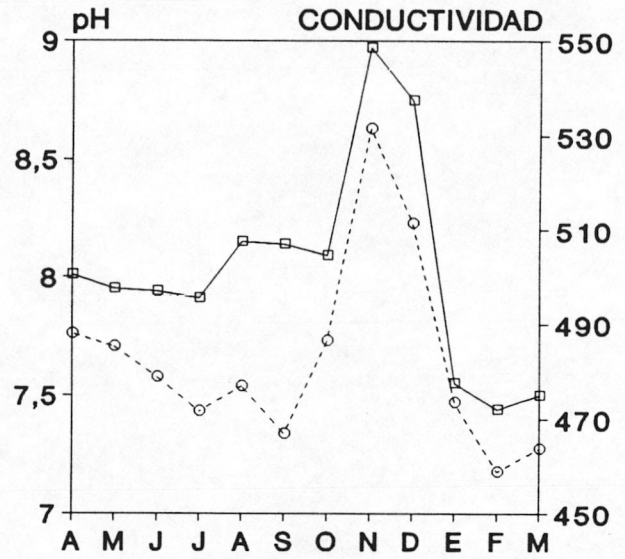


Fig. 2. Variación anual de los valores de T_a , Oxígeno, profundidad del disco de Secchi y de la zona eufótica, tasa de renovación mensual del agua y volumen medio del embalse.

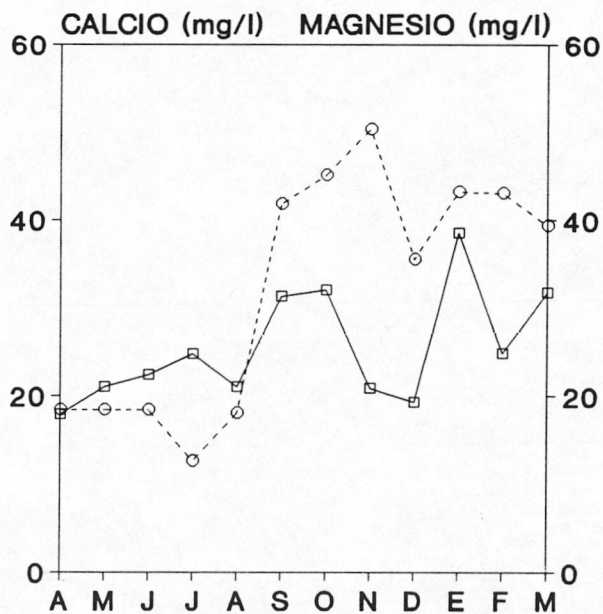


—□— ALCALINIDAD



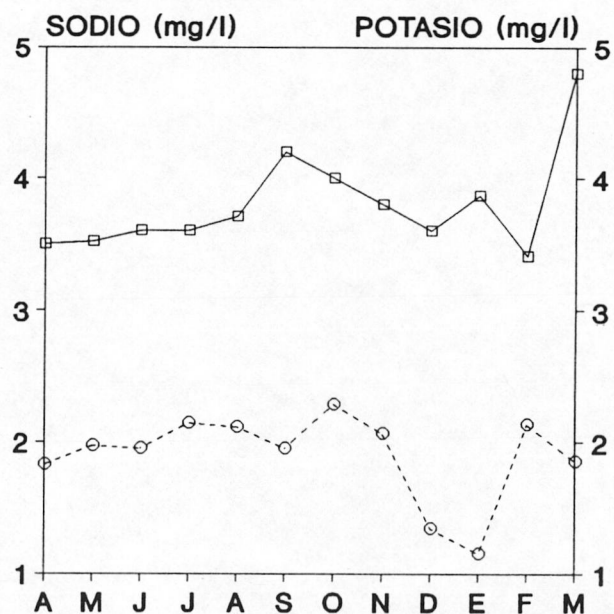
—□— pH

---○--- CONDUCTIVIDAD



—□— CALCIO

---○--- MAGNESIO

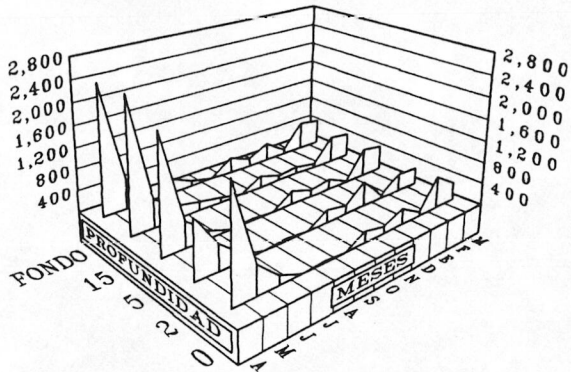


—□— SODIO

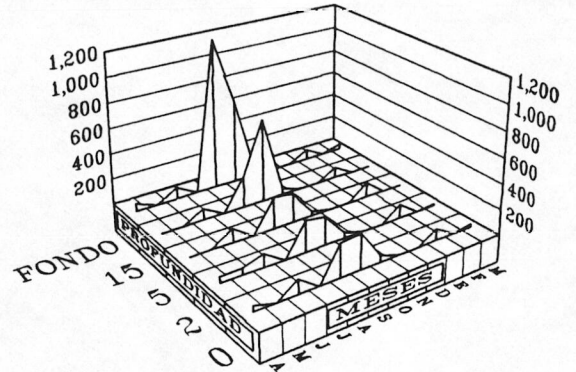
---○--- POTASIO

Fig. 3. Cambios estacionales de los parámetros relacionados con la mineralización.

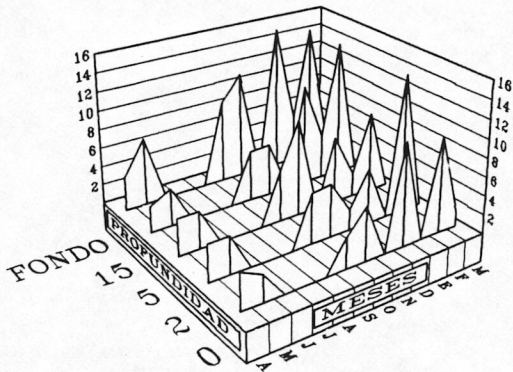
NITRATOS (ug/l)



AMONIO (ug/l)



FOSFATOS (ug/l)



SILICATOS (ug/l)

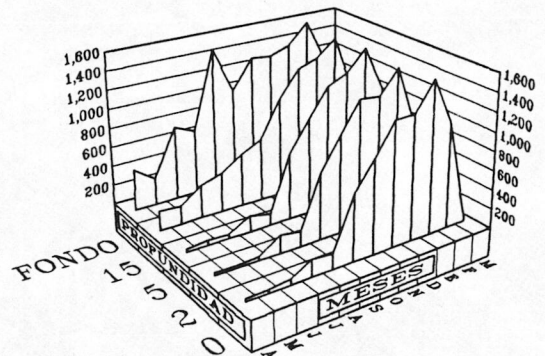
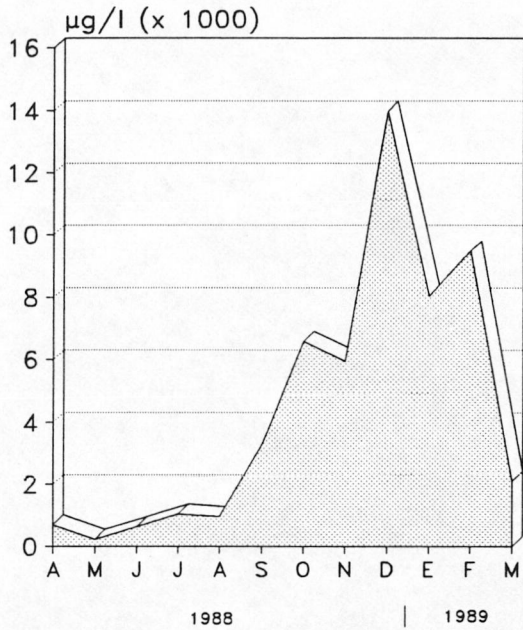


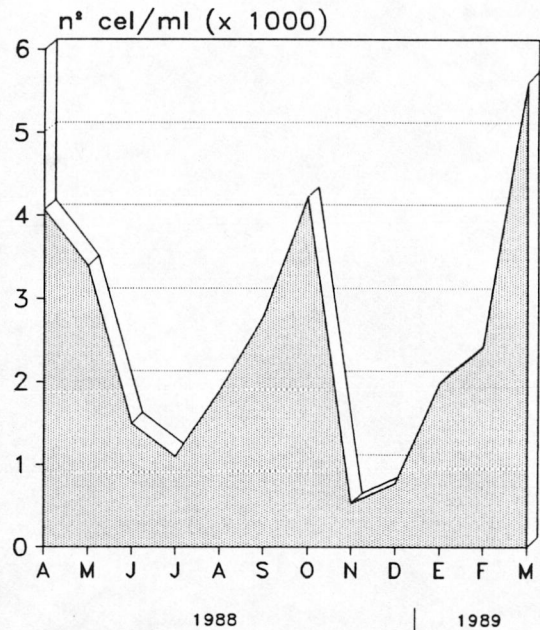
Fig.4. Distribución estacional y en la columna de agua de los principales nutrientes.

FITOPLANCTON

BIOMASA



DENSIDAD



COMPOSICION TAXONOMICA

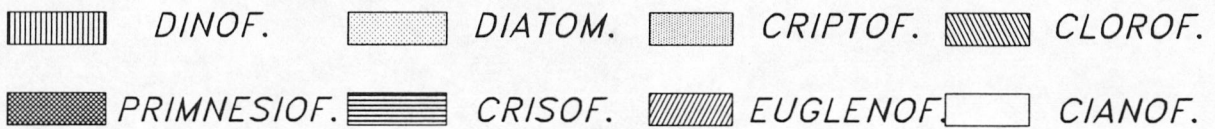
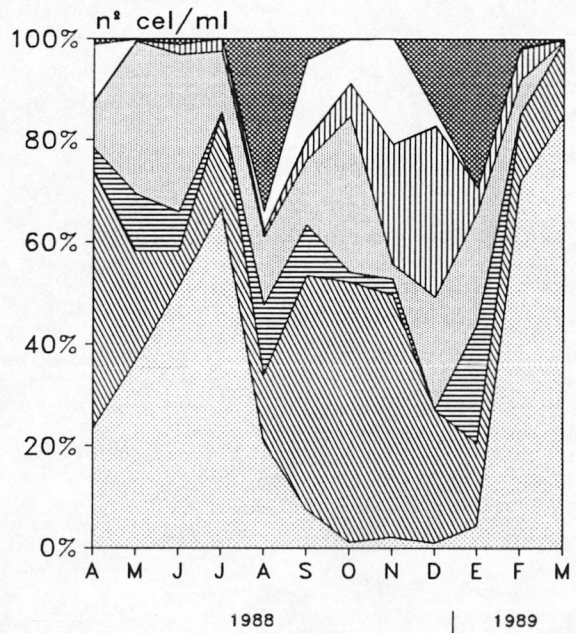
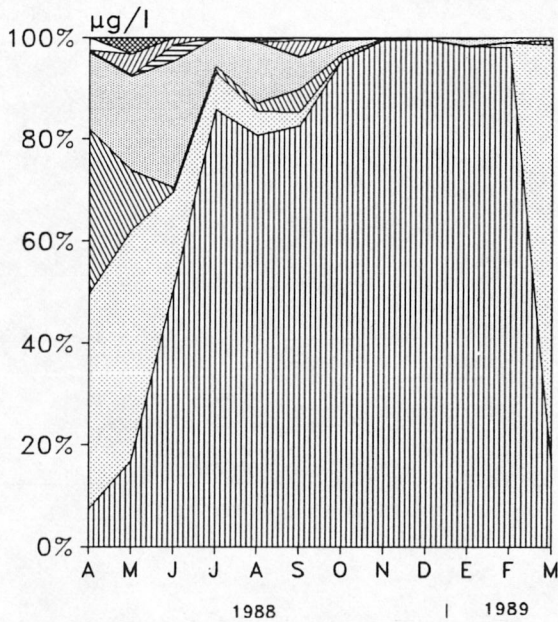
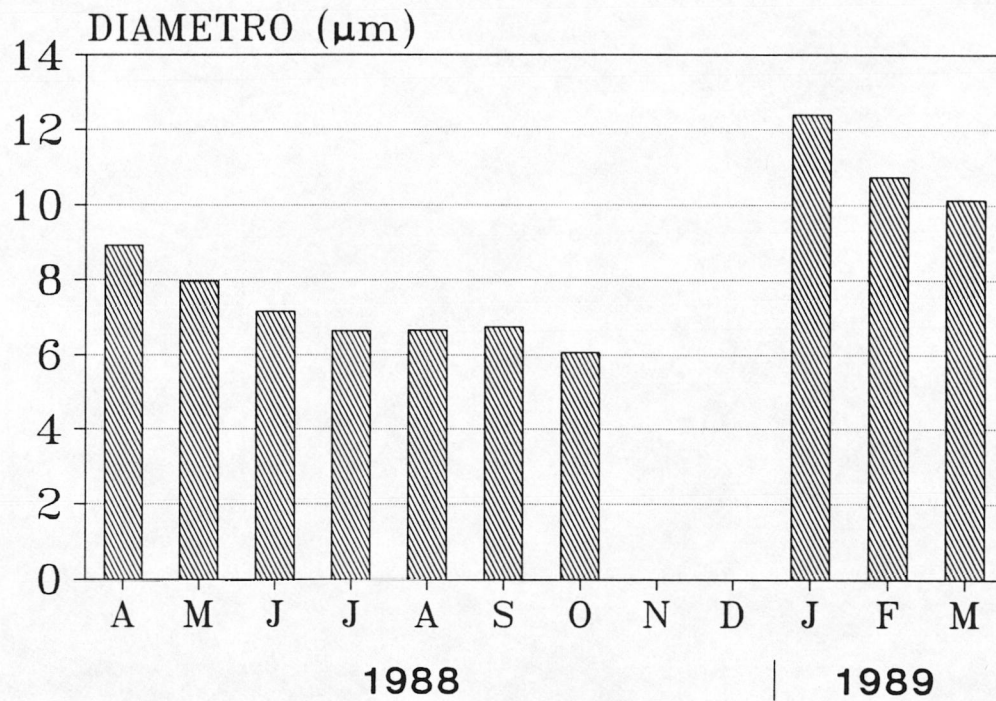


Fig. 5. Biomasa (μg peso fresco/l), densidad y composición taxonómica de la comunidad fitoplanctónica. Variación estacional.



CYCLOTELLA OCELLATA
ug/l

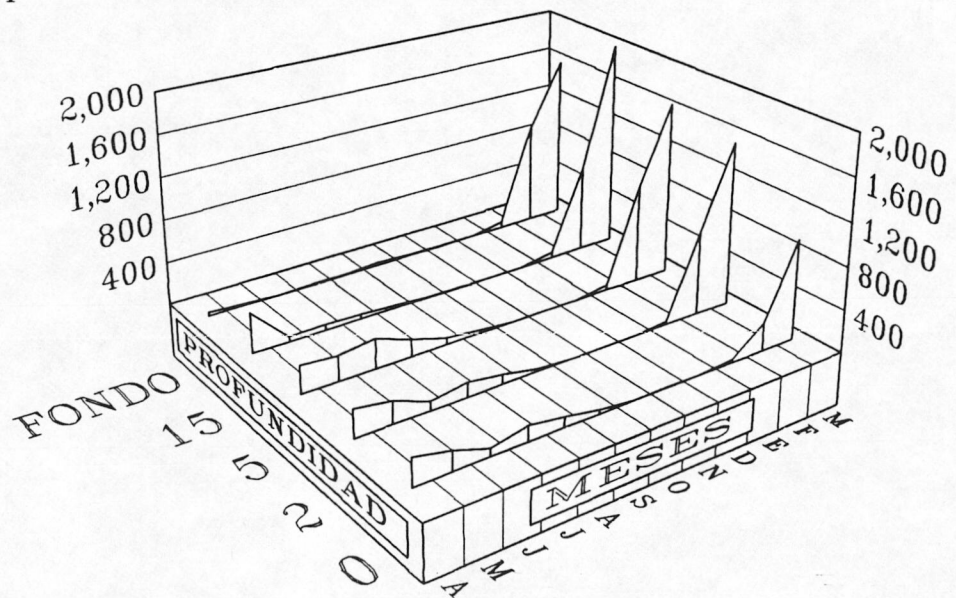
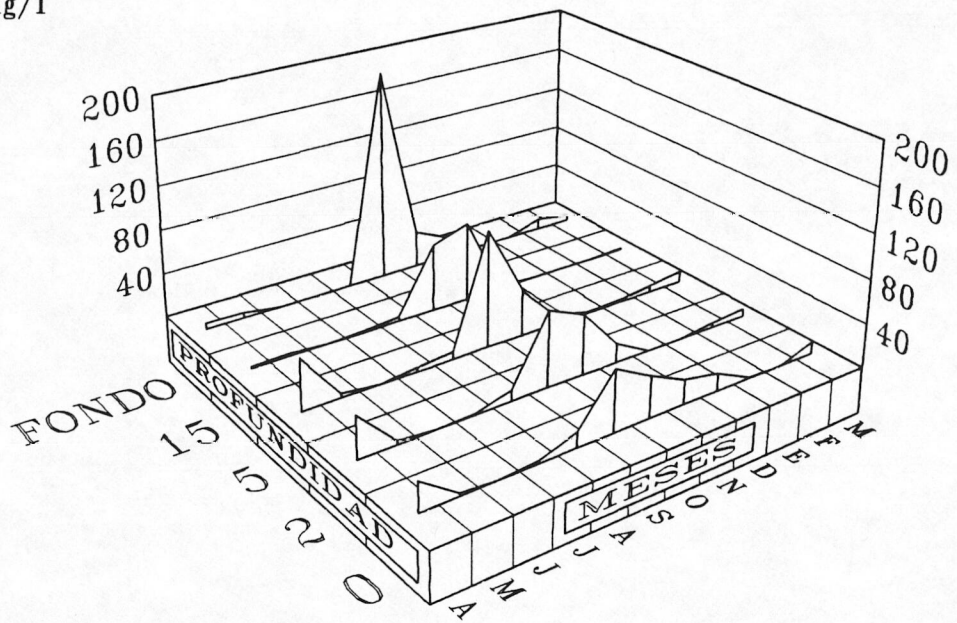


Fig.6. Evolución estacional del diámetro medio de las valvas y de la biomasa (μg peso fresco/l) de *Cyclotella ocellata*.

OOCYSTIS MARSONII
 ug/l



DICTYOSPHAERIUM SUBSOLITARIUM
 ug/l

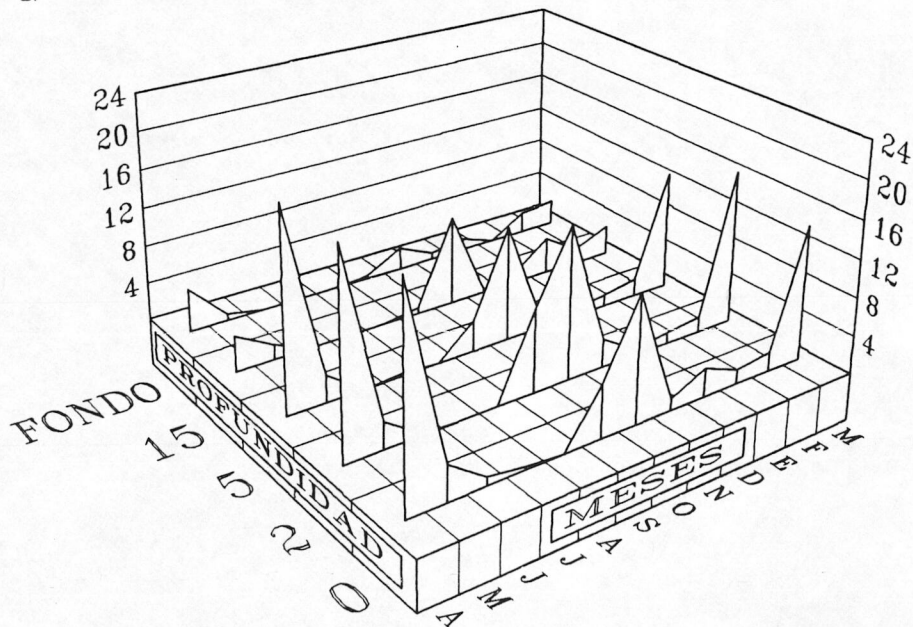
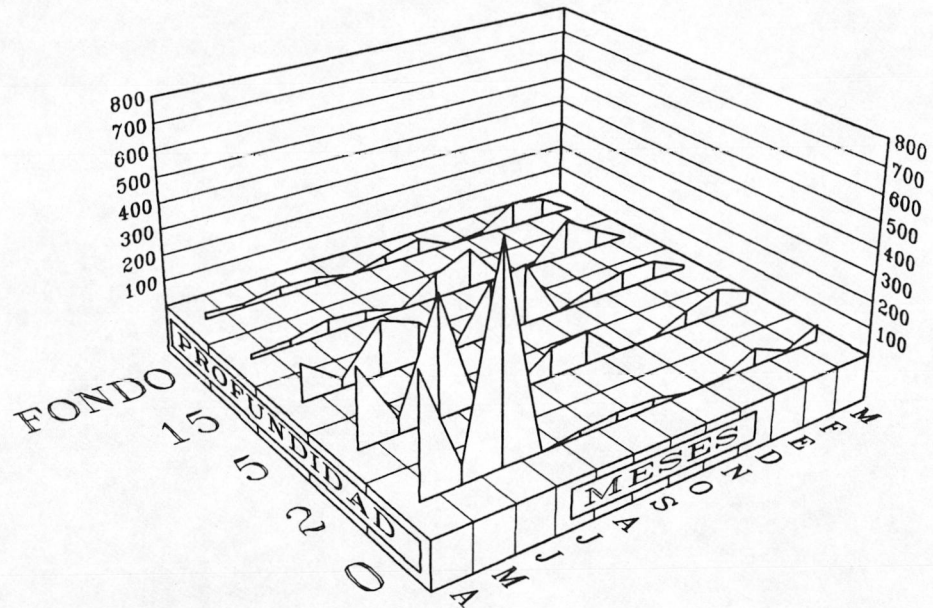


Fig. 7. Variación a lo largo del ciclo anual y en la columna de agua de la biomasa ($\mu\text{g/l}$) de algunas clorofíceas significativas.

CRYPTOMONAS EROSA
ug/l



CERATIUM HIRUNDINELLA
ug/l

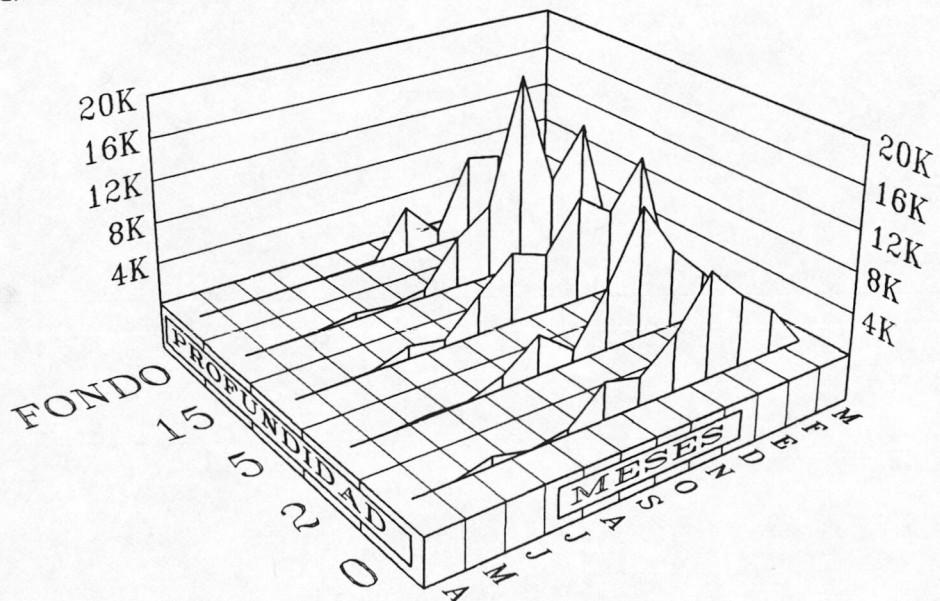
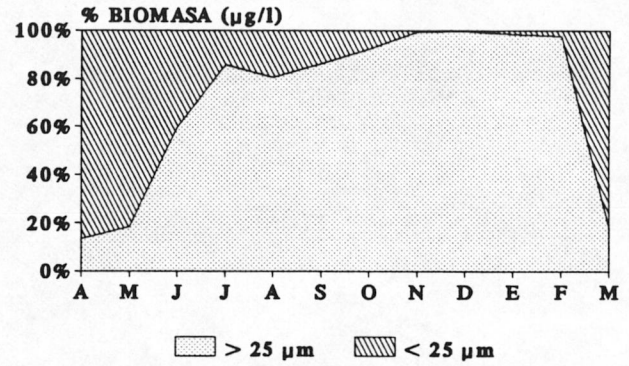
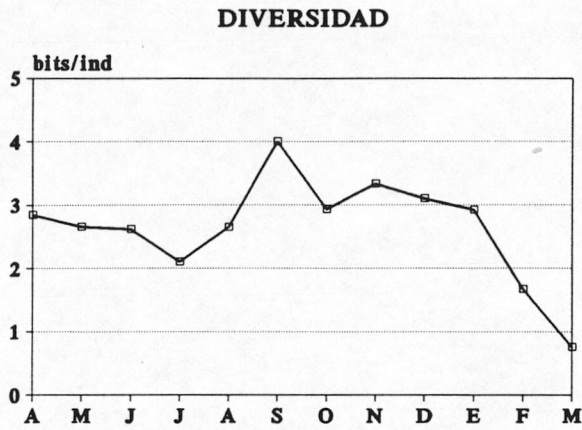


Fig. 8. Cambios en el tiempo y en el espacio de la biomasa (μg peso fresco/l) de *C. erosa* y *C. hirundinella* (K = x 1000).

FITOPLANCTON



ZOOPLANCTON

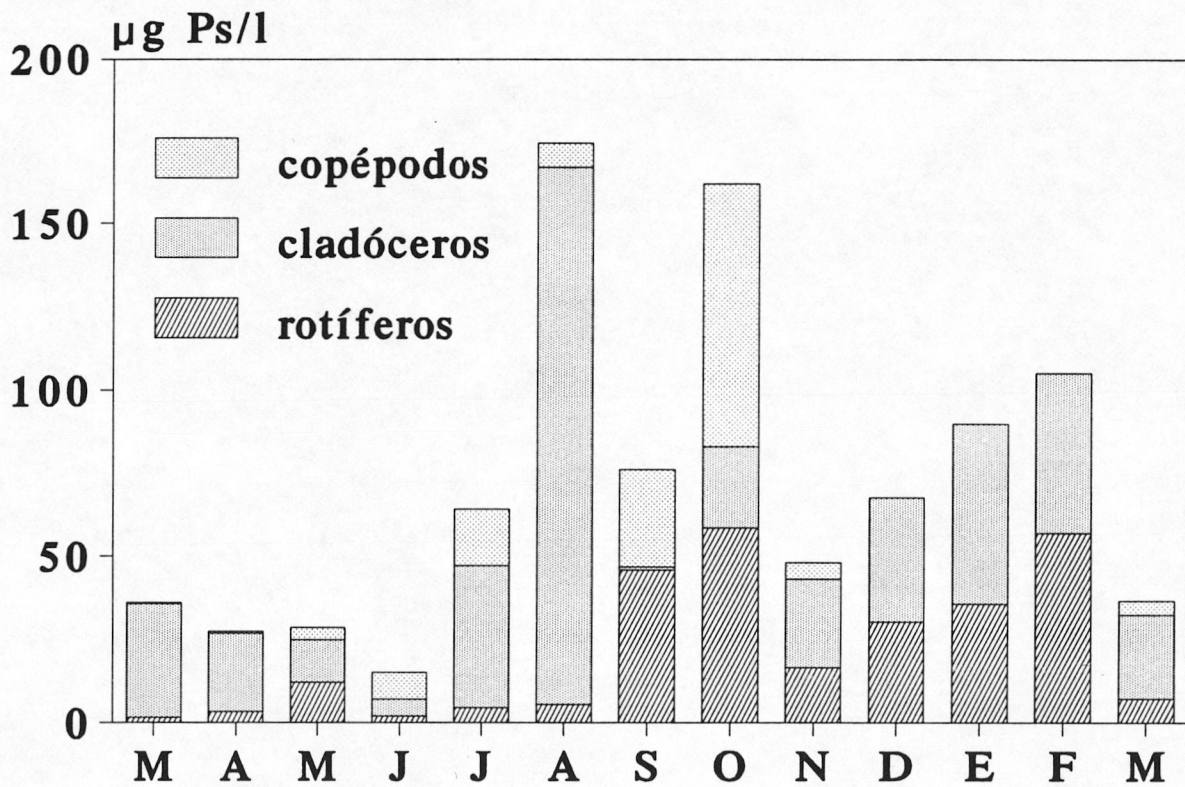


Fig. 9. Estructura de tamaños y diversidad de la comunidad de fitoplancton y variación estacional de la biomasa de los distintos grupos de zooplancton.

C.II. EXPERIMENTOS 1989

C.II.1. CONDICIONES INICIALES

Las experiencias se realizaron del 10 al 24 de Abril de 1989. En esta época la comunidad fitoplanctónica estaba constituida en un 95% por células nanoplanctónicas (menores de 25 μm de GALD), pertenecientes a la fracción de ultraplancton (3-12 μm) y nanoplancton (12-25 μm) principalmente. La especie dominante es *Cyclotella ocellata* (*Bacillariophyceae*), la cual representa más del 80% de la biomasa del fitoplancton. En el inicio de los experimentos *C. ocellata* se encuentra en fase de descenso de su población después del máximo anual acaecido en el mes de Marzo (ver Resultados, Ciclo anual). Otros grupos importantes, aunque con biomasa menor, son la clase *Cryptophyceae*, con *Cryptomonas erosa* y *Rhodomonas minuta* var. *nannoplanctica*, y la clase *Clorophyceae*, con *Dictyosphaerium subsolitarium*, *Chlorella vulgaris*, *Tetraselmis* sp. y *Oocystis Marsonii* principalmente.

En relación a la evolución anual en el embalse, los valores de las concentraciones de nutrientes son relativamente altos para silicatos y nitratos y extremadamente bajos para fosfatos y amonio. Estos resultados pueden hacernos pensar en la existencia de limitación del crecimiento del fitoplancton por fósforo en el inicio del estudio.

La concentración de zooplancton en general y de rotíferos y crustáceos en particular se presenta muy inferior a otras épocas del año. Las especies principales son *Daphnia longispina* y *Bosmina longirostris* entre los crustáceos y *Keratella cochlearis* y *Synchaeta pectinata* entre los rotíferos.

En la tabla II se muestran las concentraciones de nutrientes y de diversos parámetros relacionados con la comunidad fito y zooplanctónica medidos en las primeras horas de incubación de los encerramientos.

Tabla II. Valores medios de tres réplicas ($x \pm SE$) de diversos parámetros químicos y biológicos medidos el primer día de experimentación. Las concentraciones de los elementos químicos y biomasa de fitoplancton y zooplancton se expresan en $\mu\text{g/l}$, μg peso fresco/l y μg peso seco/l respectivamente.

	AC	BC	ZC
NUTRIENTES			
Amonio	1.4 \pm 0.3	1.6 \pm 0.5	1.6 \pm 0.6
Nitratos	264.7 \pm 2.7	264.2 \pm 2.0	271.1 \pm 0.6
Silicatos	326.7 \pm 11.5	321.4 \pm 5.5	243.0 \pm 0.0
Fosfatos	4.5 \pm 0.3	4.3 \pm 0.6	4.8 \pm 0.0
Fósforo total	12.3 \pm 1.4	13.2 \pm 2.4	17.6 \pm 4.5
FITOPLANCTON			
Clorofila	3.7 \pm 0.1	3.8 \pm 0.3	4.9 \pm 0.6
Biomasa	727.0 \pm 67.5	664.1 \pm 26.0	800.1 \pm 6.5
Nº cel/ml	4892.0 \pm 245.0	4497.0 \pm 609.0	6280.0 \pm 321.0
ZOOPLANCTON			
Biomasa total	4.8 \pm 0.3	0.9 \pm 0.4	64.4 \pm 4.5
Rotíferos	0.9 \pm 0.1	0.6 \pm 0.2	0.6 \pm 0.2
Crustáceos	3.8 \pm 0.5	0.3 \pm 0.1	63.8 \pm 3.9
ZM _B	1.3 \pm 0.4	0.3 \pm 0.0	3.8 \pm 0.4

	AN	BN	ZN
NUTRIENTES			
Amonio	564.7 \pm 13.6	606.7 \pm 69.8	467.0 \pm 105.9
Nitratos	935.2 \pm 22.1	873.3 \pm 91.4	872.9 \pm 55.5
Silicatos	326.7 \pm 16.0	311.0 \pm 33.4	256.1 \pm 12.8
Fosfatos	55.5 \pm 2.8	66.7 \pm 4.8	64.8 \pm 5.2
Fósforo total	68.3 \pm 2.3	75.4 \pm 17.2	78.8 \pm 15.2
FITOPLANCTON			
Clorofila	3.9 \pm 0.2	3.7 \pm 0.1	4.3 \pm 0.5
Biomasa	826.2 \pm 42.3	718.4 \pm 134.1	974.9 \pm 91.0
Nº cel/ml	4926.0 \pm 177.0	5230.0 \pm 302.0	7223.0 \pm 645.0
ZOOPLANCTON			
Biomasa total	4.8 \pm 0.3	0.9 \pm 0.5	60.2 \pm 3.8
Rotíferos	0.9 \pm 0.2	0.8 \pm 0.2	0.7 \pm 0.1
Crustáceos	3.9 \pm 0.6	0.1 \pm 0.0	59.5 \pm 3.6
ZM _B	1.4 \pm 0.5	0.2 \pm 0.0	3.6 \pm 0.3

Los valores iniciales de los elementos químicos son muy similares entre los tres tratamientos incluidos en cada grupo, fertilizados (N) o control (C). En el caso de los silicatos, nutriente con el que no se fertilizó, la similitud se encuentra entre los seis tratamientos. El resultado del análisis de varianza realizado confirma esta idea (Tabla III).

Tabla III. Resultados del ANOVA de dos vías (zooplancton y nutrientes) con medidas repetidas realizado para el primer día de experimentación sobre

varios parámetros químicos y biológicos. Z = zooplancton, N = nutrientes, ZxN = interacción de ambos. ↑ y ↓ indica si el incremento de la biomasa de zooplancton y concentración de nutrientes aumenta o disminuye los valores de estos parámetros. * P < 0.05, ** P < 0.01, *** P < 0.001, NS = no significativo (P > 0.05).

	Z	N	ZxN
NUTRIENTES ($\mu\text{g/l}$)			
Amonio	NS	↑***	NS
Nitratos	NS	↑***	NS
Silicatos	NS	NS	NS
Fosfatos	NS	↑***	NS
Fósforo total	NS	↑***	NS
FITOPLANCTON			
Clorofila-a ($\mu\text{g/l}$)	↑**	NS	NS
Biomasa ($\mu\text{g/l}$)	↑*	NS	NS
Densidad (cel/ml)	↑**	NS	NS
ZOOPLANCTON ($\mu\text{g/l}$)			
Biomasa total	↑***	NS	NS
Biomasa crustáceos	↑***	NS	NS
Biomasa rotíferos	NS	NS	NS
ZM _B	↑***	NS	NS

Los parámetros asociados al fitoplancton muestran diferencias significativas en relación a la manipulación del zooplancton (Tabla III). Esta diferencia se debe a la concentración superior de fitoplancton en los mesocosmos Z respecto a los mesocosmos A y B (Tabla II), consecuencia de la adición involuntaria de células algales al enriquecer las bolsas Z con zooplancton recolectado mediante arrastre con red. Como veremos más adelante, esta disparidad no interfiere en absoluto en el resultado de los experimentos, pues en el desarrollo de los limnocorales Z los valores relacionados con el fitoplancton disminuyen significativamente respecto a A y B.

La manipulación del zooplancton mediante adición (Z) y retirada (B) de individuos de tamaño mayor de 500 μm afecta únicamente a la concentración de crustáceos y básicamente a la de *D. longispina*, aunque también se aprecia un pequeño aumento de *B. longirostris*. Por el contrario, la biomasa de rotíferos no muestra diferencias entre los seis tratamientos. Dada la escasa densidad de zooplancton de gran tamaño

existente en el embalse en el inicio de los experimentos, la retirada de este zooplancton durante el llenado de las bolsas B no supuso una gran diferencia con las bolsas sin manipular A. Este carácter se reflejará igualmente en la semejanza de la respuesta del fitoplancton en dichos mesocosmos.

La alteración del zooplancton en los limnocorrales afecta tanto a la biomasa total como a la estructura de tamaño de la comunidad. La biomasa media individual del zooplancton de los diferentes tratamientos se calculó según la expresión propuesta por Elser et al. (1987):

$$ZM_B = \Sigma(b_i \times m_i) / B \quad \text{donde,}$$

b_i = biomasa total de la especie i ($\mu\text{g/l}$)

m_i = biomasa individual media de la especie i ($\mu\text{g/animal}$)

B = biomasa total de todas las especies presentes ($\mu\text{g/l}$)

En la tabla II podemos apreciar que el valor inicial de ZM_B para cada tratamiento es marcadamente diferente. Indudablemente la biomasa media por individuo en los encerramientos Z es muy superior al resto.

C.II.2. EVOLUCION DE LOS NUTRIENTES

Las figuras 10 y 11 muestran el desarrollo de la concentración de nutrientes en los diferentes tratamientos durante el período de experimentación.

De forma general se observa una disminución de todos ellos, mucho más acusada en los mesocosmos fertilizados inicialmente (N). En relación a los efectos de la manipulación de zooplancton podemos apreciar una respuesta diferente en el experimento Z (enriquecido con zoo > 500 μm) respecto a los experimentos A y B.

La concentración de nitratos decrece ligeramente en los encerramientos control (C) y de manera más enérgica en los fertilizados (N) (Fig. 10). El amonio sufre una reducción superior aún a la de los

nitratos en las bolsas fertilizadas A y B (no enriquecidas con cladóceros) que lleva a su agotamiento al final del experimento. En las bolsas Z, por el contrario, la disminución es más moderada. En los tres tratamientos no fertilizados (C), en los cuales la concentración inicial es muy baja, el amonio se agota rápidamente, si bien el experimento ZC (enriquecido principalmente con *Daphnias*) presenta un notable y puntual aumento durante los primeros días de incubación.

La concentración de sílice reactiva soluble (SRS) muestra un comportamiento muy similar en los dos grupos de experimentos, C y N (Fig. 11). En todas las bolsas se produce una rápida disminución de sílice, considerablemente superior y más acelerada en las fertilizadas (N). Igualmente el incremento del nivel de "grazing" (Z) parece provocar un consumo mayor de sílice.

La concentración inicial de fosfatos (SRP) es muy baja en las bolsas control y se mantiene en estos valores durante el tiempo de incubación, aunque siempre ligeramente superiores en ZC. En los mesocosmos fertilizados se observa una rápida disminución de fosfatos durante la primera semana en AN y BN; la evolución en ZN, sin embargo, difiere marcadamente de éstos pues la reducción de fosfatos es mucho más lenta y menos acusada. El desarrollo de la concentración de fósforo total es similar a la de fosfatos en las bolsas no fertilizadas. En las fertilizadas, por el contrario, se observan algunas diferencias. Los encerramientos AN y BN experimentan una reducción hasta el día décimo de incubación, a partir del cual se advierte un fuerte aumento. En ZN el fósforo total decrece progresivamente hasta el final del experimento, conservando su concentración por encima de la de AN y BN excepto este último día.

La temperatura del agua de las bolsas osciló entre 11.5 °C y 15.5 °C ascendiendo conforme avanzaba el experimento. No se observaron diferencias destacables entre las bolsas, del mismo modo que en los valores de pH que estuvieron comprendidos entre 7.6 y 8.

C.II.3. BIOMASA Y ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD

ZOOPLANCTONICA

En una primera aproximación a la evolución de la biomasa zooplanctónica en los encerramientos (Fig. 12), destaca principalmente la gran diferencia de comportamiento entre los experimentos control (C) y los fertilizados (N). La reducción de biomasa de los mesocosmos control se opone al importante incremento de ésta en los fertilizados durante la segunda semana de incubación como resultado del extraordinario crecimiento experimentado por los rotíferos (Fig. 13). Este incremento de los rotíferos es aproximadamente del mismo orden en AN y BN (zoo no manipulado y $>500 \mu\text{m}$, respectivamente) y muy superior en ZN (enriquecido con grandes cladóceros). Por el contrario, en las bolsas control (C) los rotíferos no muestran cambios apreciables excepto en ZC, donde observamos un notable aumento de su biomasa. Estos resultados parecen indicar que la fertilización con nutrientes así como el enriquecimiento con zooplancton de gran tamaño (fundamentalmente *Daphnias*) causaron indirectamente una aceleración en las tasas de crecimiento de los rotíferos. Las especies que más contribuyen a este aumento son *S. pectinata* y *K. cochlearis*.

La evolución de los crustáceos no presenta diferencias tan acusadas entre ambos grupos de tratamientos, C y N. En los encerramientos en los que no se manipuló el zooplancton (A) la biomasa de los crustáceos disminuye gradualmente mientras que en los encerramientos B (zooplancton $< 500 \mu\text{m}$) experimenta un importante incremento hacia la mitad del periodo de incubación para decrecer al final de éste. El resultado final en los dos tratamientos enriquecidos con zooplancton de gran tamaño, ZC y ZN, es una notable reducción de la biomasa de crustáceos, fundamentalmente a partir de la segunda semana de incubación. Esencialmente, este hecho se debe tanto a la disminución del número de individuos de *D. longispina* como de su biomasa media por organismo.

C.II.4. RESPUESTA DE LA COMUNIDAD

FITOPLANCTONICA A LAS PERTURBACIONES INTRODUCIDAS

C.II.4.1. EFECTO SOBRE LA ABUNDANCIA DEL FITOPLANCTON

En este apartado pretendemos analizar el impacto de las modificaciones introducidas sobre el conjunto de la comunidad fitoplanctónica mediante el estudio de los siguientes parámetros: biomasa y densidad celular del fitoplancton y concentración de clorofila-a.

El diseño del experimento realizado, mediante numerosos muestreos a lo largo del periodo de incubación, presenta algunas ventajas respecto a los muestreos a tiempo final, pues nos permite conocer las importantes variaciones ocurridas en el transcurso del experimento desde la introducción de la perturbación. En el caso de este estudio, dichas variaciones nos parecen particularmente destacables. Con el fin de examinar estos cambios detalladamente hemos realizado el análisis de la varianza (ANOVA de dos vías: zooplancton y nutrientes) para todos los días de muestreo individualmente (Tabla IV) así como para la totalidad del periodo de incubación sin considerar las diferentes fechas de toma de muestras (Tabla V).

Tabla V. Efecto del incremento de zooplancton y/o nutrientes sobre la abundancia de fitoplancton. ANOVA realizado para el conjunto de las fechas de muestreo. Signos como en tabla III.

	Z	N	ZxN
CLOROFILA ($\mu\text{g/l}$)	↓*	↑***	NS
BIOMASA ($\mu\text{g/l}$)	↓***	↑***	NS
DENSIDAD (cel/ml)	↓**	↑***	↑*
CLOROFILA/BIMOMASA	↑*	↑*	↑*

La biomasa del fitoplancton se ve fuertemente afectada y con igual intensidad, aunque en sentido inverso, por el aumento de la presión de predación y la adición de nutrientes (tabla V, Fig. 14). Para cada tratamiento con diferente concentración de zooplancton la biomasa

fitoplanctónica es siempre superior en los limnocorrales fertilizados (N) que en los control (C) e, igualmente, para una concentración determinada de nutrientes la biomasa del fitoplancton disminuye conforme aumenta la densidad zooplanctónica.

En ambos grupos de experimentos, control y fertilizados, el desarrollo de la biomasa muestra un patrón muy semejante en A y B, marcadamente diferente de Z (enriquecido con cladóceros). Hasta el día décimo de incubación (muestreo número 6), la biomasa fitoplanctónica de los limnocorrales A y B aumenta si bien de forma mucho más acusada en los fertilizados. En esta etapa, el aumento de la presión de "grazing" en las bolsas Z hace descender la biomasa en ZC o la mantiene en los valores iniciales, a pesar del enriquecimiento con nutrientes, en ZN.

En los últimos días de incubación esta tendencia se invierte, paralelamente a los cambios acaecidos en la concentración de nutrientes y en la biomasa y estructura de la comunidad zooplanctónica. La biomasa del fitoplancton decrece en A y B en tanto que aumenta en Z respondiendo a cambios en su composición específica, como veremos más adelante.

La **clorofila** presenta una evolución muy semejante a la biomasa algal tanto en su respuesta a la alteración del zooplancton como al enriquecimiento con nutrientes (Tabla V, Fig. 15). Tan solo podemos destacar como aspecto diferenciador el incremento final de clorofila claramente superior al de biomasa en los mesocosmos Z (con zooplancton), cuyos valores superan incluso los de A y B (Tabla IV).

Diferenciándose de los parámetros ya mencionados, clorofila y biomasa, la **densidad celular** no muestra un patrón de comportamiento tan claro respecto a la manipulación del zooplancton, aunque sí en relación a la fertilización (Fig. 16, Tabla IV). Durante los primeros diez días de incubación, el desarrollo de la densidad celular es parecido al de clorofila y biomasa pero, a partir de entonces cada uno de los seis tratamientos presenta un comportamiento individualizado, reflejo de los importantes cambios taxonómicos acaecidos en este período.

A modo de resumen podemos concluir que las dos perturbaciones introducidas causan un fuerte impacto sobre la abundancia del fitoplancton. La adición de nutrientes conduce al aumento de éste y el enriquecimiento con *Daphnias* a su reducción durante la primera mitad del experimento en la que, de forma general, se mantienen las condiciones iniciales. Al final del periodo de estudio este comportamiento se invierte. Sin duda este hecho tiene una estrecha relación con la variación en la concentración de nutrientes y comunidad fito y zooplanctónica ocurrida en los limnocorrales.

C.II.4.2. EFECTO SOBRE EL COCIENTE CLOROFILA/BIOMASA Y TASA DE CRECIMIENTO DE LA COMUNIDAD

El cociente entre la concentración de clorofila existente por unidad de biomasa fitoplanctónica en los distintos tratamientos, puede darnos una idea aproximada de la variación de la capacidad de producción del fitoplancton respecto a la alteración del zooplancton y la adición de nutrientes.

El cociente clorofila/biomasa responde positivamente al aumento de la biomasa y tamaño medio individual del zooplancton (Tabla V, Fig 17). Después de un ligero descenso durante los primeros días, este cociente se incrementa significativamente en ZC y ZN en la segunda mitad del experimento. El enriquecimiento con nutrientes provoca un claro aumento de la relación clorofila/biomasa, independientemente de la presión de "grazing" ejercida.

De acuerdo con la idea inicial de este trabajo que comprendía el estudio de la propagación en el tiempo de las perturbaciones introducidas sobre la comunidad fitoplanctónica, la tasa de crecimiento de ésta se ha calculado para cada intervalo entre dos muestreos y no para el tiempo total de incubación como realizan otros autores (Lehman y Sandgren, 1985, Bergquist y Carpenter, 1986). La figura 18 muestra el desarrollo de la tasa de crecimiento en los encerramientos. La ecuación usada para su cálculo ha sido la siguiente:

$$r = \ln (B_{t+1}/B_t) / t_{+1} - t \quad \text{donde,}$$

r = tasa de crecimiento neto

B_{t+1} = biomasa del fitoplancton en el tiempo t_{+1} (días)

B_t = biomasa del fitoplancton en el tiempo t (días)

Las dos perturbaciones introducidas ejercen un claro efecto sobre la tasa de crecimiento y, de nuevo, el comportamiento de A y B se muestra muy semejante entre sí y diferente al de Z. El impacto de la adición de nutrientes puede apreciarse rápidamente, pues en los primeros días de incubación r aumenta considerablemente en A y B. En esta primera etapa el incremento de r es superior en los mesocosmos en los que se retiró el zooplancton de gran tamaño (B) que en los que no (A). A partir del día diez el efecto de los nutrientes parece cesar y los valores de r descienden bruscamente. En los limnocorrales A y B no fertilizados (AC y BC) la tasa de crecimiento es menor y, de igual modo desciende en la segunda mitad del experimento.

El aumento de la presión de "grazing" parece sobrepasar el efecto de la fertilización con nutrientes en ZN que muestra tasas de crecimiento muy bajas y negativas al principio. En ZC, donde no se añadieron nutrientes este efecto es mucho más acusado. Posteriormente la tendencia se invierte y las tasas de crecimiento de estos mesocosmos aumentan notablemente alcanzando valores superiores incluso a los de A y B.

C.II.4.3. EFECTO SOBRE LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD

C.II.4.3.1. COMPOSICION TAXONOMICA

Ambas perturbaciones, nutrientes y zooplancton, modifican considerablemente la composición taxonómica de la comunidad algal (Fig. 19). Al iniciarse el experimento las diatomeas representan más del 80% de la biomasa total del fitoplancton. El resto de la biomasa lo constituyen principalmente clorofíceas y criptofíceas y otros grupos como crisofíceas, dinofíceas, euglenofíceas, primnesiofíceas y cianofíceas

presentan un porcentaje de biomasa extremadamente bajo. Hacia el final del periodo de incubación la composición taxonómica muestra un aspecto sustancialmente distinto del inicial en aquellos tratamientos fertilizados con nutrientes así como en los que se añadieron grandes cladóceros (Z).

La mayoría de los grupos taxonómicos responden positivamente a la adición de nutrientes (Tabla VI) y esta respuesta es más acusada en aquellos que eran mayoritarios al principio del experimento, diatomeas, clorofíceas y criptofíceas. No obstante, este resultado no se traduce siempre en un aumento de biomasa. Así, las diatomeas sufren un marcado descenso de su biomasa en los mesocosmos ZN como consecuencia de la adición de zooplancton que en este caso sobrepasa el efecto de la fertilización. De todos los grupos taxonómicos las criptofíceas presentan el crecimiento más espectacular en los encerramientos enriquecidos. Los restantes grupos evolucionan de forma diferente según la comunidad zooplanctónica existente.

Las diferencias de biomasa y estructura de tamaños del zooplancton entre A y B apenas se reflejan en la composición taxonómica de estas bolsas. El resultado más llamativo en relación a la manipulación del zooplancton se observa en las bolsas Z, en las que se añadieron un gran porcentaje de cladóceros. En la segunda mitad del periodo de estudio la biomasa de las diatomeas desciende considerablemente en los limnocorales ZC y ZN en tanto que clorofíceas y crisofíceas aumentan.

Las proporciones de los distintos grupos taxonómicos en la composición inicial se mantiene en líneas generales en los mesocosmos control AC y BC, en tanto que el resultado final es muy diferente en el resto de los limnocorales. En los fertilizados AN y BN (baja biomasa de cladóceros) diatomeas y criptofíceas son los grupos mayoritarios al finalizar el experimento y otros como primnesiofíceas, dinofíceas y clorofíceas en AN y clorofíceas y dinofíceas en BN muestran un porcentaje elevado.

C.II.4.3.2. CLASES DE TAMAÑO

Como se expuso en el capítulo de material y métodos, el fraccionamiento en clases de tamaño del fitoplancton realizado es el siguiente: picoplancton (0-3 μm), ultraplancton (3-12 μm), nanoplancton (12-25 μm) y microplancton (>25 μm). La inclusión o no en determinado grupo se ha realizado teniendo en cuenta la dimensión axial linear máxima (GALD) de los individuos de cada especie.

En la época en la que se inició el experimento la comunidad fitoplanctónica estaba constituida fundamentalmente por ultraplancton y nanoplancton, presentando las fracciones de micro y picoplancton un porcentaje ínfimo. Esta proporción únicamente variará de manera sustancial como consecuencia de la adición de grandes cladóceros en los mesocosmos Z (Fig. 20). La manipulación del zooplancton en estas bolsas provoca un sorprendente crecimiento de algas de gran tamaño durante la segunda semana de incubación mientras que ejerce un efecto depresor sobre nano y ultraplancton (Tablas IV y VI). EL resultado en estos limnocorrales Z es una comunidad compuesta en más del 50% por algas grandes, incomedibles y responsables del notable aumento final de biomasa.

La fertilización con N y P provoca el crecimiento de todas las fracciones pero principalmente de las algas comprendidas entre 3-25 μm por lo que la composición final de tamaños en AN Y BN, donde la presión de "grazing" es muy inferior a Z, no difiere en gran medida de la inicial o de la de sus homólogos no fertilizados AC y BC. Nos parece interesante indicar que el crecimiento de estas algas comprendidas entre 3 y 25 μm no es inmediato a la adición de nutrientes sino que se produce a partir del quinto día de incubación.

De todas las fracciones de tamaño el picoplancton (0-3 μm) es la que presenta un comportamiento más irregular, consecuencia de los cambios específicos que se producen en los distintos tratamientos.

Tabla VI. Resumen de los efectos del incremento de cladóceros y la

adición de nutrientes sobre la composición taxonómica y en clases de tamaño del fitoplancton. ANOVA para el conjunto de las fechas de muestreo. Z = zooplancton, N = nutrientes, ZxN = interacción de ambas. ↑ y ↓ indican si la respuesta es positiva o negativa. * P < 0.05, ** P < 0.01, *** P < 0.001, NS = no significativo.

	Z	N	ZxN
(μg Peso fresco/l)			
DIATOMEAS	↓***	↑***	NS
CRIFTOFICEAS	NS	↑***	NS
CLOROFICEAS	NS	↑***	NS
DINOFICEAS	NS	↑*	NS
CIANOBACTERIAS	↓*	NS	NS
CRISOFICEAS	↑***	NS	NS
PRIMNESIOFICEAS	NS	↑**	NS
(μg Peso fresco/l)			
PICOPLANCTON	NS	↑**	NS
ULTRAPLANCTON	↓***	↑***	↑*
NANOPLANCTON	↓***	↑***	NS
MICROPLANCTON	NS	NS	NS

C.II.4.4. EFECTO SOBRE LAS ESPECIES ALGALES

Con el propósito de analizar con un grado de resolución creciente el impacto de las perturbaciones sobre la comunidad fitoplanctónica, realizamos en este apartado el estudio de las variaciones de la biomasa de las poblaciones así como las modificaciones del biovolumen individual de algunas especies. Hemos elegido para su estudio aquellas especies más representativas según presenten una biomasa y/o densidad numérica superior durante todo el tiempo de incubación o en parte de éste.

C.II.4.4.1. EVOLUCION DE LA BIOMASA POBLACIONAL

Como se ha mencionado anteriormente *Cyclotella ocellata* es la especie que muestra una biomasa mayor y al ser prácticamente la única diatomea presente, su evolución condiciona totalmente la de este grupo. Dentro del género *Cyclotella* esta especie es de las de menor tamaño descritas; el diámetro de su valva osciló entre 4.5 μm y 20.7 μm con un valor medio de 9.3 μm al inicio de los experimentos.

Esta especie se ve afectada con igual intensidad por la

fertilización con nutrientes y por la alteración de la biomasa y estructura de tamaño del zooplancton (Tabla VII); su respuesta a ambas perturbaciones es muy rápida en el tiempo (Tabla IV).

Tabla VI. Resultados del ANOVA de dos vías (zooplancton y nutrientes) realizado para el conjunto de las fechas de muestreo sobre las especies algales. Signos como en Tabla IV.

	Z	N	ZxN
<i>Cyclotella ocellata</i>	↓***	↑***	NS
<i>Cryptomonas erosa</i>	NS	↑***	NS
<i>Rhodomonas minuta</i> var. <i>nannoplanctica</i>	↓**	↑***	NS
<i>Oocystis marsonii</i>	↑**	↑***	NS
<i>Oocystis lacustris</i>	↑**	NS	NS
<i>Chlorella vulgaris</i>	↑**	NS	NS
<i>Dictyosphaerium</i> <i>subsolitarium</i>	↓**	↑***	NS
<i>Tetraselmis sp.</i>	↓*	↑***	NS
<i>Pandorina morum</i>	NS	↑*	NS
<i>Gymnodinium sp.</i>	↓*	↑*	NS
<i>Microcystis holsatica</i>	↓*	↑**	NS
<i>Dinobryon divergens</i>	↑***	NS	NS
<i>Chrysochromulina parva</i>	NS	↑**	NS

En la evolución de su biomasa podemos apreciar en primer lugar que el comportamiento de *C. ocellata* en los encerramientos con una densidad mayor de cladóceros (Z) difiere sustancialmente de los restantes (Fig. 21). La depredación ejercida sobre *C. ocellata* por los cladóceros añadidos en ZC y ZN provoca una intensa y rápida caída de su biomasa hasta su práctica desaparición. Este descenso de biomasa tiene la misma magnitud en ambos encerramientos, independientemente de la concentración de nitrógeno y fósforo.

La diferencia en la densidad de zooplancton entre A y B no se refleja en la evolución de esta especie. Tanto en las bolsas fertilizadas (N) como en las control (C) *C. ocellata* experimenta un aumento de biomasa durante los primeros días de incubación (de magnitud mayor en los fertilizados) y al final del experimento decrece en todos los

encerramientos.

El crecimiento de *C. ocellata*, como diatomea, está estrechamente relacionado a la concentración de sílice en el medio, elemento indispensable para su reproducción. De este modo observamos que existe un fuerte consumo de sílice en todos los tratamientos a pesar de que en los Z no conduce al aumento del número de células a causa de la intensa depredación a que están sometidas. Es precisamente en estos mesocosmos (ZC y ZN) donde el descenso de sílice es más rápido y enérgico (Fig 11). En las bolsas fertilizadas con nutrientes la SRS se agota rápidamente mientras que en las control permanece en valores detectables, aunque muy bajos, durante todo el experimento.

Entre las criptofíceas encontramos las especies *Cryptomonas erosa* y *Rhodomonas minuta* var. *nannoplanctica* (Fig. 21). Ambas muestran una evolución similar aunque según el resultado del análisis de ANOVA (Tabla VII), *C. erosa* no manifiesta ningún cambio a la modificación del zooplancton. Sin embargo el análisis de cada fecha de muestreo (Tabla IV) nos revela la existencia de un fuerte impacto del aumento de la densidad de cladóceros sobre esta especie en la mayoría de los días.

La fertilización incrementó significativa y espectacularmente la biomasa de las dos especies en los encerramientos con zooplancton normal (A) o con zoo < 500 μm (B). Este crecimiento no es tan inmediato como en *C. ocellata* sino que ocurre hacia la mitad del periodo. El aumento de biomasa en Z queda limitado por la depredación de los herbívoros, mucho más acusada sobre *R. minuta* que sobre *C. erosa*.

En las bolsas no fertilizadas, por el contrario, la evolución de A y B es muy diferente para estas especies pues el crecimiento experimentado en A (zooplancton no manipulado) no se observa en B (zooplancton < 500 μm), donde la biomasa de las criptofíceas se mantiene en los niveles iniciales o disminuye ligeramente. Una presión de predación superior en estos mesocosmos control (ZC) conduce al descenso de las dos especies, de nuevo más acusado en *R. minuta*. En estas bolsas

no fertilizadas destaca, por tanto, la respuesta negativa de *C. erosa* y *R. minuta* a niveles extremos de zooplancton (B y Z) mientras que su crecimiento aumenta a niveles intermedios.

En los últimos días de incubación la biomasa de las dos especies disminuye considerablemente en todos los tratamientos, aspecto que se refleja claramente en la evolución de las criptofíceas.

Gymnodinium sp. es la única especie destacable entre las dinofíceas. Se trata de una taxon de reducido tamaño (GALD = 13.7 μm de media) por lo que podemos pensar sea fácilmente consumida por el zooplancton, como se aprecia en el desarrollo de su biomasa (Fig. 22) y en el resultado del análisis ANOVA (Tabla VII y IV).

La adición de nutrientes promueve el crecimiento de *Gymnodinium sp.* en aquellos encerramientos en los que la presión de depredación no fué aumentada (AN y BN). Al final del experimento sin embargo esta especie decrece en los mesocosmos sin grandes cladóceros (BN) y muestra un extraordinario incremento, sólo comparable al de criptofíceas, en los no manipulados (AN). En el grupo de bolsas no fertilizados se advierte un ligero aumento de biomasa en AC y BC.

El comportamiento descrito para *Gymnodinium sp.* es mayoritariamente válido para *Microcystis holsatica*, la única especie presente del grupo de las cianofíceas, muy escaso por otro lado en este embalse (ver Resultados, Ciclo Anual). Aunque las cianofíceas en general y *Microcystis* en particular ha sido caracterizada en numerosos estudios como una especie poco vulnerable al "grazing" de los herbívoros a causa de la cubierta gelatinosa de sus colonias, en nuestro experimento *M. holsatica* es claramente consumida por el zooplancton (Fig. 22, Tabla VII). Quizás sea necesario señalar que las colonias de esta especie presentan unas dimensiones muy reducidas (5.3-11.49 μm de longitud máxima) respecto a las especies de *Microcystis* más comunes como *M. aeruginosa* o *M. flos-aquae*.

El grupo mejor representado en cuanto a número de especies se

refiere son las clorofíceas. Si bien el conjunto de todas ellas muestra una respuesta positiva al enriquecimiento y no se ven afectadas por la modificación del zooplancton, el comportamiento individual de éstas varía sustancialmente según la especie considerada.

Dictyosphaerium subsolitarium es la clorofíceas más importante durante la mayor parte de los experimentos. Son células esféricas muy pequeñas (1.42-2.16 μm de diámetro medio) que se agrupan mediante tractos gelatinosos formando colonias laxas de tamaño muy variable. El incremento de biomasa y tamaño individual medio del zooplancton parece impedir el crecimiento de *D. subsolitarium* únicamente durante los primeros días de incubación pues posteriormente su biomasa aumenta en estas bolsas Z. La fertilización, por el contrario, ocasiona un rápido e intenso aumento de biomasa en la mitad del experimento en los tratamientos con zooplancton normal (AN) o menor de 500 μm (BN).

Dentro de las clorofíceas el grupo de las oocistáceas está representado principalmente por *Oocystis marsonii*, *Oocystis lacustris* y *Chlorella vulgaris*. Estas especies presentan una particularidad común en su desarrollo: son las únicas de entre todas las especies iniciales cuya biomasa es superior en los limnocorales donde la presión de depredación es mayor (Fig. 23). Este hecho se refleja igualmente en los resultados del ANOVA (Tabla VII). Las oocistáceas presentan cubiertas orgánicas resistentes de difícil digestión por los herbívoros (Porter, 1973, 1977), que le permite así su predominio en ambientes de alta presión de "grazing".

Respecto a los nutrientes la respuesta de *O. marsonii* es positiva pero la de *O. lacustris* y *C. vulgaris* está menos clara. Consideramos importante señalar que el aumento de biomasa de estas especies en los limnocorales Z, independientemente de si fueron fertilizados con N y P (ZN) o no (ZC), es muy significativo.

El resto de las especies de algas verdes cuya biomasa o densidad numérica es muy inferior a las comentadas (*Tetraselmis sp.*, *Tetraedron*

minimum, *Scenedesmus ecornis*, *Scenedesmus acutus*...), presenta en términos generales una evolución similar; la fertilización causa el aumento de biomasa y el incremento de densidad de cladóceros el descenso.

Por último trataremos sobre un grupo de especies cuya singularidad radica en su aparición en los últimos días de incubación. En este grupo incluimos la clorofícea *Pandorina morum*, la crisofícea *Dinobryon divergens* y primnesiofícea *Chrysochromulina parva* (Fig. 24).

C. parva es una especie flagelada de reducido tamaño que sufre un notable incremento de biomasa y densidad celular en todos los encerramientos a partir del día décimo de incubación, momento en que la mayoría de las especies empiezan a declinar. Este crecimiento es significativamente mayor (Tabla VII) en las bolsas enriquecidas que en las control y en aquellas donde la biomasa del zooplancton es menor (A y B). Del mismo modo que *Gymnodinium sp.* y *M. holsatica*, *C. parva* disminuye bruscamente en el último muestreo en el tratamiento fertilizado donde se retiraron los cladóceros (BN). Hay que señalar que la única réplica de este tratamiento BN se encontraba dañada el último día por lo que la extraña desaparición de estas especies flageladas puede estar relacionada con este hecho.

P. morum y *D. divergens* son dos especies coloniales, pertenecientes a la fracción del microplancton, cuya presencia y desarrollo en este experimento están claramente ligados al aumento de la presión de depredación aunque con una salvedad, *D. divergens* se encuentra en ambos tratamientos Z (fertilizados y control) y con biomasa muy semejante mientras que *P. morum*, por el contrario, solo se observa en los mesocosmos fertilizados ZN. Estas especies son en gran parte responsables del cambio en la composición taxonómica y estructura de tamaño de la comunidad así como de biomasa y clorofila observados en los limnocorrales Z al final del experimento.

El desarrollo de especies microplanctónicas, incomedibles, como resultado del aumento de la presión de depredación es un hecho observado

en anteriores estudios, en los que se señala como principal factor responsable la relajación de la competencia por los nutrientes a causa del descenso de las especies nanoplanctónicas ocasionada por los herbívoros.

Realizaremos un pequeño resumen de los efectos de las perturbaciones sobre las especies algales clasificando éstas según el tipo de respuesta observado. La tabla VIII muestra estos resultados.

LIMITADAS POR NUTRIENTES	EFECTO DEL INCREMENTO DE DEPREDACION		
	DISMINUYEN	AUMENTAN	NO AFECTADAS
NO		4	
SI	16	3	10

Dentro del grupo de especies limitadas por nutrientes, concretamente por fósforo, se encuentran la mayoría de los táxones presentes en el embalse (29 de 33 especies); su respuesta a la depredación por el contrario es muy diversa. El grupo más numeroso lo constituyen aquellas especies que a la vez que limitadas por los nutrientes son también consumidas por el zooplancton. Todas ellas son de pequeño tamaño, no hay ninguna microplanctónica y pertenecen a este grupo, además de las ya comentadas, numerosas especies de clorococales y volvocales unicelulares como *Scenedesmus spp.*, *Monoraphidium minutum*, *M. contortum* ... El grupo de algas no afectadas por el "grazing" lo forman especies del microplancton, como grandes diatomeas pennadas, *Pediastrum boryanum*, *Peridinium sp* y algunas clorococales de pequeño tamaño (*S. eornis*, *Tetraedron minimum*, *Tetrachlorella incerta*). Hay tres especies que responden positivamente a ambas perturbaciones: *O. marsonii*, *Pandorina morum* y *Keratococcus sp.* (GALD > 40 μ m). Por último, el grupo formado por taxones no limitados por nutrientes y favorecidos por la depredación lo componen *C. vulgaris*, *O. lacustris*, *D. divergens* y *Staurastrum sp.*

Entre las especies que no muestran una respuesta negativa al aumento de zooplancton se encuentran tanto táxones de gran tamaño como del

nanoplancton.

C.II.4.4.2. CAMBIOS EN EL TAMAÑO MEDIO INDIVIDUAL

Para el análisis de las variaciones en el tamaño individual hemos elegido tan solo tres especies: *C. ocellata*, *C. erosa*, *R. minuta*. Son las únicas presentes durante todo el experimento abundantemente de forma que el número de medidas de su tamaño de que disponíamos fuese suficiente como para realizar un análisis fiable.

El caso de *C. ocellata* merece especial atención. Un carácter intrínscico de las diatomeas es la reducción de su tamaño celular con las sucesivas divisiones vegetativas, de este modo conforme crece la población disminuye el tamaño medio de sus individuos indefectiblemente. La recuperación del tamaño sólo puede realizarse mediante el proceso de reproducción sexual.

En estos experimentos observamos que el diámetro de *C. ocellata* incrementa notablemente con la fertilización y la adición de cladóceros en tanto que disminuye en el resto de los limnocorrales. En el caso de los fertilizados el aumento del diámetro, a pesar del crecimiento vegetativo, tiene su origen en el proceso de reproducción sexual desencadenado como consecuencia de la fertilización con fósforo (Pérez Martínez et al., en prensa); distintas estadios de la reproducción sexual (auxosporas) se han observado directamente al microscopio durante los experimentos en estos mesocosmos N. Sin embargo el incremento de diámetro en ZN es muy superior al resto y en ZC, no fertilizado, las células experimentan un importante aumento de tamaño. En los limnocorrales ZC también se observaron auxosporas, si bien en menor concentración que en los fertilizados. A la vista de estos resultados podemos sugerir que la adición de cladóceros ejerce dos efectos sobre el tamaño de *C. ocellata*: el primero es la fertilización natural del medio mediante la excreción de nutrientes y el segundo el consumo preferente de los herbívoros hacia las células de menor tamaño. En cuanto a los encerramientos sin *Daphnias* y sin nutrientes (AC y BC) la disminución del diámetro es consecuencia

lógica del crecimiento vegetativo sucedido.

Del mismo modo que *C. ocellata* ambas perturbaciones conducen al aumento del tamaño de las criptofíceas. El biovolumen individual incrementa considerablemente en los limnocorrales fertilizados respecto a los control y, a su vez, dentro de cada grupo el biovolumen celular es mayor en aquellas sometidas a una intensa depredación (ZC y ZN).

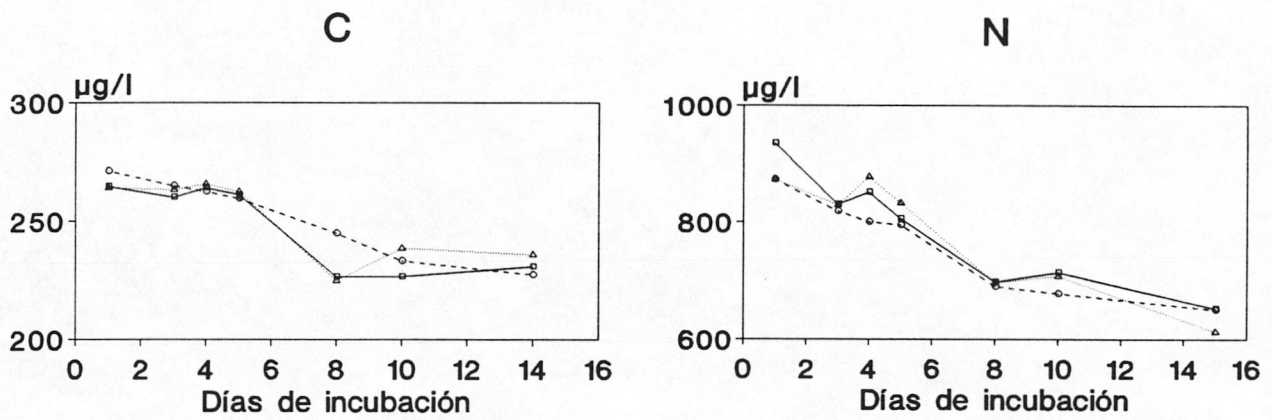
	Día 3			Día 4			Día 5		
	Z	N	ZxN	Z	N	ZxN	Z	N	ZxN
CLOROFILA ($\mu\text{g/l}$)	↓**	NS	NS	↓***	↑***	↑**	↓***	↑***	↑***
BIOMASA ($\mu\text{g/l}$)	↓*	↑*	NS	↓***	↑*	NS	↓***	↑***	↑***
DENSIDAD (cel/ml)	↓***	↑**	NS	↓*	↑**	NS	↓***	↑***	↑***
($\mu\text{g/l}$)									
DIATOMEAS	NS	NS	NS	↓***	↑**	NS	↓***	↑***	↑***
CRIFTOFICEAS	↓***	↑*	NS	NS	NS	NS	↓*	↑***	NS
CLOROFICEAS	↓**	NS	NS	↓**	NS	NS	↓**	↑***	↑*
DINOFICEAS	NS	↑*	↓**	↓***	NS	NS	↓***	NS	NS
CIANOBACTERIAS	↓**	↑**	↑**	↓**	NS	NS	↓**	↑***	↑**
CRISOFICEAS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	↑*	NS	NS
PRIMNESIOFICEAS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	↓*	↑*	↑*
($\mu\text{g/l}$)									
PICOPLANCTON	NS	NS	NS	NS	NS	NS	↓***	NS	NS
ULTRAPLANCTON	↓*	NS	NS	↓***	↑*	NS	↓*	↑*	NS
NANOPLANCTON	↓*	NS	NS	↓**	↑*	NS	↓**	↑***	↑*
MICROPLANCTON	NS	NS	NS	NS	NS	NS	↑*	↑*	NS
($\mu\text{g/l}$)									
<i>C. ocellata</i>	↓**	↑**	NS	↓**	↑*	NS	↓***	↑***	↑***
<i>C. erosa</i>	↓*	NS	NS	NS	NS	NS	↓*	↑***	NS
<i>R. minuta</i>	↓*	↑*	NS	↓***	↑***	↑***	↓**	↑***	NS
<i>O. marsonii</i>	↑**	↑*	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
<i>O. lacustris</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	↓*	NS	NS
<i>C. vulgaris</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	↑***	NS
<i>D. subsolitarium</i>	↓***	↑***	NS	↓**	NS	↓*	↓**	↑**	NS
<i>Tetraselmis sp.</i>	↓*	NS	NS	↓*	NS	NS	↓*	NS	NS
<i>P. morum</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	↑**	NS	NS
<i>Gymnodinium sp.</i>	↓**	NS	NS	↓***	NS	NS	↓**	NS	NS
<i>M. holsatica</i>	NS	NS	NS	↓*	NS	NS	↓**	↑***	↑**
<i>D. divergens</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	↑*	NS	NS
<i>C. parva</i>	NS	NS	NS	NS	NS	NS	↓*	↑*	↑*

Tabla IV. Resultados del análisis de la varianza de dos vías (zooplancton y nutrientes) con medidas repetidas sobre varios parámetros del fitoplancton. ANOVA realizado para cada fecha de muestreo individualmente. ↑ y ↓ indican si la respuesta al aumento de biomasa de zooplancton y al de nutrientes es positiva o negativa. Z = zooplancton, N = nutrientes, ZxN = interacción entre ambos. * P < 0.05, ** P < 0.01, *** P < 0.001, NS = no significativo (p > 0.05). Los días se refieren a días de experimentación (días 3,4,5,8,10 y 15 = días 2,3,4,5,6,y 7 de muestreo).

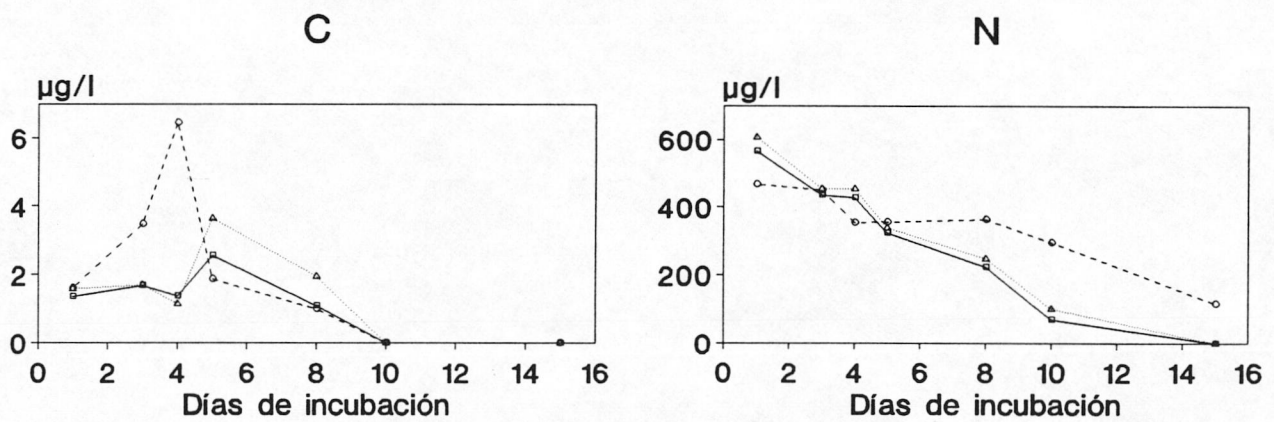
	Día 8			Día 10			Día 15		
	Z	N	ZxN	Z	N	ZxN	Z	N	ZxN
CLOROFILA ($\mu\text{g/l}$)	↓***	↑***	↑***	↓***	↑***	↑***	↓*	↑**	NS
BIOMASA ($\mu\text{g/l}$)	↓***	↑***	↑***	↓***	↑***	↑***	↓**	↑***	NS
DENSIDAD (cel/ml)	↓***	↑***	↑***	↓***	↑***	↑***	NS	↑***	NS
($\mu\text{g/l}$)									
DIATOMEAS	↓***	↑**	NS	↓***	↑*	NS	↓***	NS	NS
CRIFTOFICEAS	↓**	↑***	↑*	↓**	↑***	↑**	↓**	↑***	↑**
CLOROFICEAS	NS	↑***	↑**	↓***	↑***	NS	↑*	↑**	NS
DINOFICEAS	↓**	↑**	NS	↓**	↑**	NS	NS	NS	NS
CIANOBACTERIAS	↓***	↑***	↑***	↓***	↑***	↑***	NS	↑**	↑**
CRISOFICEAS	↑***	↓**	NS	↑***	↑*	↑***	↑***	NS	NS
PRIMNESIOFICEAS	↓**	↑***	↑**	↓***	↑***	↑***	NS	NS	NS
($\mu\text{g/l}$)									
PICOPLANCTON	↓**	↑**	↑*	↓***	↑***	↑***	NS	↑*	↑*
ULTRAPLANCTON	↓***	↑***	↑*	↓***	↑***	↑***	↓*	↑**	NS
NANOPLANCTON	↓***	↑***	↑*	↓***	↑***	↑***	↓***	↑***	↑**
MICROPLANCTON	NS	NS	NS	↑***	↑***	↑***	↓***	↑**	NS
($\mu\text{g/l}$)									
<i>C. ocellata</i>	↓***	↑*	NS	↓***	↑***	↑**	↓***	NS	↓*
<i>C. erosa</i>	↓*	↑***	↑*	↓**	↑***	↑**	↓***	↑***	↑***
<i>R. minuta</i>	↓**	↑***	↑**	↓***	↑***	↑***	↓**	↑**	↑**
<i>O. marsonii</i>	↑***	↑**	↑*	NS	↑***	↑*	↑*	↑**	NS
<i>O. lacustris</i>	↑*	NS	NS	↑*	NS	NS	NS	NS	NS
<i>C. vulgaris</i>	↑**	NS	NS	↑***	↓**	NS	NS	NS	NS
<i>D. subsolitarium</i>	↓**	↑***	↑***	↑*	NS	NS	NS	↑*	NS
<i>Tetraselmis sp.</i>	↓**	↑*	↓*	↓***	↑***	↑***	NS	↑**	NS
<i>P. morum</i>	NS	↑*	NS	NS	↑***	NS	↑*	↑*	↑*
<i>Gymnodinium sp.</i>	↓**	↑**	NS	↓***	↑***	↑***	↓***	↑***	↑***
<i>M. holsatica</i>	↓***	↑***	↑***	↓***	↑***	↑*	NS	NS	NS
<i>D. divergens</i>	↑***	↓**	NS	↑***	↑*	↑***	↑***	NS	NS
<i>C. parva</i>	↓**	↑***	↑**	↓***	↑***	↑***	NS	NS	NS

Tabla IV. Continuación.

NITRATOS



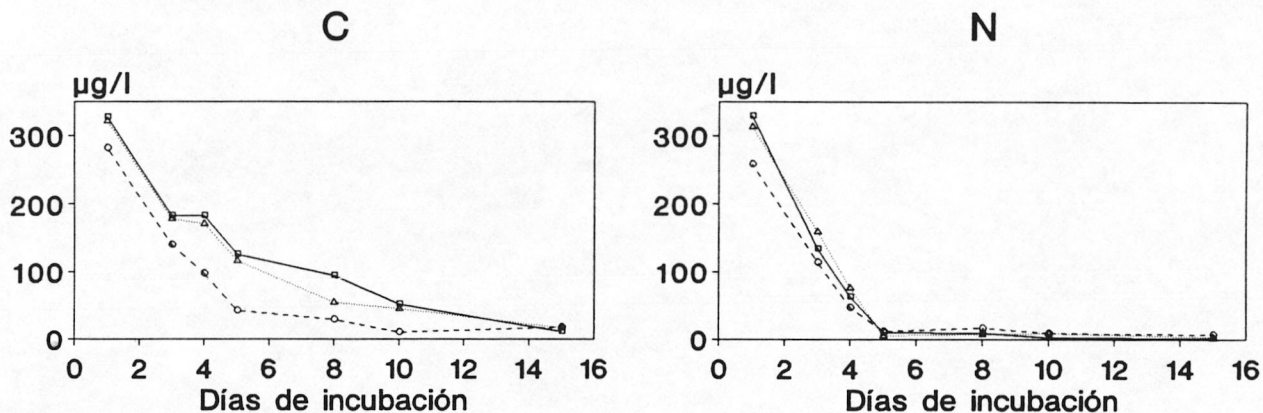
AMONIO



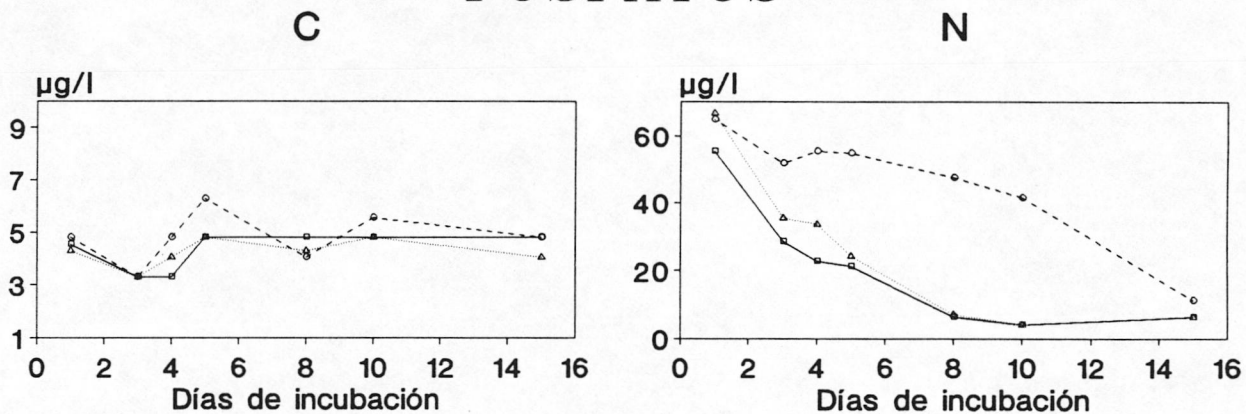
————— A
..... B
----- Z

Fig. 10. Evolución de la concentración de Nitratos y Amonio durante el tiempo de experimentación. 1989.

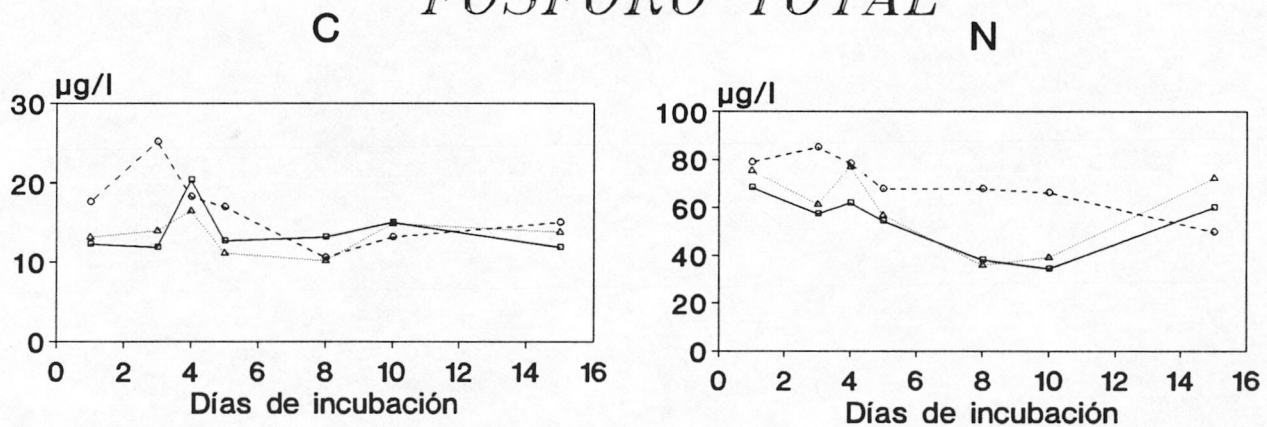
SILICATOS



FOSFATOS



FOSFORO TOTAL

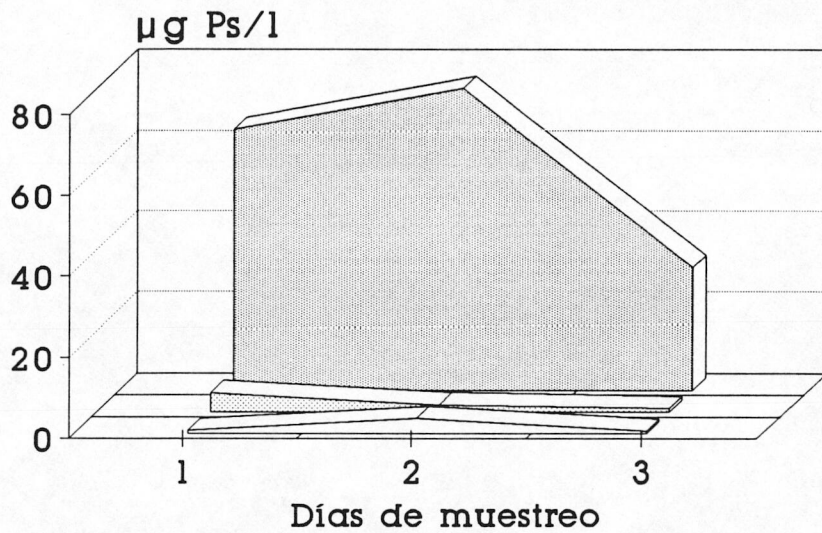


————— **A** - - - - - **B** - - - - - **Z**

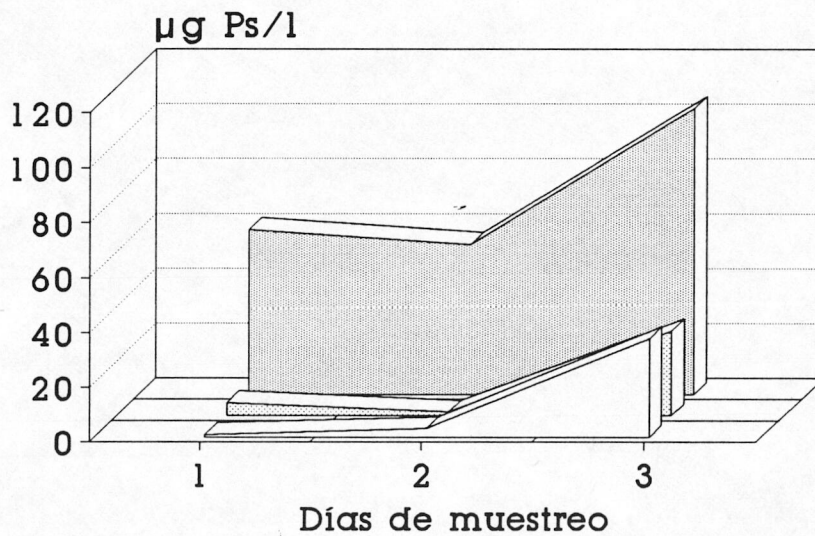
Fig. 11. Cambios en la concentración de Silicatos, SRP y Fósforo total durante los experimentos de 1989.

ZOOPLANCTON - BIOMASA

C



N



□ B

▨ A

▩ Z

Fig. 12. Variación de la biomasa del zooplancton a lo largo del tiempo de experimentación. Eje X (1,2,3) = días 1, 8 y 15 de incubación.

ZOOPLANCTON

BIOMASA

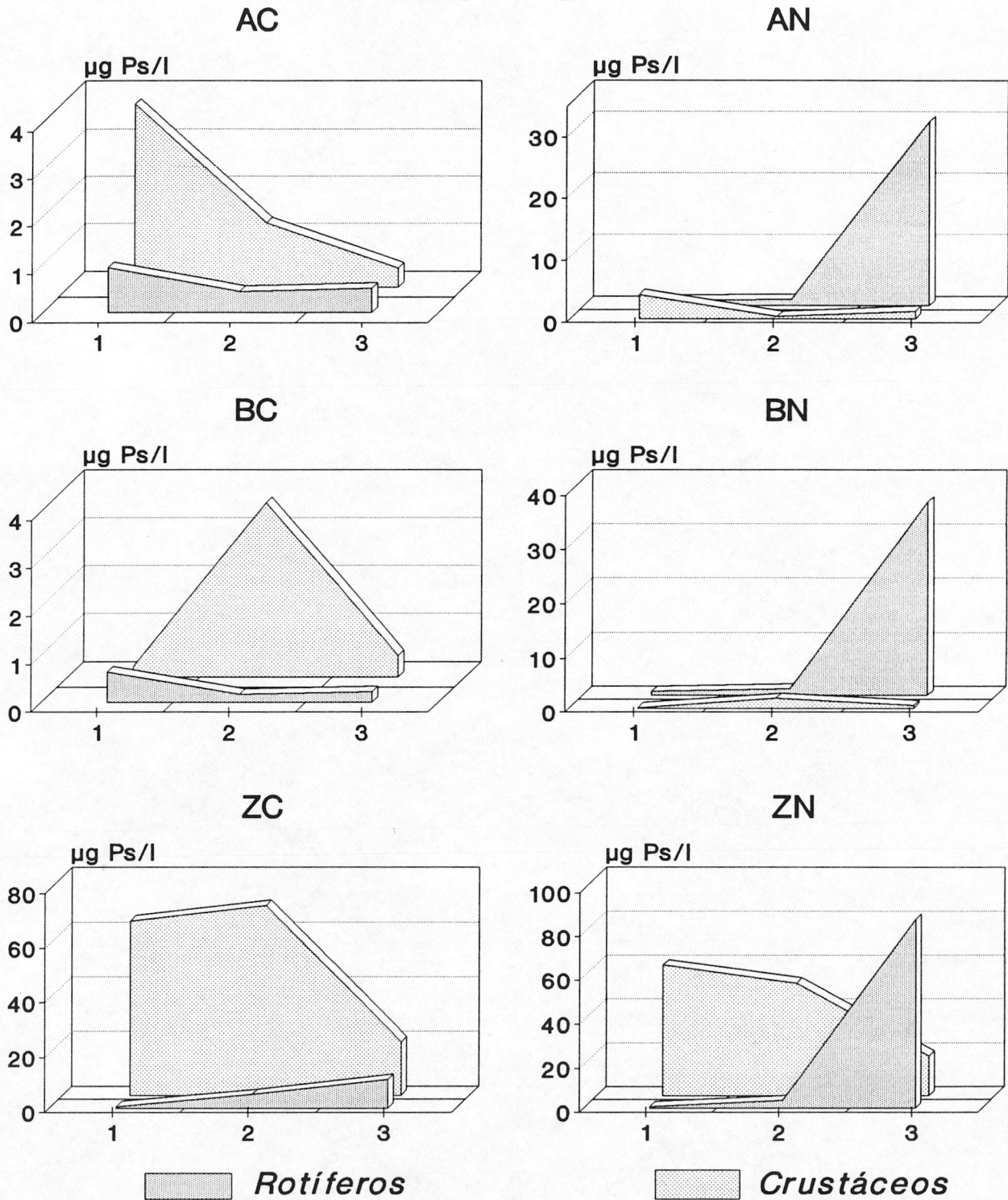


Fig. 13. Cambios en la composición del fitoplancton en los distintos limnocoenosis. 1989.

FITOPLANCTON BIOMASA

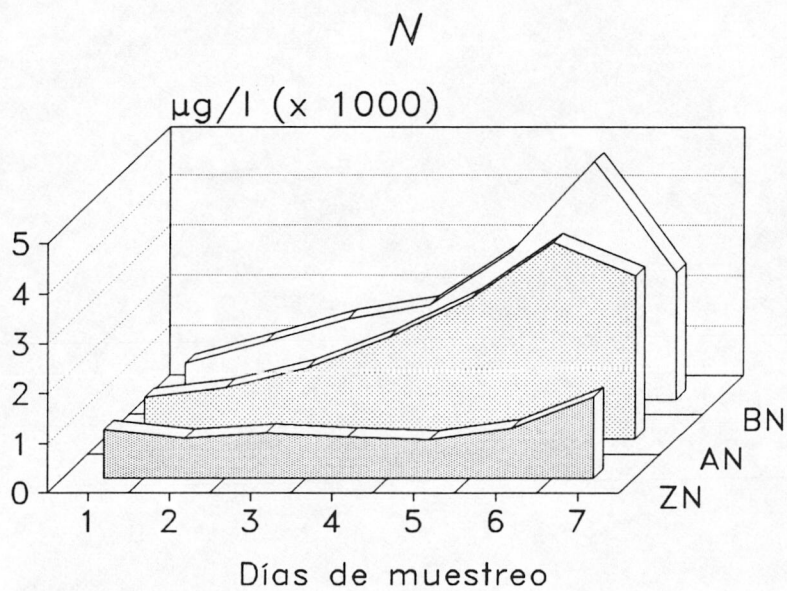
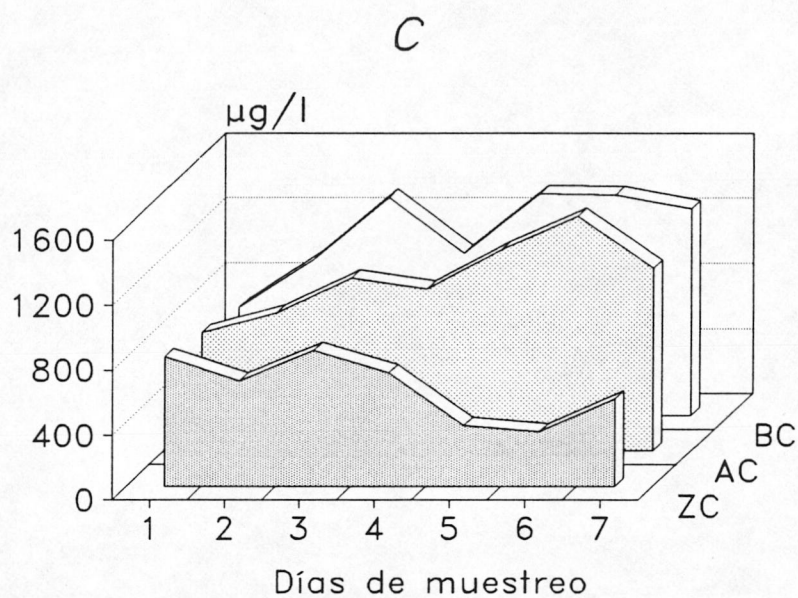


Fig. 14. Evolución de la biomasa del fitoplancton durante el tiempo de experimentación en los distintos mesocosmos de 1989.

CLOROFILA

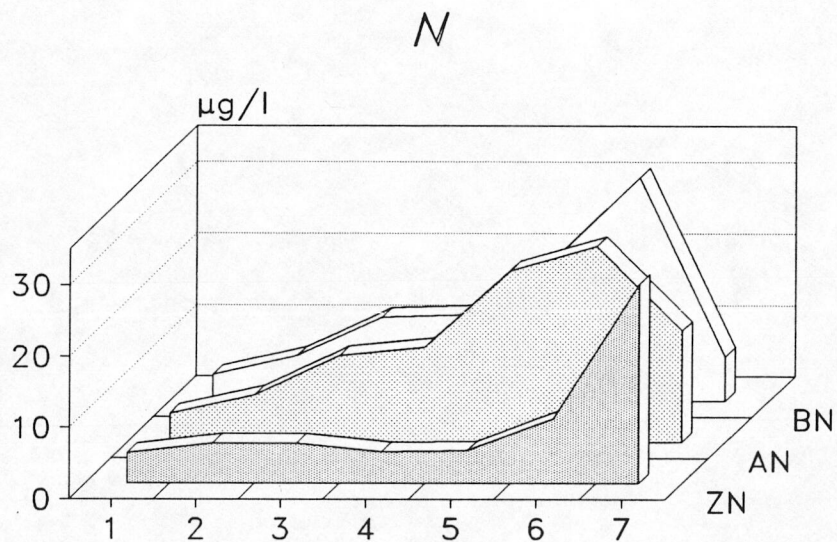
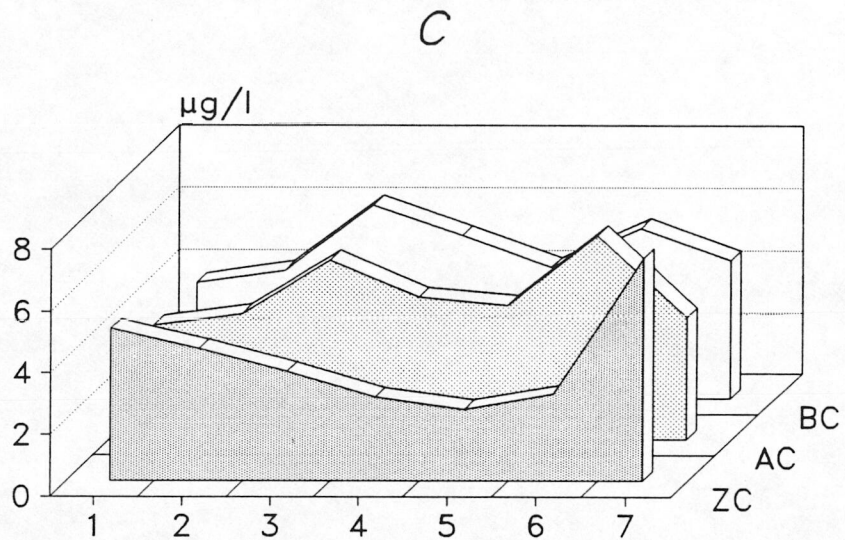


Fig. 15. Variación de la concentración de clorofila a en los experimentos de 1989.

FITOPLANCTON DENSIDAD CELULAR

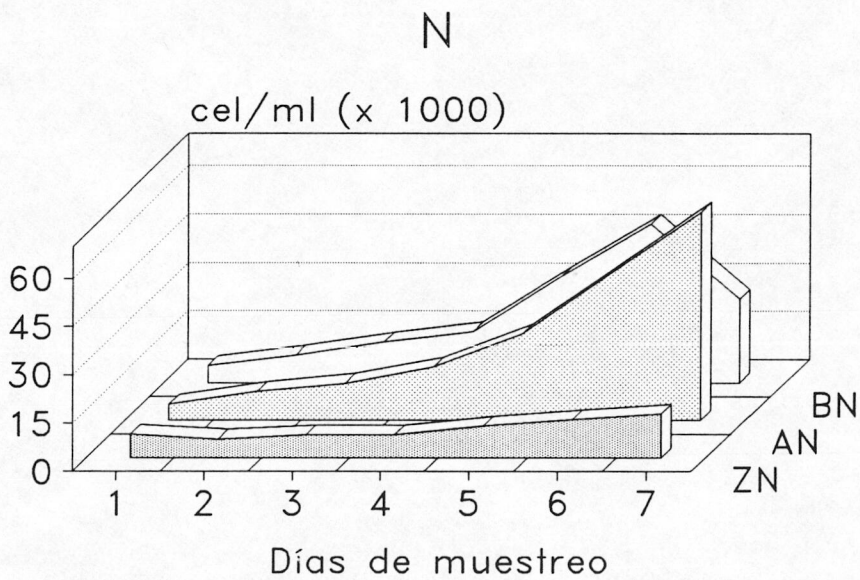
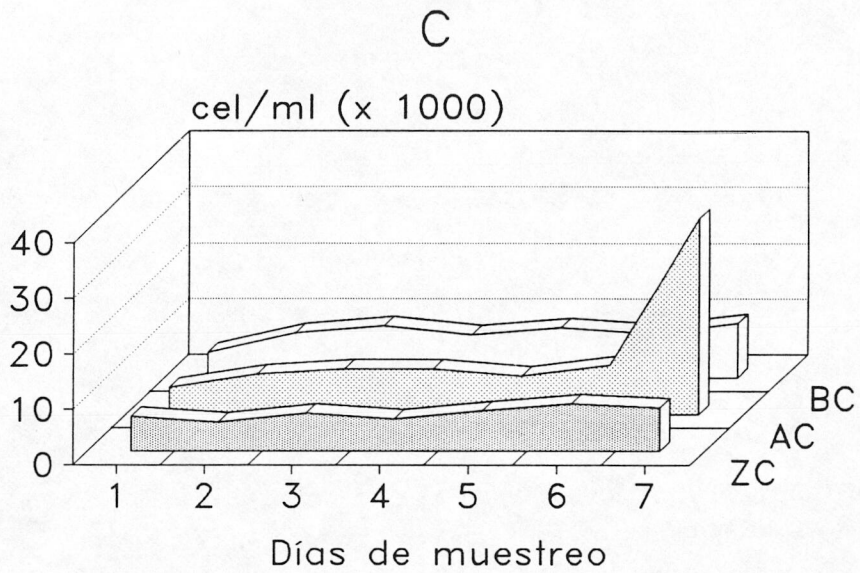


Fig. 16. Cambios observados en el número de células de los distintos limnocorrales durante el tiempo de incubación.

COCIENTE CLOROFILA/BIOMASA

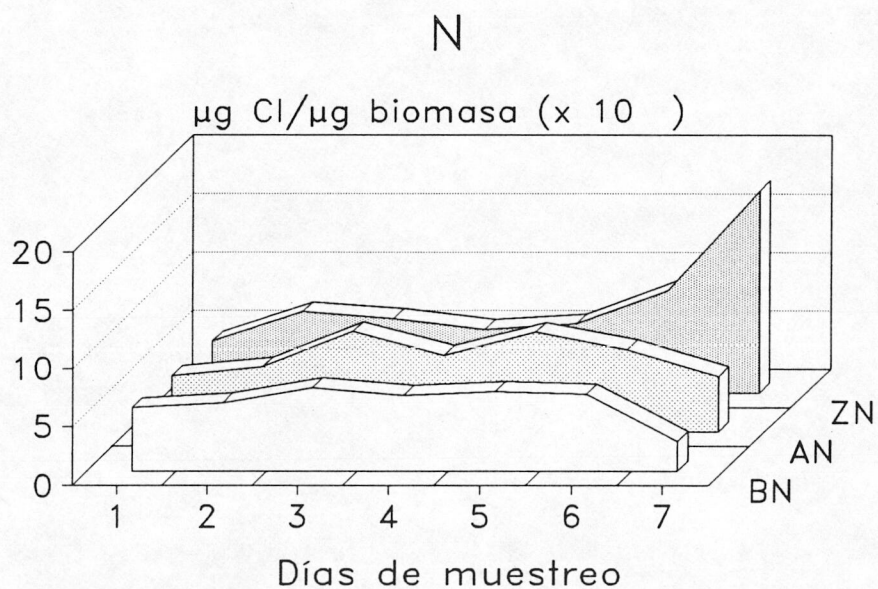
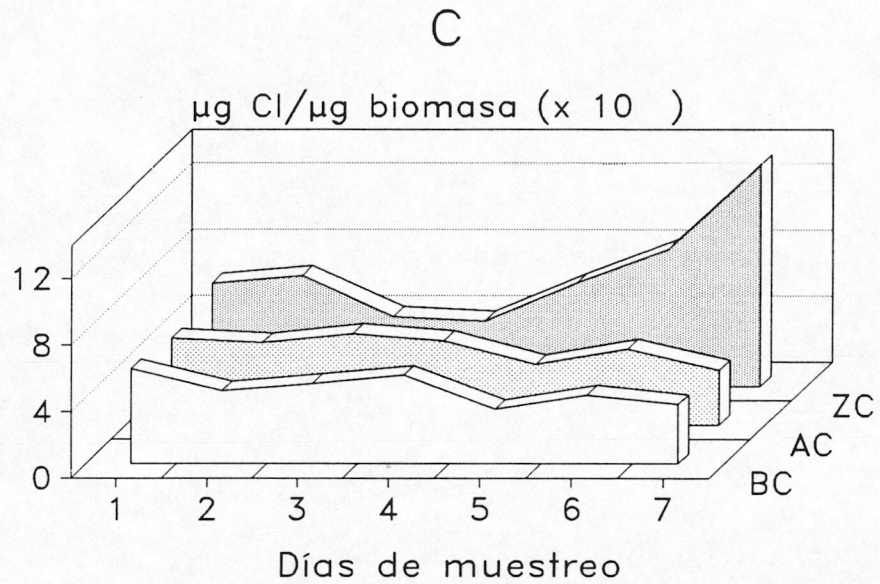


Fig. 17. Modificación del cociente clorofila/biomasa en los limnocorrales de 1989.

FITOPLANCTON
TASA DE
CRECIMIENTO

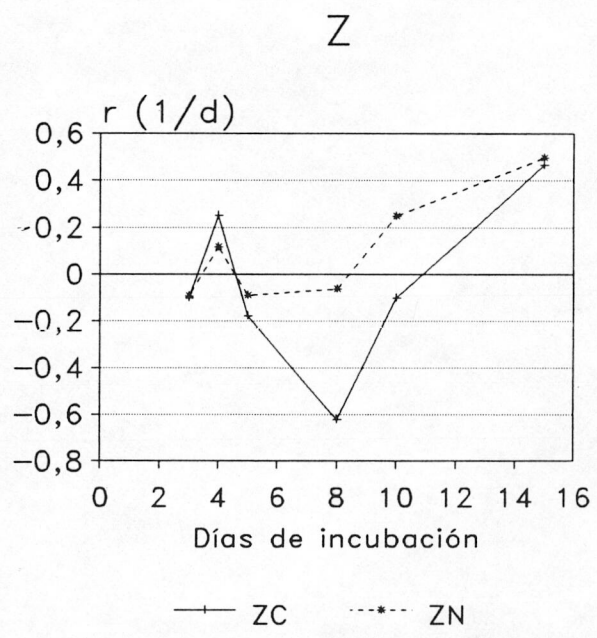
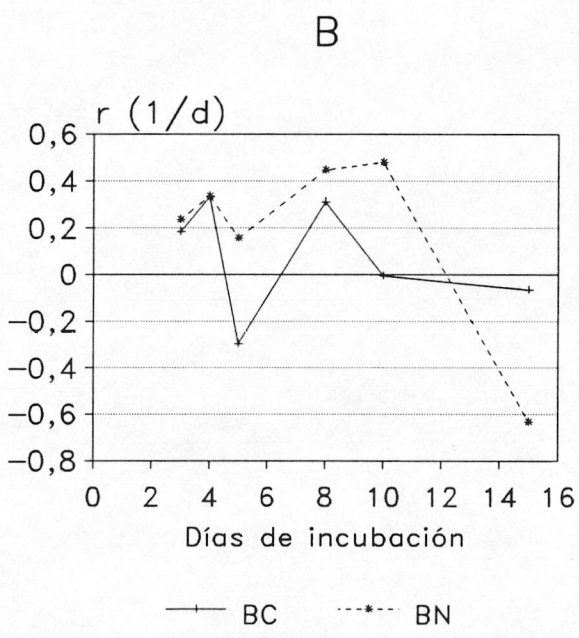
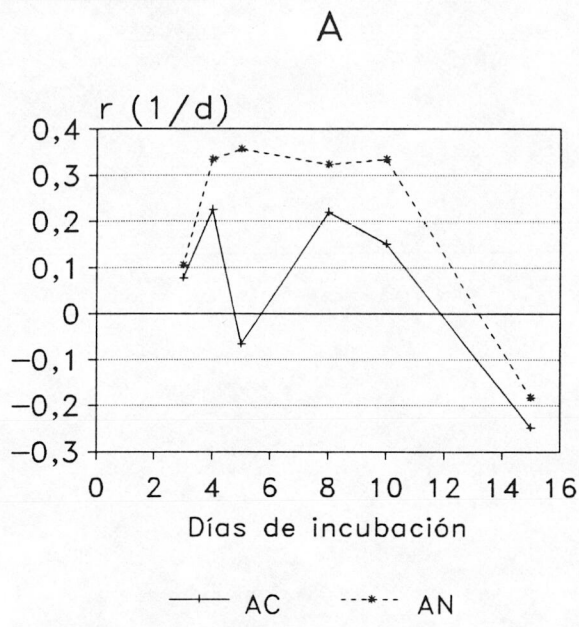


Fig. 18. Evolución de la tasa de crecimiento (r) de la comunidad fitoplanctónica a lo largo del período de experimentación. 1989.

COMPOSICION TAXONOMICA

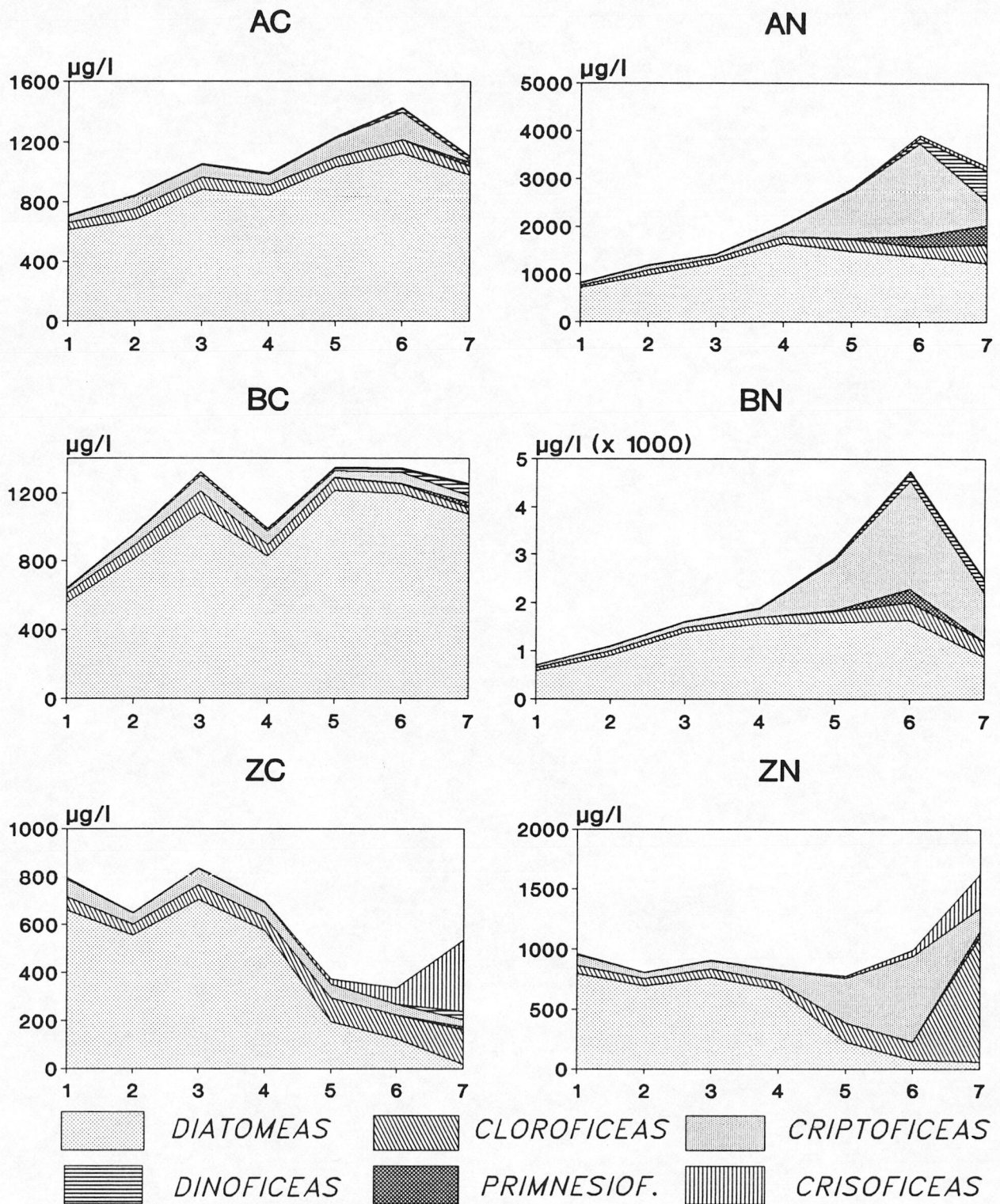


Fig. 19. Cambios en la composición taxonómica de la comunidad algal durante los experimentos de 1989.

CLASES DE TAMAÑO

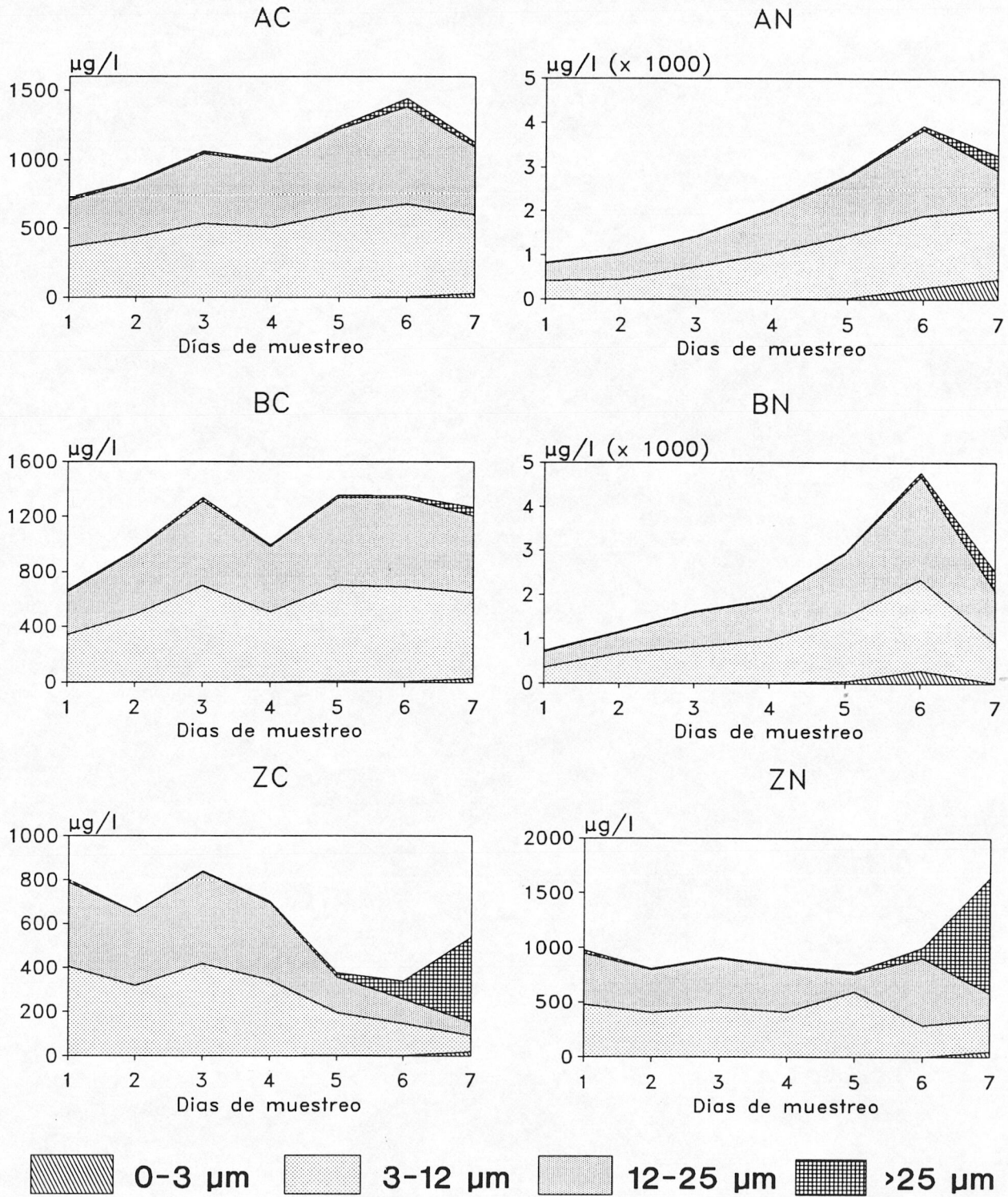
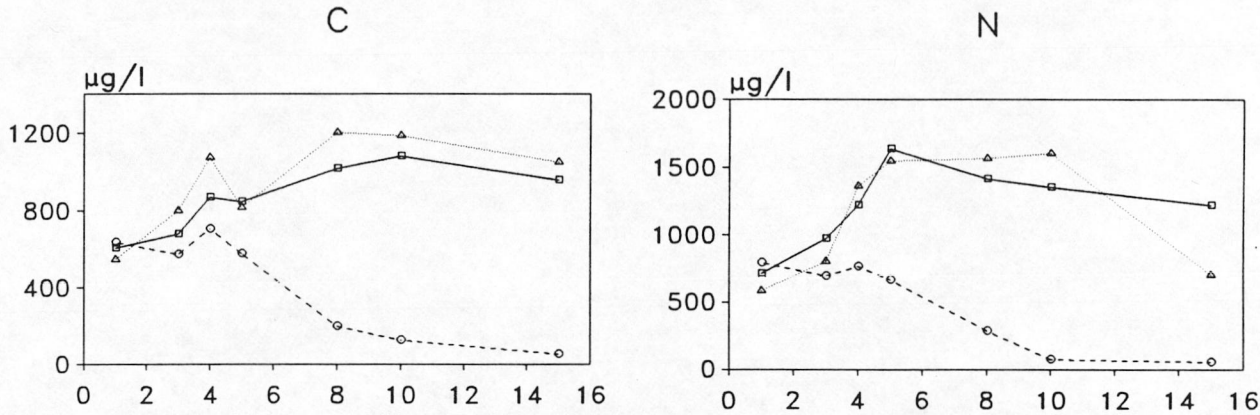
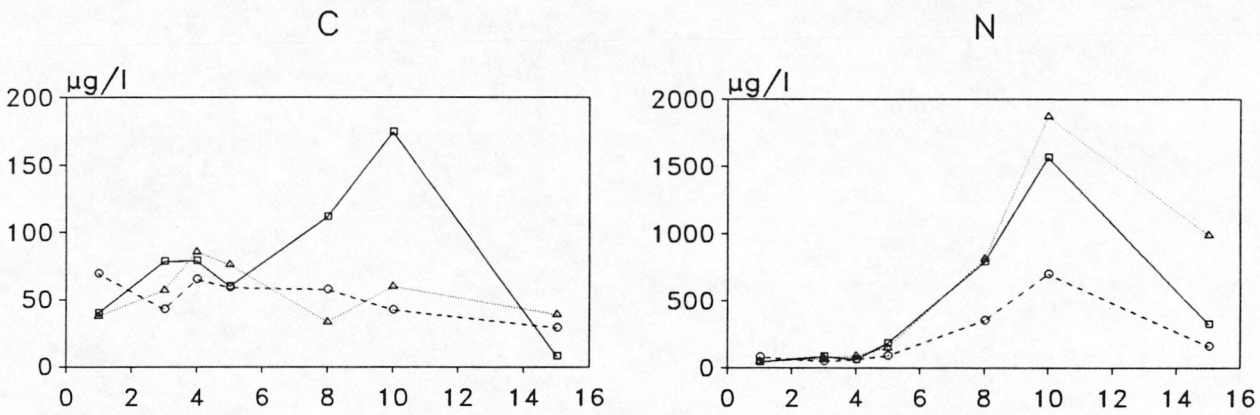


Fig. 20. Evolución de la biomasa de las distintas fracciones de tamaño en los mesocosmos durante los experimentos de 1989.

CYCLOTELLA OCELLATA



CRYPTOMONAS EROSA



RHODOMONAS MINUTA

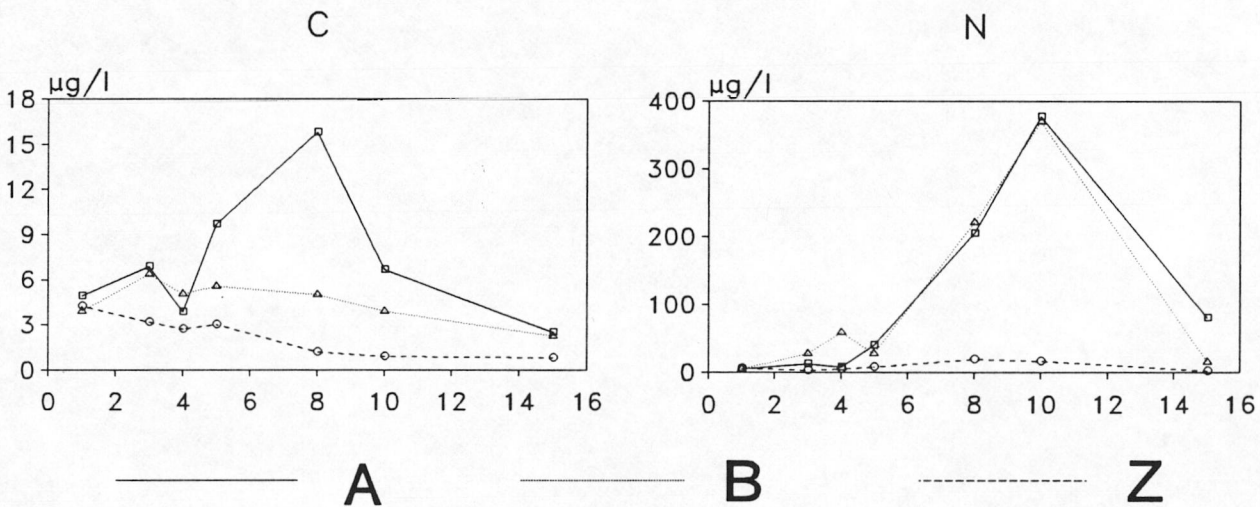
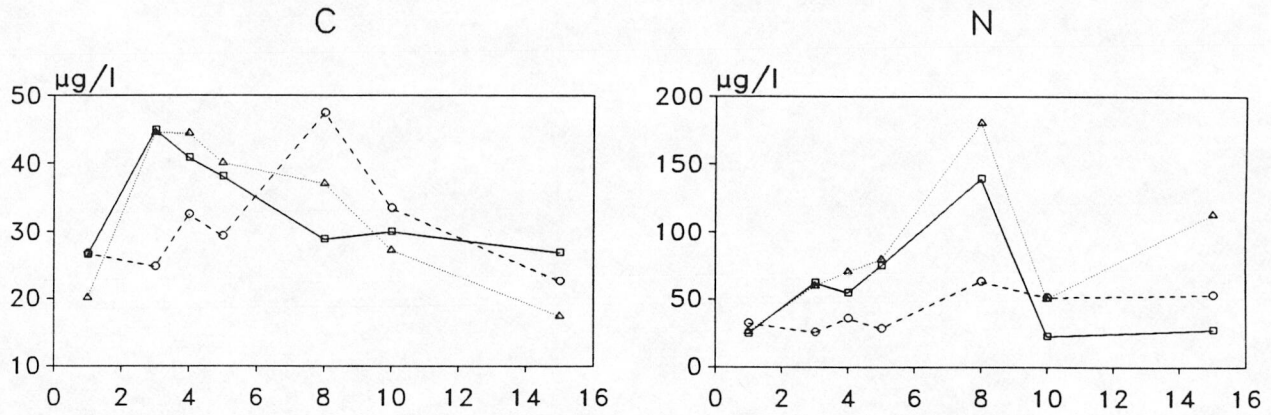
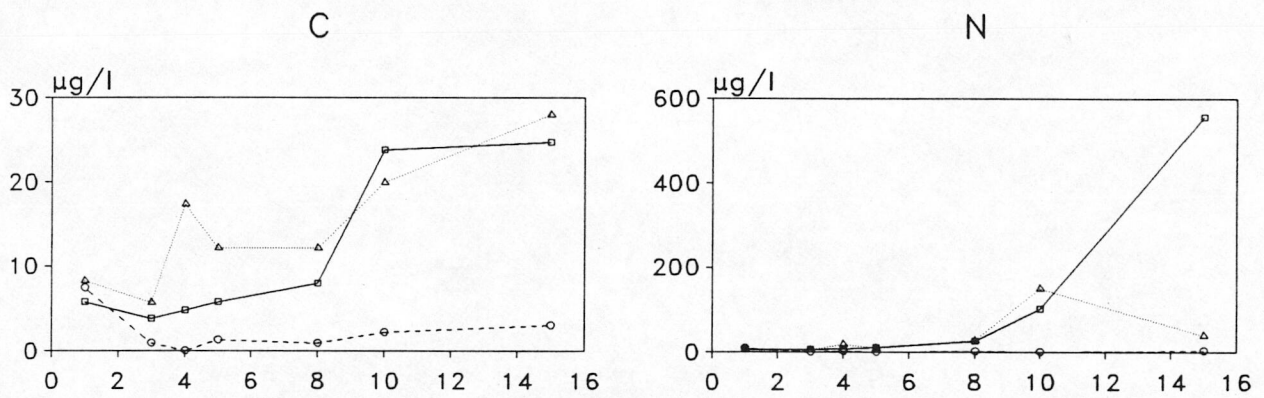


Fig. 21. Cambios en la biomasa de *C. ocellata*, *C. erosa* y *R. minuta* en los distintos limnocorrales durante los experimentos de 1989.

DICTYOSPHAERIUM SUBSOLITARIUM



GYMNODINIUM SP.



MICROCYSTIS HOLSATICA

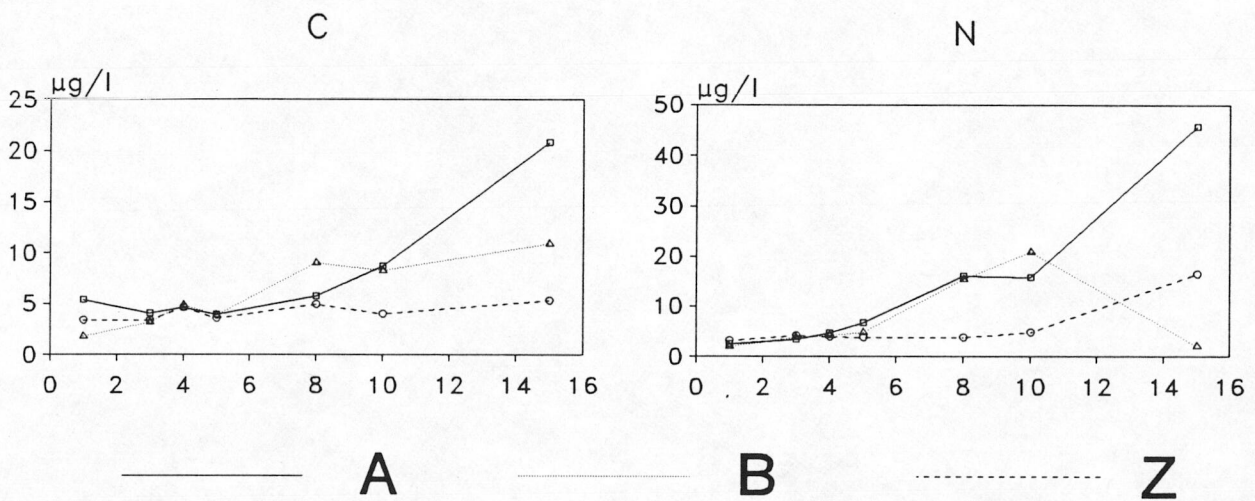
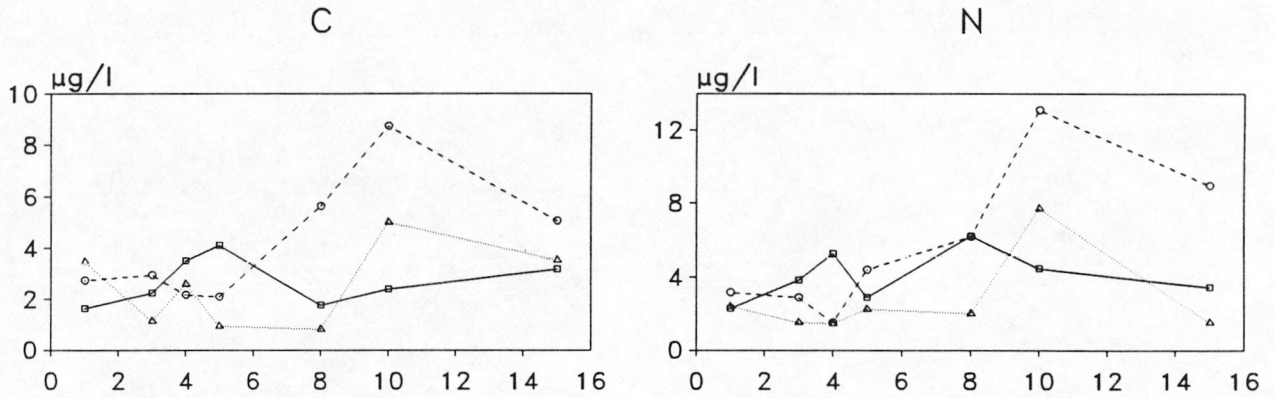
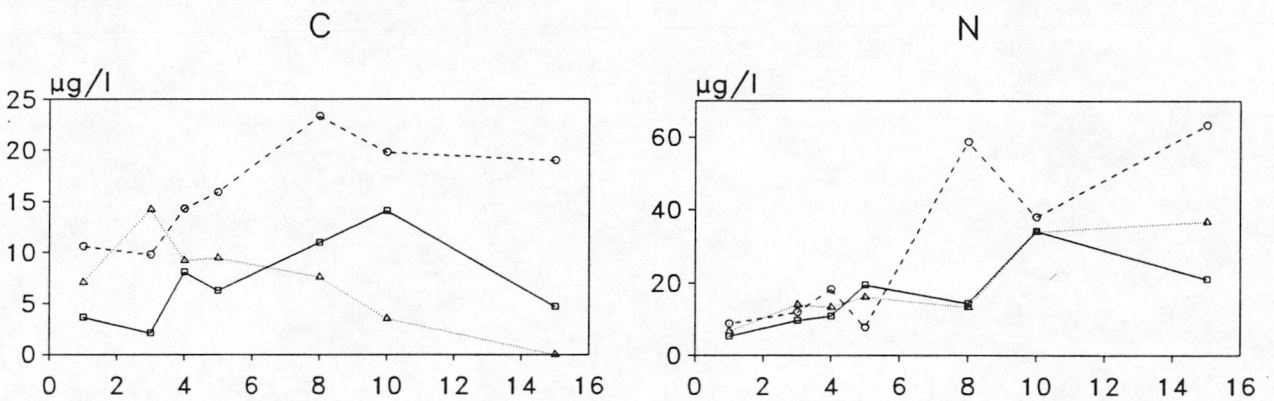


Fig. 22. Evolución de la biomasa de algunas especies a lo largo del tiempo de incubación. 1989.

OOCYSTIS LACUSTRIS



OOCYSTIS MARSONII



CHLORELLA VULGARIS

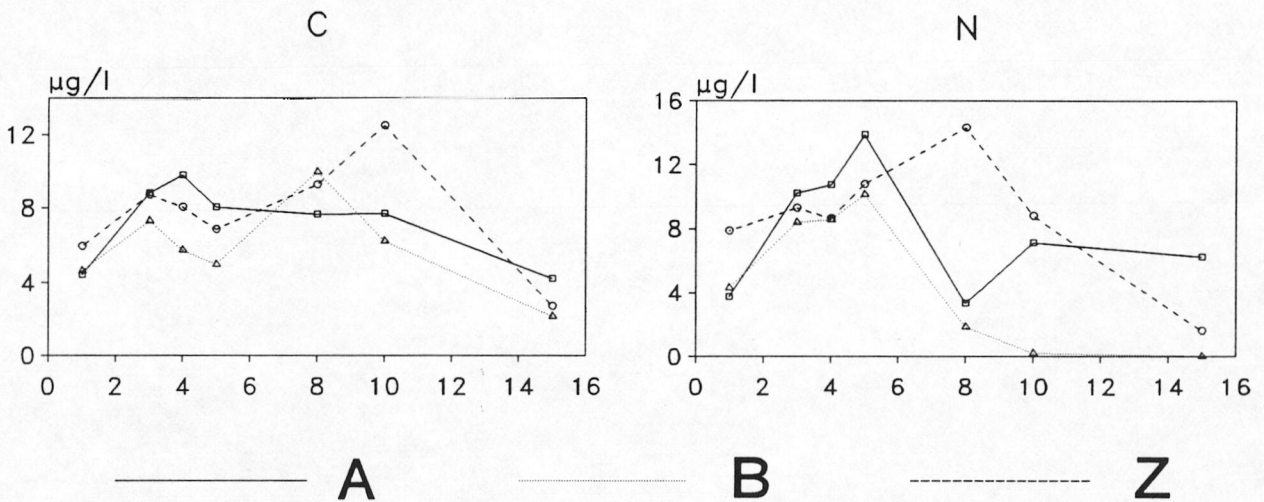
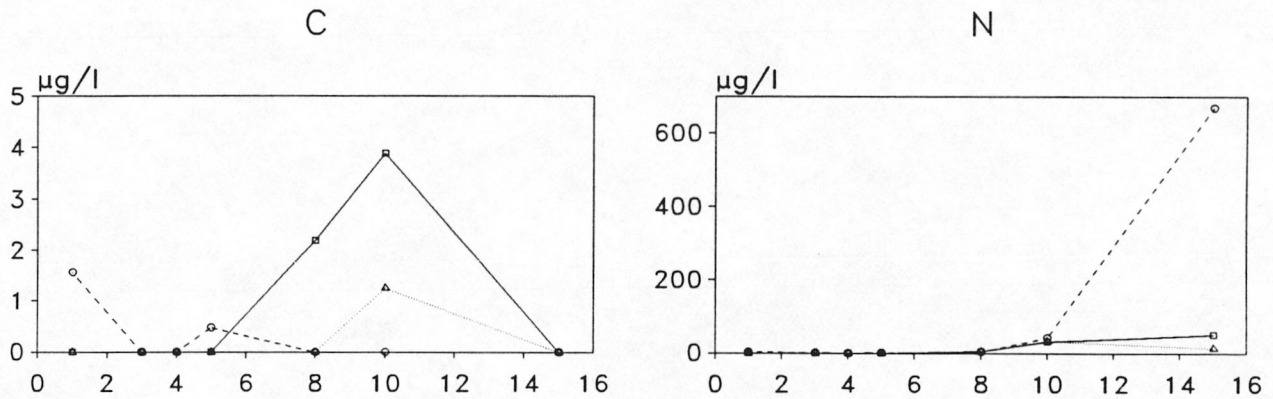
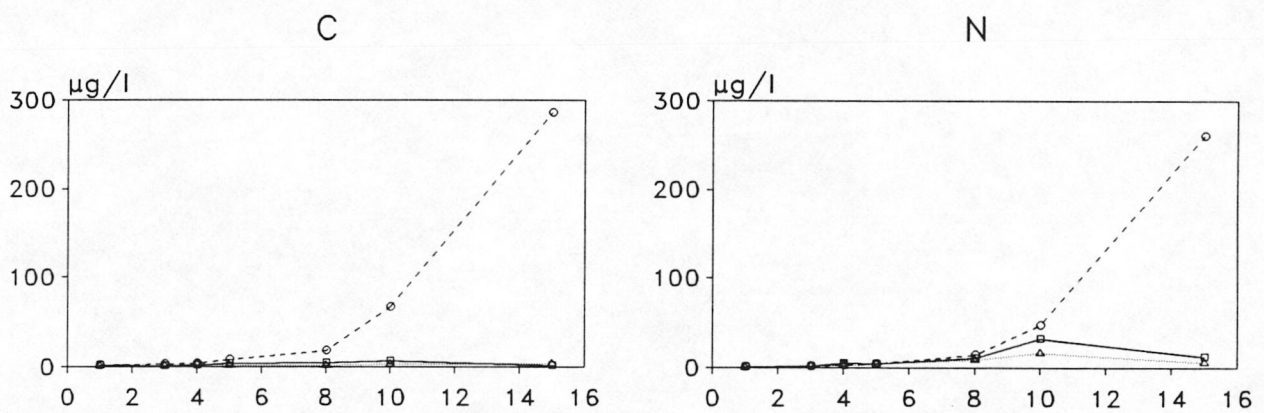


Fig. 23. Cambios en la biomasa de las principales oocistáceas en los distintos limnocorrales de los experimentos de 1989.

PANDORINA MORUM



DINOBRYON DIVERGENS



CHRYSOCHROMULINA PARVA

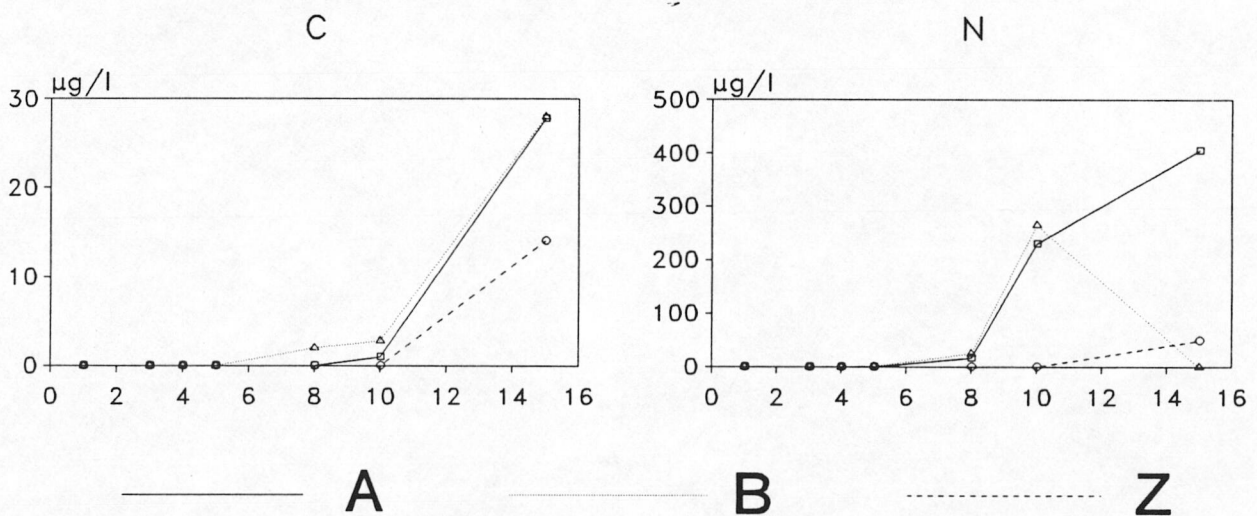
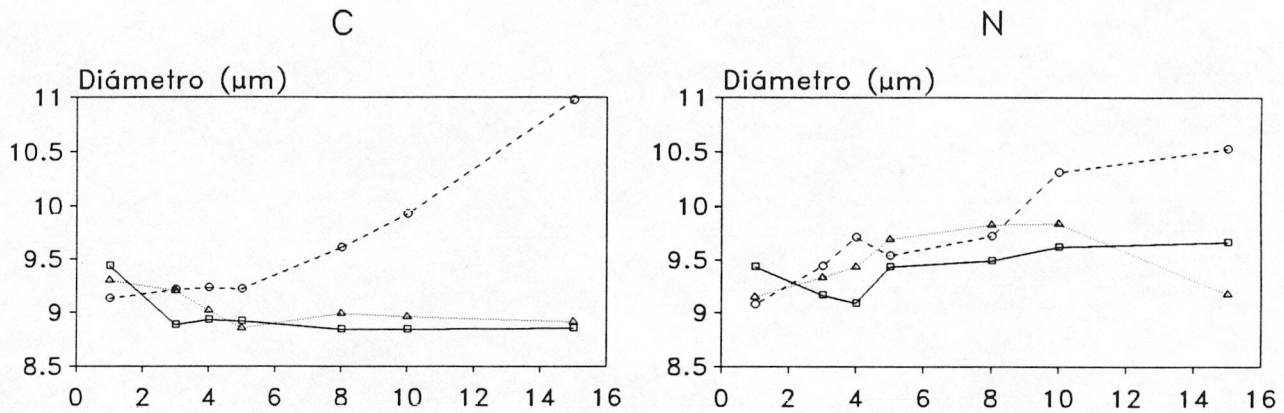
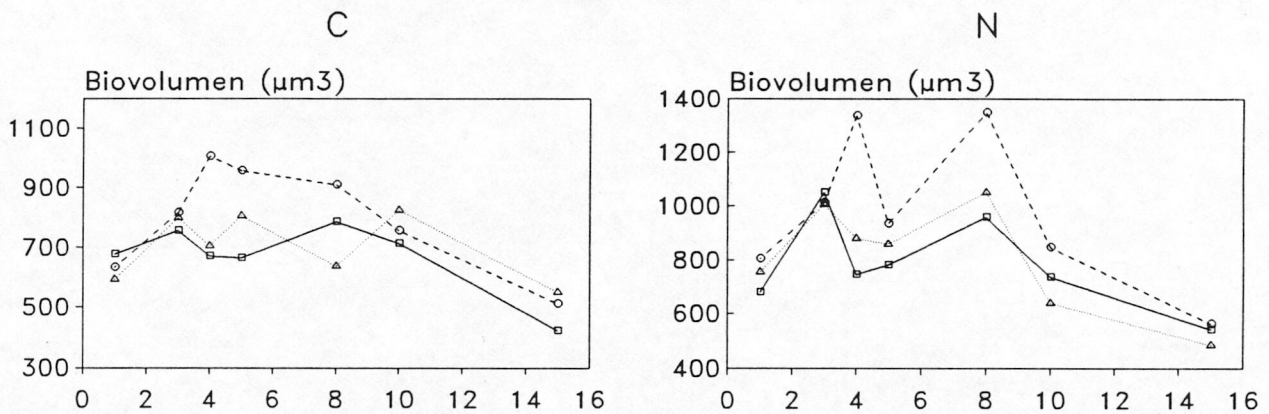


Fig. 24. Evolución de la biomasa de algunas especies interesantes a lo largo del tiempo de incubación. 1989.

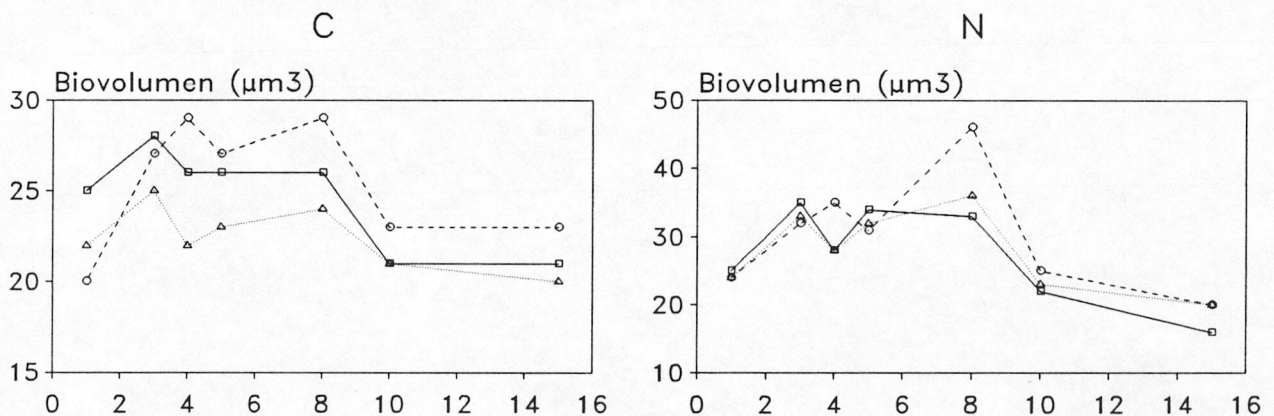
TAMANO MEDIO INDIVIDUAL *CYCLOTELLA OCELLATA*



CRYPTOMONAS EROSA



RHODOMONAS MINUTA



————— A
..... B
----- Z

Fig. 25. Cambios en el diámetro de *C. ocellata* y en el volumen medio individual de *C. erosa* y *R. minuta* durante los experimentos de 1989.

C.III. EXPERIMENTOS 1990

Nuestra intención en estos experimentos era repetir las perturbaciones de 1989 sobre la comunidad fitoplanctónica de este año. Desgraciadamente esto no fue posible, pues en el experimento en que supuestamente habíamos aumentado la presión de "grazing" mediante adición de grandes cladóceros (Z), resultaron densidades de *Daphnias* iguales e incluso inferiores al experimento sin manipular (A). Este resultado, lamentablemente, se conoció realizado el recuento de las muestras de zooplancton, cuando el experimento hacía tiempo que había finalizado y no existía la posibilidad de repetirlo. Por tanto, tomamos la determinación de no presentar en esta memoria el tratamiento Z, puesto que sus resultados en zooplancton y fitoplancton son muy semejantes a los de A, y analizar únicamente los encerramientos con zooplancton menor de 500 μm (B) y los de zooplancton no manipulado (A).

En esta ocasión y como se indicó en el capítulo de Material y Métodos, la distribución de las fechas de muestreo y los parámetros medidos son diferentes a 1989. Así, el tiempo de incubación es de 17 días y la toma de muestras se realizó cada tres días comenzando el día dos de incubación (debido a la imposibilidad de realizar el montaje y llenado de las bolsas y la incubación de las muestras para producción primaria el mismo día). Los parámetros asociados al fitoplancton analizados han sido la concentración de clorofila-a y la producción primaria de la comunidad total y por clases de tamaño.

C.III.1. CONDICIONES INICIALES

En los experimentos realizados del 7 al 23 de Mayo de 1990 la comunidad fitoplanctónica presenta unas características muy diferentes a la de 1989. Su biomasa es aproximadamente diez veces superior y está compuesta principalmente por especies microplanctónicas (GALD > 25 μm) entre las que destaca sobre todo *Ceratium hirundinella* acompañada de otras dinoflageladas como *Peridinium 1* y algunas especies coloniales

(*Pandorina morum* y *Dinobryon divergens*). Las diferentes fracciones del nanoplancton (GALD < 25 μm) suponen un porcentaje muy bajo de la biomasa total. Las especies más representativas son *Cryptomonas erosa* y *Gymnodinium sp.* y, en menor medida, *Cyclotella ocellata* y *Chrysochromulina parva*. Las clorofíceas están presentes con numerosas especies pero con escasa biomasa. De estos datos podemos inferir que el grupo mayoritario, con gran diferencia cuantitativa respecto al resto, son los dinoflagelados.

La Tabla IX muestra los valores de los parámetros relacionados con fito y zooplancton medidos el primer día del experimento. Los valores iniciales de clorofila-a son muy superiores a los experimentos anteriores y el resultado del análisis de la varianza indica que no existen diferencias significativas entre los tratamientos (Tabla X).

Tabla IX. Valores ($x \pm \text{SE}$) de diversos parámetros biológicos medidos en las primeras horas de incubación.

	AC	BC	AN	BN
CLOROFILA ($\mu\text{g/l}$)	9.93 \pm 0.32	11.01 \pm 0.69	10.16 \pm 0.99	10.98 \pm 0.58
ZOOPLANCTON ($\mu\text{g/l}$)				
Biomasa total	24.71 \pm 1.47	26.49 \pm 2.06	30.14 \pm 2.90	28.97 \pm 3.19
Crustáceos	3.72 \pm 0.50	1.49 \pm 0.78	3.19 \pm 0.66	2.32 \pm 0.06
Rotíferos	20.99 \pm 1.96	25.00 \pm 1.29	26.95 \pm 3.30	26.65 \pm 3.20
<i>Daphnias</i> /m ³	1870 \pm 330	800 \pm 370	1530 \pm 210	1130 \pm 160

La comunidad zooplanctónica inicial presenta una biomasa muy alta y, a diferencia de los experimentos anteriores, corresponde en su mayoría a los rotíferos con *Anuraeopsis fissa* y *Keratella cochlearis* como especies más destacables. Otras especies secundarias son *Polyarthra sp.*, *Conochilus unicornis* y *Synchaeta oblonga*. Entre los crustáceos destaca de nuevo *Daphnia longispina*, el resto de las especies (*Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia pulchella* y *Tropocyclops prasinus*) suponen una proporción mínima de biomasa. El análisis de varianza realizado (Tabla X) señala la existencia de diferencias significativas entre el tratamiento A (zooplancton no manipulado) y el B (zooplancton > 500 μm retirado) respecto al número de *Daphnias* y la biomasa de los crustáceos;

sin embargo no aprecia diferencia en la biomasa total del zooplancton, probablemente debido a la fuerte presencia de los rotíferos cuya densidad no se modificó en ningún tratamiento.

Tabla X. Resultados del ANOVA realizado sobre las concentraciones iniciales de zooplancton en los limnocorrales. Z = zooplancton, N = nutrientes, ZxN = interacción entre ambos. * $P > 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, NS = no significativo.

	Z	N	ZxN
Crustáceos	**	NS	NS
<i>Daphnias</i> /m ³	*	NS	NS
Biomasa total	NS	NS	NS

C.III.2. EVOLUCION DE LOS NUTRIENTES

El desarrollo de la concentración de amonio, nitrato, fósforo reactivo soluble (SRP) y sílice reactiva soluble (SRS) en estos experimentos presenta diferencias muy marcadas respecto a los anteriores de 1989. Hay que señalar que el primer día de toma de muestras fue el segundo de experimentación y que algunos de estos elementos pudieron sufrir cambios apreciables durante este intervalo de tiempo.

La concentración de amonio decrece rápidamente en ambos encerramientos control (C) y fertilizados (N) agotándose el día 8 de experimentación (Fig. 26). Los nitratos disminuyen igualmente en todos los limnocorrales hasta la mitad de su valor inicial aproximadamente; durante el resto del experimento permanecen estables en estos valores. Puesto que sus concentraciones iniciales son muy superiores, el consumo de estos dos elementos, amonio y nitratos, es notablemente más alto en los limnocorrales fertilizados (N). Asimismo el descenso de ambos nutrientes es más acusado en las bolsas con menor densidad de zooplancton (BC y BN).

El consumo de SRP es extraordinariamente rápido en estos experimentos pues a partir del segundo día de incubación sus valores no son detectables en ninguno de los tratamientos, de modo que los únicos datos de fosfatos existentes son los de este segundo día:

La evolución de la sílice reactiva soluble (SRS) varía enormemente

	AC	BC	AN	BN
SRP ($\mu\text{g}/\text{l}$) ($\bar{x} \pm \text{SE}$)	3.88 \pm 0.00	3.43 \pm 0.45	22.40 \pm 0.45	21.95 \pm 0.90

entre experimentos. En los no fertilizados se aprecia una gran diferencia inicial entre AC y BC (aproximadamente 400 $\mu\text{g}/\text{l}$ superior en AC que en BC) que disminuye conforme avanza el experimento por descenso de la concentración de SRS en AC. En los fertilizados (N) la concentración inicial es mayor en las bolsas con zooplancton < 500 μm (BN) que en las de zoo normal, aunque esta diferencia es de menor magnitud que en los control. La evolución en ambos encerramientos es muy similar, descenso rápido durante la primera semana de incubación y estabilidad posterior hasta el final del experimento.

El consumo de amonio y SRP, elementos que se encontraban en concentraciones muy bajas en este momento en el embalse, es extremadamente rápido en estos experimentos respecto a los anteriores. De nuevo podemos pensar que el crecimiento del fitoplancton está limitado por fósforo puesto que mientras éste se agota velozmente, el nitrógeno (en forma de nitrato) mantiene concentraciones muy altas durante todo el experimento. El agotamiento de amonio se explica por la preferencia de las algas por este elemento como fuente de nitrógeno (Reynolds, 1984). El descenso de la concentración de nitratos también es mayor este año respecto al anterior y, en relación al extraño comportamiento de la sílice quizás solo pueda explicarse con el conocimiento de la evolución de las especies de diatomeas.

C.III.3. DESARROLLO DE LA COMUNIDAD

ZOOPLANCTONICA

La Fig. 27 muestra la evolución de la biomasa total de zooplancton así como de rotíferos y crustáceos en los diferentes encerramientos.

El rasgo más destacable del desarrollo del zooplancton es el extraordinario aumento de biomasa en los limnocorrales fertilizados (N), las cuales presentan una biomasa final diez veces superior a la de los mesocosmos control (C). Tal como veíamos en los experimentos anteriores este incremento de biomasa se debe al crecimiento generalizado de las especies de rotíferos pero fundamentalmente de *Polyarthra sp.*, *Anuraeopsis fissa* y *Keratella cochlearis*. En las bolsas control los rotíferos también crecen (principalmente *A. fissa*) si bien el incremento es sensiblemente inferior.

En los crustáceos podemos apreciar igualmente un aumento progresivo de su biomasa a lo largo del experimento en todas las bolsas excepto en BC, donde disminuyen al final. Este incremento está originado básicamente por *Daphnia longispina* en los control y por esta especie junto con *Ceriodaphnia pulchella* y *Tropocyclops prasinus* en los fertilizados. Recordemos que en 1989 la biomasa de crustáceos decrecía durante todo el tiempo de incubación.

La evolución del zooplancton en los tratamientos en los que no se modificó la comunidad (AC Y AN) es muy semejante a la de los encerramientos filtrados por 500 μm (BC y BN, respectivamente) con la salvedad de que en A la biomasa de zooplancton total y de rotíferos y crustáceos en particular es, en términos generales, mayor que en B.

C.III.4. RESPUESTA DEL FITOPLANCTON A LAS PERTURBACIONES INTRODUCIDAS

C.III.4.1. EFECTOS SOBRE LA CONCENTRACION DE CLOROFILA A

La medida de la concentración de clorofila a se ha realizado para el conjunto de la comunidad fitoplanctónica así como para las fracciones del micro y nanoplancton mediante separación de las células con una red de 25 μm de diámetro de poro (ver Material y Métodos). El desarrollo de estas concentraciones de clorofila se muestra en la figura 28 y 29.

Tal como se aprecia en la figura 28 e indica el análisis de la varianza (Tabla XI) la fertilización con N y P ejerce un efecto potenciador sobre la clorofila a mientras que el efecto del incremento de biomasa de cladóceros es negativo o depresor. El impacto de la manipulación del zooplancton es menos intenso que el de los nutrientes puesto que, recordemos, el rango de variación de la concentración de cladóceros entre los mesocosmos A y B es también pequeño. En la evolución de los limnocorrales fertilizados destaca la rapidez y amplitud de la respuesta de la clorofila a la adición de N y P. Durante la primera semana la clorofila alcanza su máximo valor en estos mesocosmos y disminuye a partir de entonces probablemente como consecuencia del total agotamiento del fósforo. En los limnocorrales no fertilizados (AC y BC) la concentración de clorofila decrece ligeramente a lo largo del periodo de incubación.

Se ha indicado anteriormente que las comunidades fitoplanctónicas iniciales en los experimentos de 1989 y 1990 difieren considerablemente, pues bien, esta diferencia se refleja igualmente en su respuesta frente a la perturbaciones introducidas. De este modo el resultado de la fertilización se manifiesta de forma mas rápida en 1990 que en los anteriores, donde el incremento de clorofila no se advierte hasta la segunda mitad del tiempo de experimentación (Fig. 28). La reducción de la clorofila también se adelanta en 1990 en ambos tratamientos, fertilizados y control; probablemente sea consecuencia del agotamiento del P. En 1989 este hecho no sucedía hasta los últimos días de experimentación.

Tabla XI. Efecto del incremento de zooplancton y fertilización sobre la clorofila a. Z = zooplancton, N = nutrientes, ZxN = interacción de ambos. Signos como en Tabla VIII.

	Z	N	ZxN
($\mu\text{g/l}$)			
CLOROFILA TOTAL	↓**	↑***	NS CL
NANOPLANCTON	↓*	↑***	NS CL
MICROPLANCTON	NS	↑***	NS

La evolución de la clorofila-a del nanoplancton y microplancton es muy semejante entre los dos experimentos control (AC y BC) por un lado y los dos fertilizados (AN y BN) por otro (Fig. 29). La fertilización

provoca un incremento de la clorofila en las dos fracciones de tamaño pero no así la manipulación del zooplancton que sólo influye sobre el nanoplancton (Tabla XI). Las algas mayores de 25 μm no parecen verse afectadas por la diferencia en la densidad de cladóceros.

La fracción nanoplanctónica responde de forma más energética y rápida que el microplancton a la adición de nutrientes (Tabla XII). Esto conduce, presumiblemente, a un cambio notable en la estructura de la comunidad en los tratamientos fertilizados AN y BN a lo largo del experimento y en relación a las condiciones iniciales.

El microplancton parece mostrar una estrategia diferente frente a la fertilización que el nanoplancton. Su crecimiento es progresivo pero muy débil en la primera semana y se hace más intenso al final, cuando el nanoplancton comienza a decrecer (Tabla XII). En el comportamiento de la clorofila de ambas fracciones entran en juego factores como la competencia por los nutrientes y las diferentes estrategias adoptadas para ello. En estos mesocosmos fertilizados la influencia de la retirada de grandes cladóceros se advierte en BN en la concentración ligeramente superior de nanoplancton respecto a AN, sobre todo en las primeras fechas de muestreo.

En los limnocorrales control la conducta de las dos clases de tamaño es muy semejante en los dos encerramientos (AC y BC). La concentración de clorofila de micro- y nanoplancton disminuyen proporcionalmente en el tiempo conservando así la estructura inicial (aproximadamente 55% nanoplancton y 45% microplancton). De nuevo podemos observar que el descenso de biomasa de zooplancton de gran tamaño en BC conduce a un ligero incremento de la clorofila nanoplanctónica respecto a AC.

C.III.4.2. EFECTO SOBRE LA PRODUCCION PRIMARIA

La producción primaria se midió, al igual que la clorofila, para el conjunto de la comunidad y para varias clases de tamaño. En este caso

las fracciones consideradas fueron las mismas que en los experimentos anteriores: picoplancton (0-3 μm), ultraplancton (3-12 μm), nanoplancton (12-25 μm) y microplancton (> 25 μm).

En las figuras 28 y 30 se muestra la producción total y de estas fracciones, respectivamente. Los resultados del análisis de la varianza realizado sobre el conjunto de las fechas de muestreo y sobre cada una de ellas individualmente se presentan en las tablas XIII y XII, respectivamente.

La fertilización con N y P promueve el crecimiento de la producción primaria de la comunidad en tanto que la alteración de la biomasa del zooplancton no ejerce ningún impacto sobre ésta (Tabla XIII). Sin embargo y como podemos apreciar en el ANOVA de cada día de muestreo (Tabla XII) el incremento de densidad de cladóceros deprime la producción primaria del fitoplancton durante la mayor parte del experimento; tan solo en el último día de experimentación, cuando la producción en las bolsas con mayor densidad de cladóceros aumenta (AC y AN), este efecto se invierte.

Tabla XIII. Efecto de la manipulación del zooplancton y la fertilización artificial sobre la producción primaria. ANOVA realizado para todas las fechas de muestreo. Signos como en Tabla XII.

	Z	N	ZxN

PRODUCCION PRIMARIA (mg C/m ³ .h)			
Total	NS	↑***	NS
Picoplancton (0-3 μm)	NS	↑***	NS
Ultraplancton (3-12 μm)	NS	↑***	NS
Nanoplancton (12-25 μm)	NS	↑***	NS
Microplancton (> 25 μm)	NS	↑***	NS

En ambos grupos de experimentos, control y fertilizados, puede apreciarse que la evolución de la producción primaria está muy relacionada con la de la clorofila a (Fig. 28). Así, en las bolsas control (AC y BC), la producción disminuye progresivamente en concordancia con la clorofila y en las fertilizadas AN y BN sufre un considerable incremento los primeros días y luego decrece hasta el final (a excepción hecha del último día). Del mismo modo que en la evolución de la clorofila la causa principal de

estas variaciones ha de buscarse en la concentración de nutrientes y, principalmente, de fósforo. Sin embargo parece existir un cierto desfase entre ambos parámetros de modo que los cambios en la producción se observan en la clorofila, de forma general, en el siguiente muestreo.

La evolución de la producción primaria de las diferentes clases de tamaño difiere sustancialmente entre los limnocorrales fertilizados y los control (Fig. 30). En los control se mantienen aproximadamente las proporciones iniciales entre las categorías de tamaño durante todo el experimento mientras que en los fertilizados las algas menores de 25 μm sufren un importante incremento en su producción primaria en la primera semana de estudio, llegando a representar el 80% de la producción total, en detrimento de la producción del microplancton. Posteriormente la producción primaria del nanoplancton (< 25 μm) cae mientras se incrementa la del microplancton los últimos días.

El resultado del ANOVA (Tabla XIII) revela que los nutrientes afectan positivamente a todas las fracciones de tamaño con igual intensidad pero no así la alteración del zooplancton que no muestra ningún efecto sobre ellas. Esto es cierto para el conjunto de las fechas de muestreo pero los resultados son muy diferentes si observamos el análisis de cada día en particular (Tabla XII). Se confirma que los nutrientes originan el incremento de producción de todas las fracciones de tamaño de algas pero el efecto de las distintas densidades de cladóceros, por el contrario, es muy diferente según la categoría de tamaño considerada. La producción de picoplancton y nanoplancton disminuye durante la segunda semana de muestreo como consecuencia del aumento de la presión de "grazing", este efecto se retarda en el microplancton y no se aprecia en el ultraplancton.

Probablemente los cambios en la producción primaria en relación con la manipulación de la comunidad zooplanctónica obedecen a variaciones en la composición específica del fitoplancton de los limnocorrales presumiblemente provocadas por el consumo selectivo ejercido por los herbívoros.

C.III.4.3. EVOLUCION DE LAS TASAS DE PRODUCTIVIDAD Y PERDIDAS

Asumiendo la ecuación según la cual $1 \text{ mg Cl a} = 50 \text{ mg Carbono orgánico}$ (Reynolds, 1984) podemos calcular la producción por unidad de biomasa o, lo que es lo mismo, la productividad (P/B) de la comunidad y de sus diferentes fracciones de tamaño. Estos resultados se muestran en la figura 31 y el resultado del análisis de la varianza realizado en la tabla XIV. Las fracciones consideradas en este apartado son las mismas que para la clorofila, nanoplancton ($< 25 \mu\text{m}$) y microplancton ($> 25 \mu\text{m}$).

Tabla XIV. Resultados del análisis de la varianza realizado sobre productividad del fitoplancton en los limnocorrales. ANOVA realizado para el conjunto de las fechas de muestreo. Signos como en tabla IX.

	Z	N	ZxN
PRODUCTIVIDAD (d^{-1})			
Total	↑**	↑***	NS
< 25 μm	↑**	↑***	NS
> 25 μm	NS	↑**	NS

Tanto el aumento de la presión de grazing como la fertilización con nutrientes incrementa la productividad del fitoplancton en general y del nanoplancton ($< 25 \mu\text{m}$) en particular; por el contrario el microplancton no se ve afectado por las variaciones en la densidad de cladóceros. Teniendo en cuenta que el cociente P/B o productividad expresa la tasa de renovación ("turnover") de la biomasa y que su inverso es el tiempo medio de renovación (expresado en días), podemos inferir que el incremento de biomasa y tamaño medio individual de zooplancton en los encerramientos A provoca indirectamente un incremento del número de divisiones por unidad de tiempo de las algas del nanoplancton. El microplancton, fracción no comestible que no se ve afectada por el incremento de cladóceros (Tabla XI), no sufre cambios significativos en su productividad.

Es posible calcular la tasa de pérdidas de biomasa de la comunidad y de cada fracción en los limnocorrales mediante la diferencia entre la tasa de crecimiento potencial (μ^*) y la tasa de crecimiento real (μ)

(Tilzer, 1984b) que vienen dadas por las siguientes expresiones:

$$\mu^* = \ln (1 + P/B)$$

$$\mu = \ln (B_{t+1}/B_t) / t_{+1} - t$$

La representación de estos resultados se muestran en la figura 32. Se confirma así que las pérdidas sufridas por el fitoplancton en las bolsas con mayor densidad de cladóceros (A) son superiores, asimismo el nanoplancton soporta más pérdidas en estos mesocosmos mientras que el microplancton no muestra diferencias significativas.

La fertilización con nutrientes, como ya hemos indicado, conduce al aumento del cociente P/B del sistema y este hecho se manifiesta sobre todo en el nanoplancton durante la segunda semana de experimentación, precisamente cuando la biomasa de esta fracción disminuye. Por tanto las pérdidas del nanoplancton y de la comunidad en general aumentan considerablemente en estos días (Fig. 32).

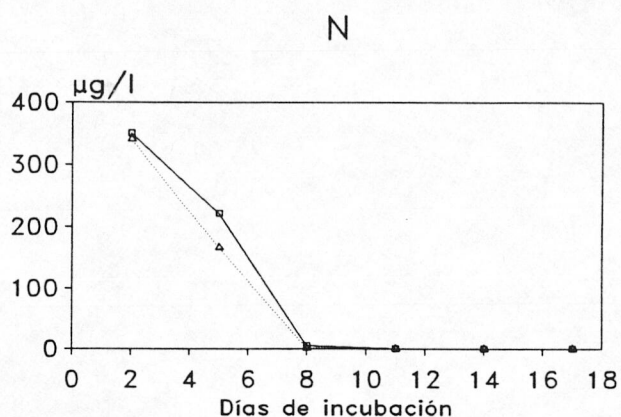
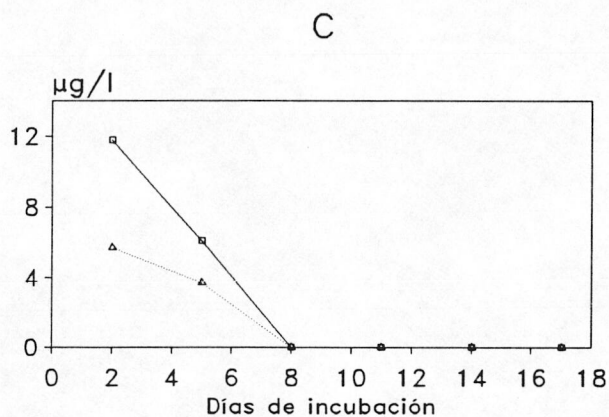
Indudablemente el cálculo de estos parámetros es muy aproximado y susceptible de numerosas críticas, sin embargo creemos que el valor relativo de estos datos son aceptables como herramientas de comparación entre los distintos limnocorrales.

	Día 2			Día 5			Día 8		
	Z	N	ZxN	Z	N	ZxN	Z	N	ZxN
CLOROFILA									
Total	↓**	NS	NS	NS	↑***	NS	↓**	↑***	↑*
< 25 μm	↓***	↑***	↑***	↓**	↑***	↑*	NS	↑***	NS
> 25 μm	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
PRODUCCION									
Total	NS	↑**	NS	↓*	↑***	NS	↓*	↑**	↑**
Picoplancton	NS	NS	NS	↓*	↑***	NS	NS	↑**	NS
Ultraplancton	NS	NS	NS	↓*	↑***	NS	NS	↑**	NS
Nanoplancton	NS	↑**	↑*	NS	↑***	↑***	NS	↑***	NS
Microplancton	↓*	NS	NS	NS	↑***	NS	NS	↑***	↑*
PRODUCTIVIDAD									
Total	↑**	↑**	NS	NS	↑***	NS	↑***	↑***	NS
< 25 μm	↑**	NS	NS	NS	↑***	NS	↑*	NS	NS
> 25 μm	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS

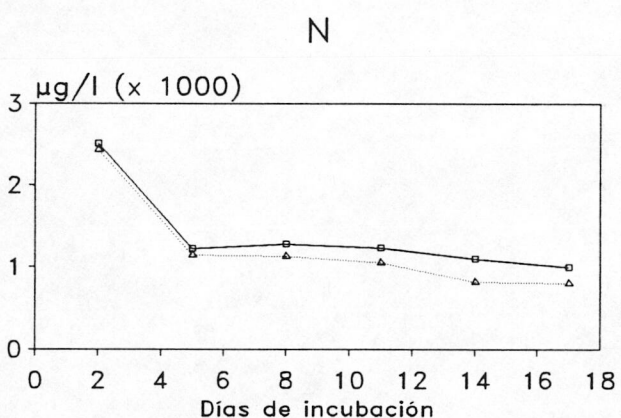
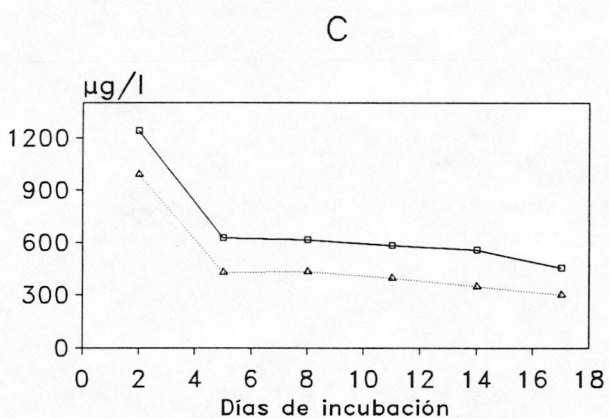
	Día 11			Día 14			Día 17		
	Z	N	ZxN	Z	N	ZxN	Z	N	ZxN
CLOROFILA									
Total	↓***	↑***	NS	↓***	↑***	↑**	NS	↑***	NS
< 25 μm	↓*	↑***	NS	↓***	↑***	↑*	↓**	↑***	↑**
> 25 μm	NS	↑**	NS	NS	↑***	NS	NS	↑***	NS
PRODUCCION									
Total	↓*	↑***	NS	↓*	↑***	NS	↑**	↑***	↑**
Picoplancton	↓**	↑***	↑**	↓**	↑***	↑*	NS	↑***	NS
Ultraplancton	NS	↑***	NS	NS	↑***	NS	↑***	↑***	↑***
Nanoplancton	↓***	↑***	↑***	↓***	↑***	↑**	↑**	↑***	↑***
Microplancton	NS	↑**	NS	↓**	↑***	NS	↑***	↑***	↑***
PRODUCTIVIDAD									
Total	NS	↑***	NS	↓*	↑**	NS	↑**	↑**	NS
< 25 μm	NS	↑**	↑*	NS	↑*	NS	↑***	↑***	↑**
> 25 μm	NS	↑*	NS	NS	NS	NS	↑*	↑*	NS

Tabla IX. Resultados del análisis de la varianza de dos vías (zooplancton y nutrientes) con medidas repetidas sobre clorofila ($\mu\text{g}/\text{l}$), producción ($\text{mg C}/\text{m}^3\cdot\text{h}$) y productividad (h^{-1}) del fitoplancton. ANOVA realizado para cada fecha de muestreo. Z = zooplancton, N = nutrientes, ZxN = interacción de ambos. ↑ y ↓ indica si el efecto del incremento de zooplancton y nutrientes es positivo o negativo. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, NS = no significativo ($P > 0.05$).

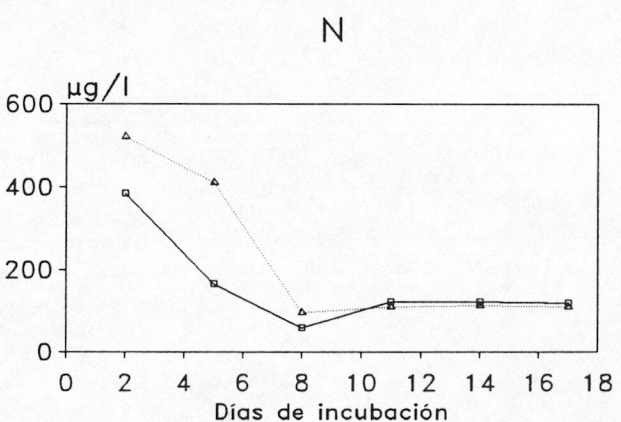
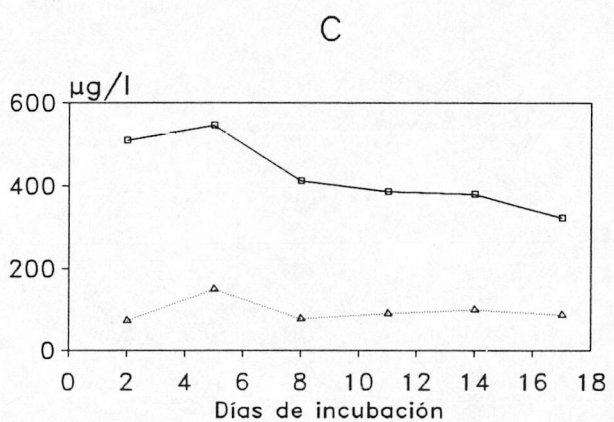
AMONIO



NITRATOS



SILICATOS



— A

... B

Fig. 26. Evolución de la concentración de los nutrientes en los experimentos de 1990.

ZOOPLANCTON

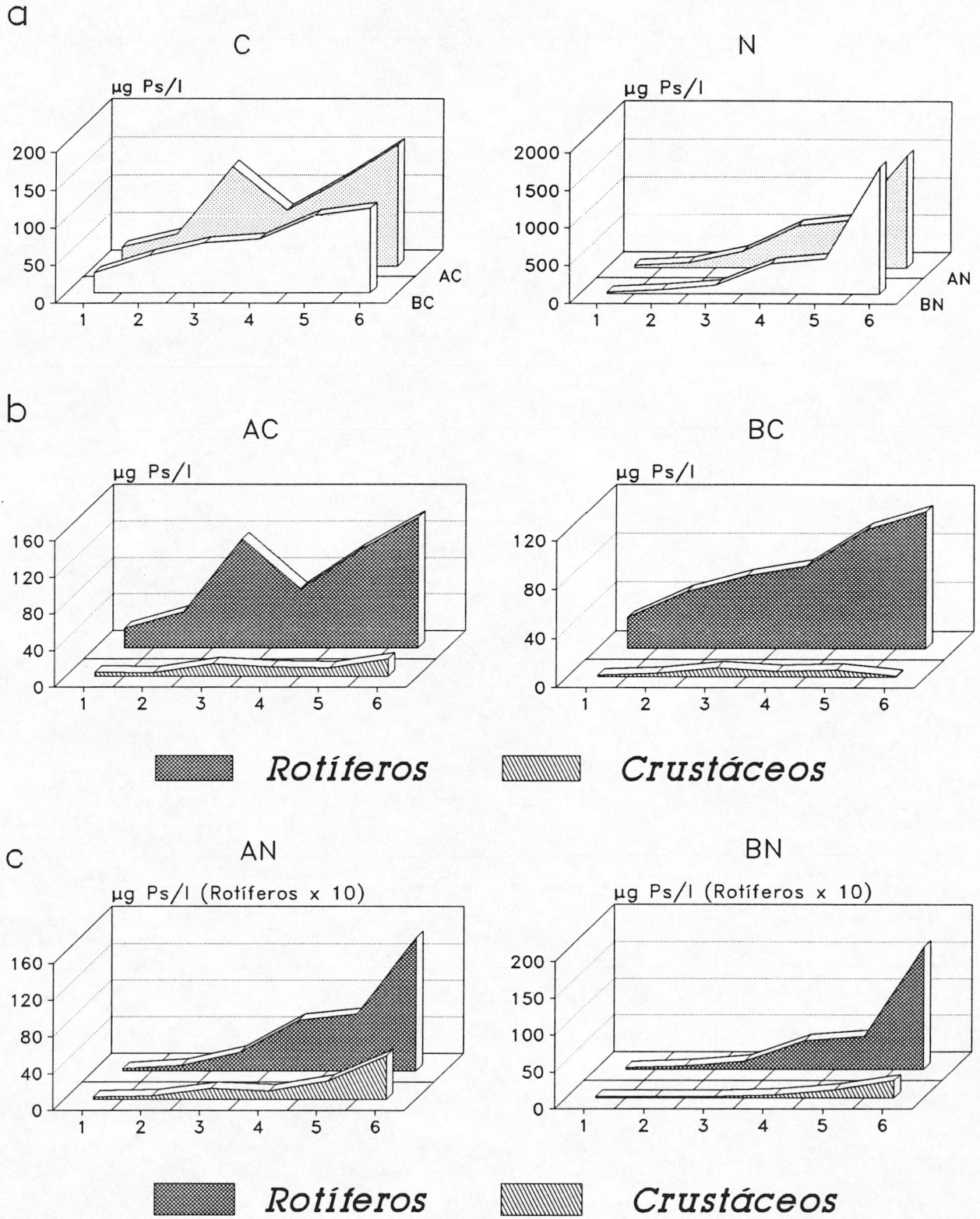
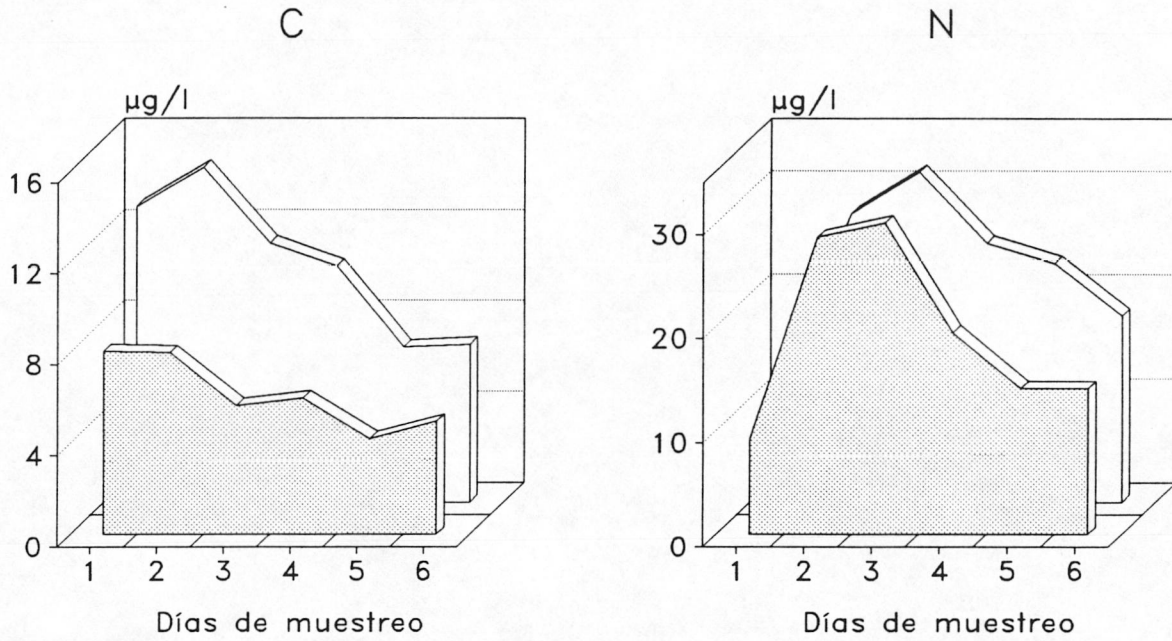


Fig. 27. Cambios en la biomasa y composición taxonómica de la comunidad de zooplancton durante los experimentos de 1990.

CLOROFILA TOTAL



PRODUCCION TOTAL

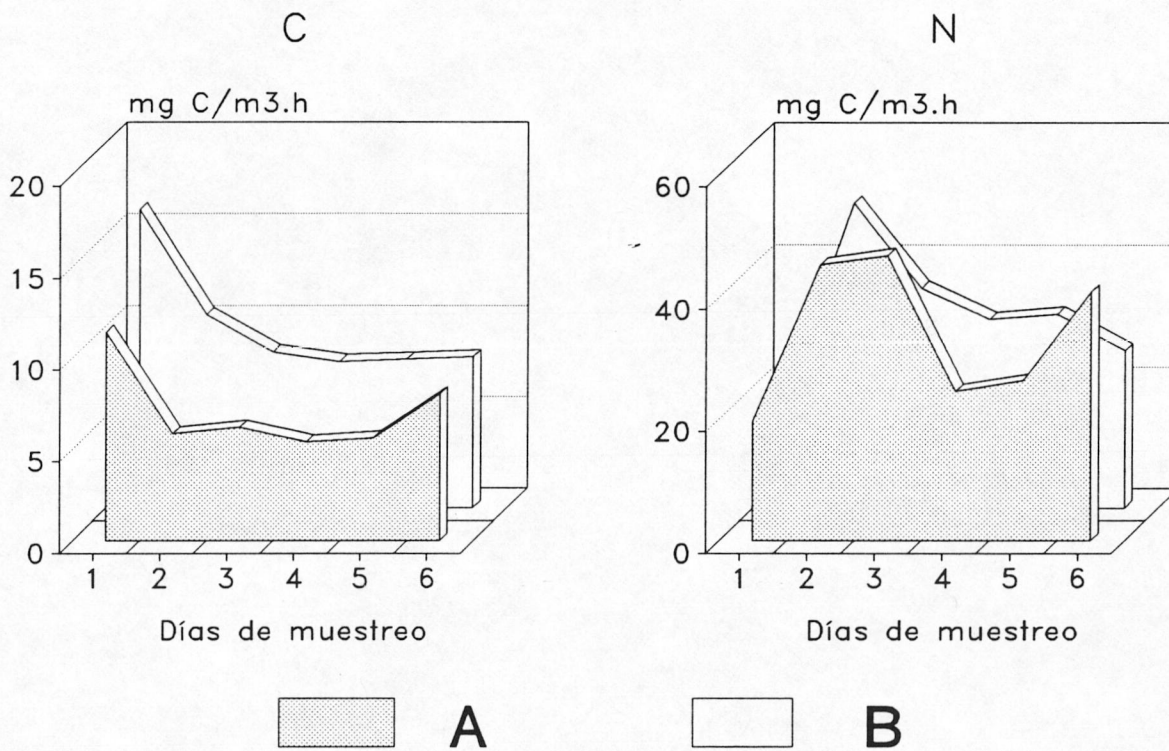


Fig. 28. Evolución observada en la concentración de clorofila a y en la producción primaria en los distintos mesocosmos en 1990.

CLOROFILA

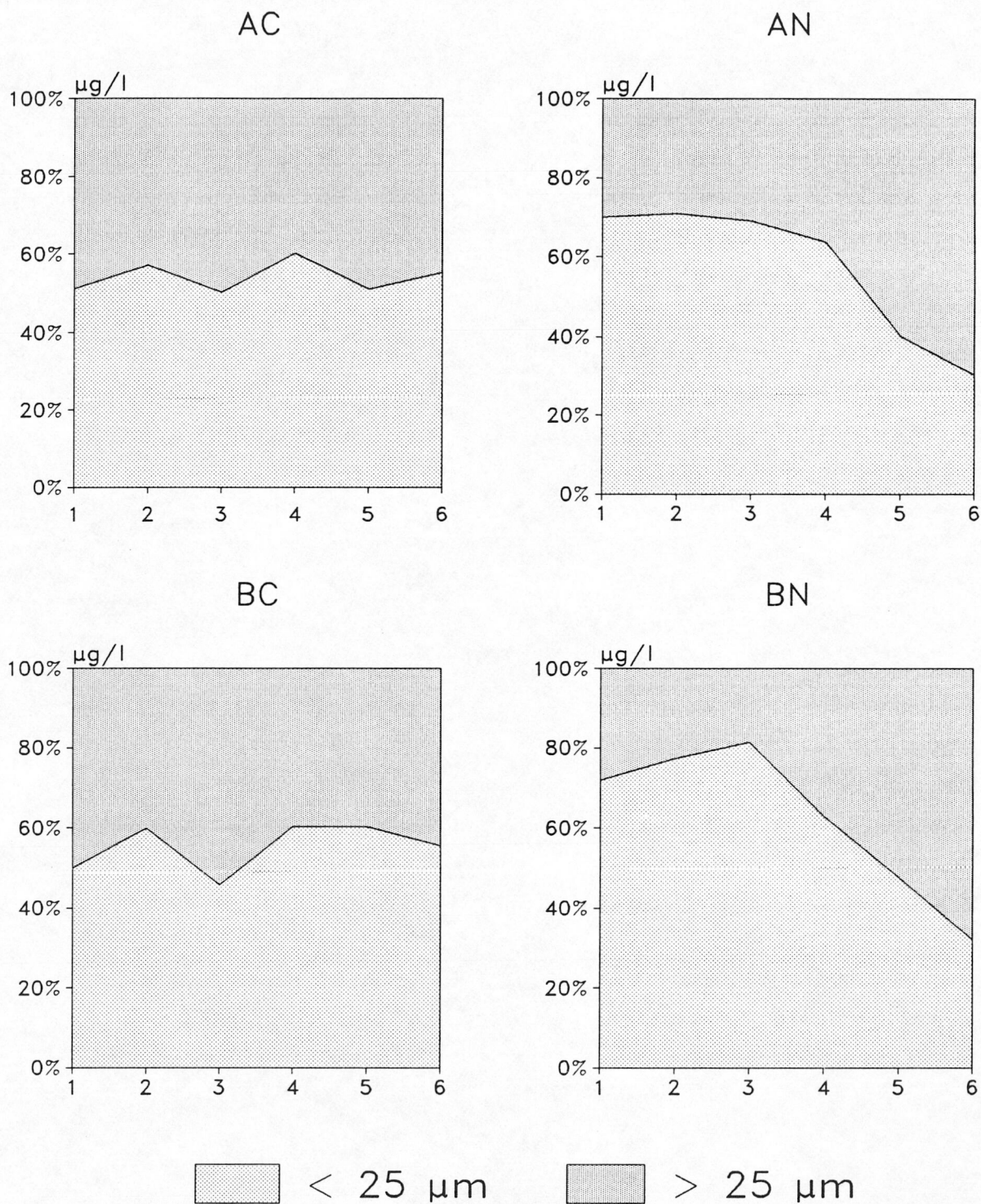


Fig. 29. Variación en la concentración de clorofila a de las fracciones nano y microplanctónicas en los experimentos de 1990.

PRODUCCION PRIMARIA

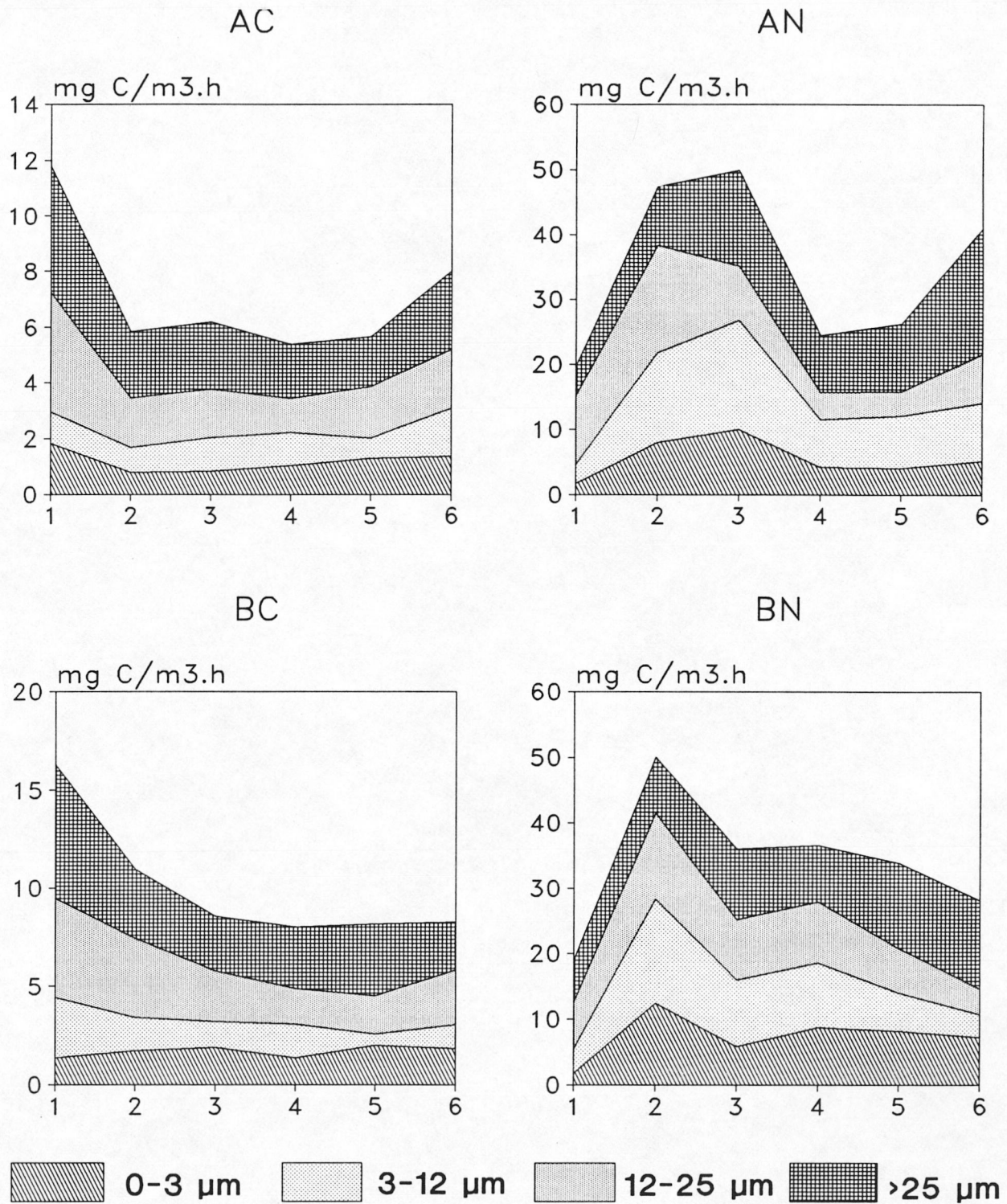


Fig. 30. Cambios en los valores de producción primaria de las distintas fracciones de tamaño del fitoplancton. 1990.

PRODUCTIVIDAD

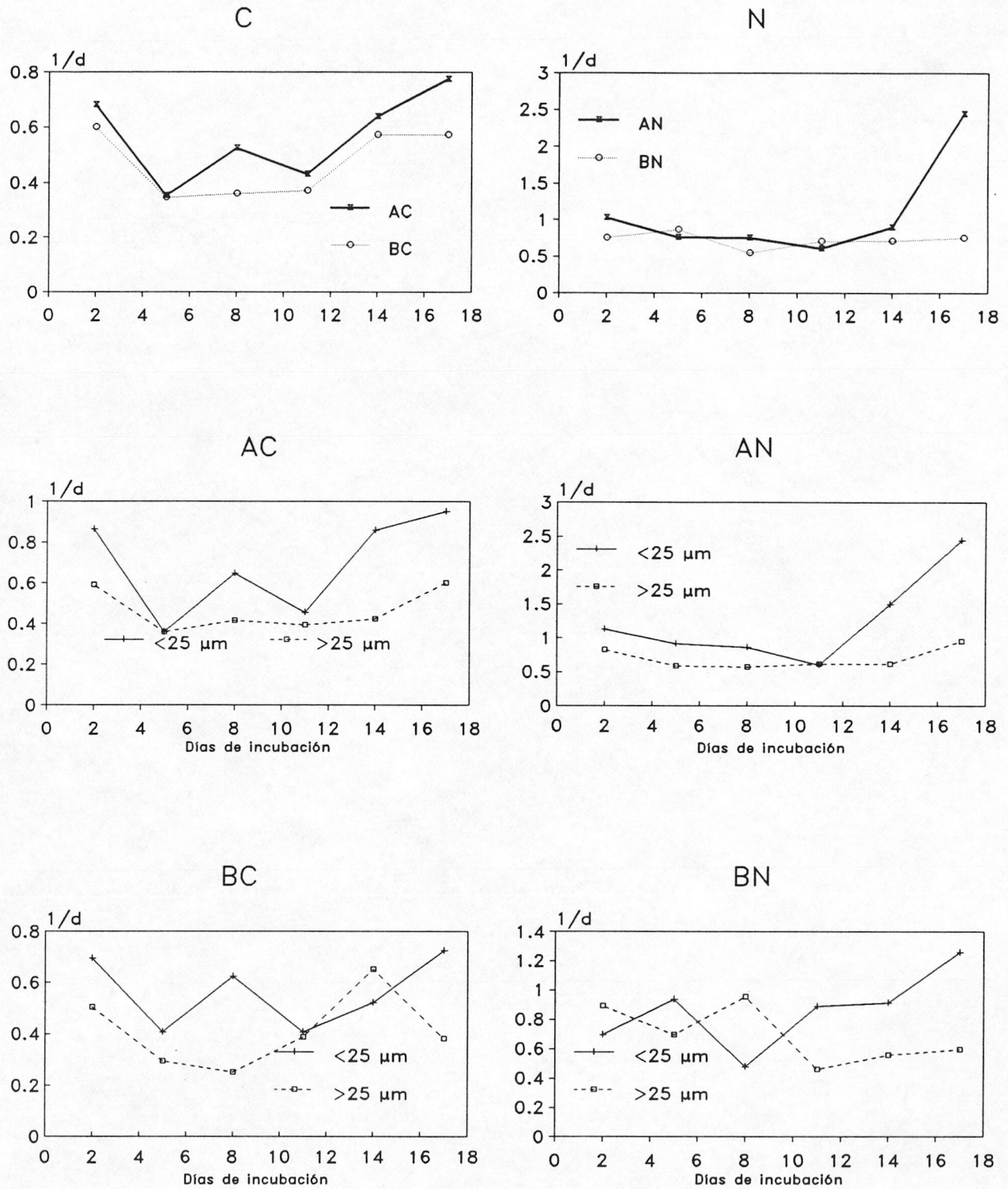


Fig. 31. Variación de la producción por unidad de biomasa (P/B) de la comunidad y del nano y microplankton durante el tiempo de experimentación.

PERDIDAS BIOMASA

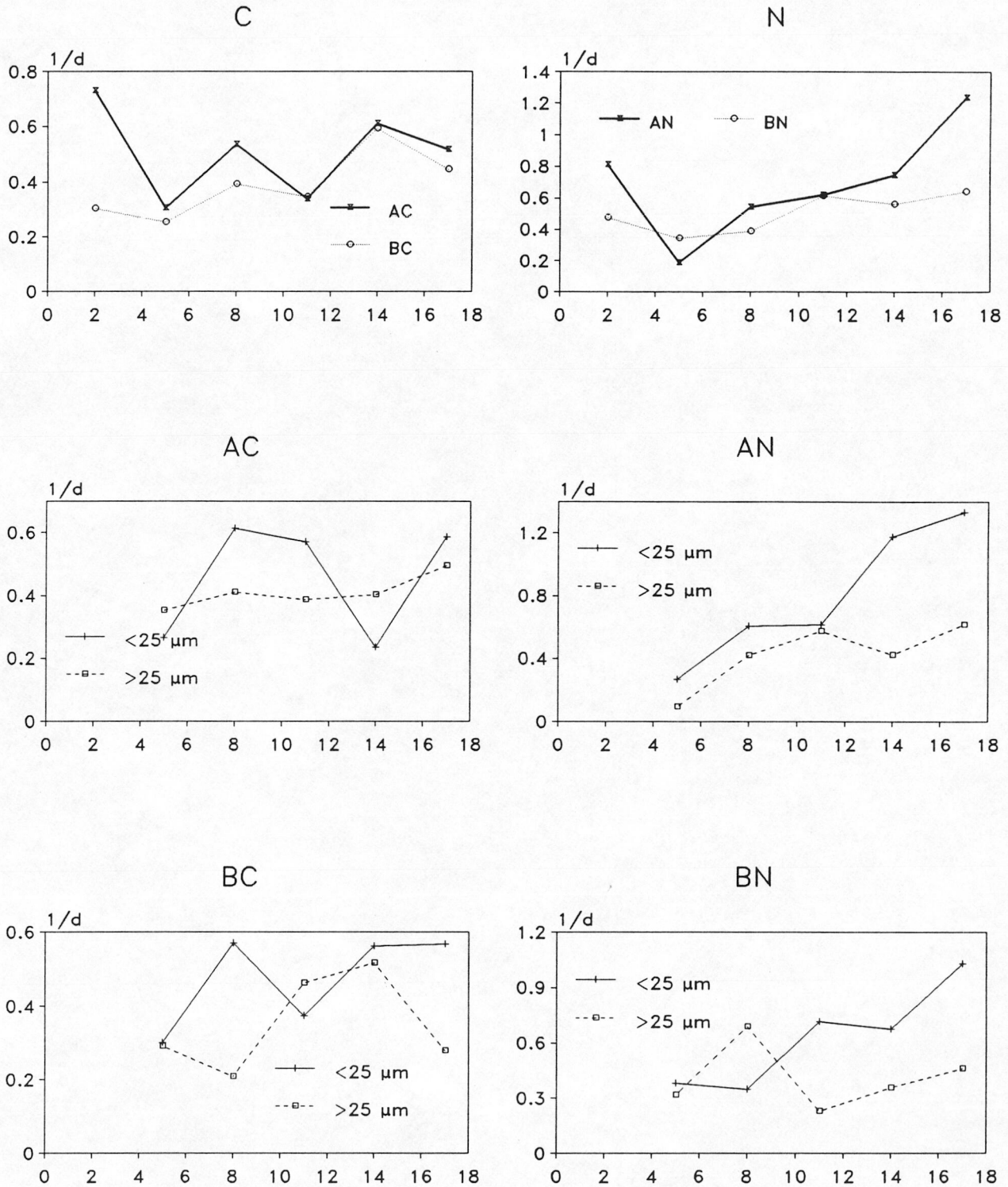


Fig. 32. Cambios en las tasas de pérdidas de la comunidad algal y de sus fracciones de tamaño durante los experimentos de 1990.

D. DISCUSSION

Cuando nos propusimos realizar este estudio nuestra intención era comprobar algunas hipótesis relacionadas con las interacciones tróficas a nivel de fitoplancton en el embalse mesotrófico de Los Bermejales.

Uno de estos objetivos era analizar la relevancia del modo de aproximación al estudio de estas interacciones, es decir, las consecuencias del grado de resolución elegido en la comprensión de los resultados. Otro de nuestros propósitos fue examinar el modo de actuación y propagación de las perturbaciones introducidas en la comunidad de predadores (top-down) y en la disponibilidad de nutrientes (bottom-up) sobre el fitoplancton, tanto en su aspecto estructural como funcional.

D.I. ANALISIS DE LA RESPUESTA DE LAS ESPECIES DEL FITOPLANCTON

En numerosos estudios acerca de la respuesta específica de las especies algales a la predación por los herbívoros se ha enfatizado la importancia del tamaño de las células como carácter principal determinante de su vulnerabilidad al "grazing", aunque otros caracteres como palatabilidad (Porter y Orcutt, 1980; DeMott, 1986), presencia de flagelos (Knisely y Geller, 1986) o de cubiertas resistentes (Porter, 1975, 1977; Vanni, 1987a) y propiedades de la superficie de la célula (Gerritsen y Porter, 1982) pueden jugar un papel importante. Por otra parte y aunque existe un pequeño debate sobre ello, en la competencia por los nutrientes se observa una clara tendencia taxonómica más que de tamaño (Jorgensen, 1979; Tilman et al., 1982, 1986; Sommer, 1986, 1988a). Además no hay que olvidar que el zooplancton puede ejercer un efecto positivo sobre el fitoplancton a través de la regeneración de nutrientes limitantes, efecto que en este caso no está mediado tanto por el tamaño como por la habilidad competitiva de las algas en la obtención de estos nutrientes limitantes (Sommer, 1989).

Ambos mecanismos, predación y competencia, coexisten en los

experimentos que aquí tratamos y son responsables de la mayoría de las variaciones de las especies algales observadas en y entre los diferentes encerramientos, diseñados para tal efecto.

Los resultados globales de nuestros experimentos están de acuerdo con los de estudios previos en los tipos de respuesta de las algas al consumo de los herbívoros: algunas especies disminuyen, otras aumentan y otras no se ven afectadas. La respuesta a la adición de nutrientes es más simple, incrementan su población si estaban limitadas por nutrientes o no presentan variaciones si no lo estaban. En el caso de existencia de limitación el elemento responsable siempre es el fósforo.

De los cuatro grupos establecidos según su respuesta a ambas perturbaciones el más numeroso es el formado por especies que estaban limitadas por nutrientes y a su vez se ven afectadas negativamente por la depredación. A este grupo pertenece *Cyclotella ocellata*, la especie mayoritaria durante los experimentos y la única diatomea presente. Su evolución en los mesocosmos está determinada tanto por su vulnerabilidad a la depredación como por la necesidad de sílice para su crecimiento.

Las dimensiones de *Cyclotella ocellata* (4.5-20.7 μm de diámetro valvar con más del 70% de las células menores de 12 μm) la caracterizan como especie fácilmente consumida por los cladóceros. Concretamente McCauley y Downing (1985) muestra que el tamaño máximo de partícula ingerida por *Daphnia longispina* oscila entre 12.5 y 22.5 μm y la supresión de diatomeas céntricas por los herbívoros ha sido destacado por varios autores (Porter, 1973; Andersson et al., 1978; Vyhnalek, 1983; Merrick y Ganf, 1988).

Es bien conocido que el enriquecimiento con nutrientes, particularmente con fósforo, afecta al consumo de sílice por parte de las diatomeas; la mayor disponibilidad de fósforo incrementa el crecimiento de la población que toma de esta forma más sílice para la producción de nuevas células (Kilham, 1971; Schelske y Stoermer, 1971, 1972; Schelske et al., 1986). También es conocido que, mientras que el zooplancton puede

reciclar fósforo a una tasa relativamente rápida excretándolo en forma asimilable por las algas (SRP principalmente), la sílice es excretada en forma particulada, no disponible para las algas y cuyo destino principal es la sedimentación (Reynolds, 1984). Estas dos consideraciones explican el consumo superior de sílice en los limnocorrales fertilizados con fósforo, donde el aumento de la tasa de crecimiento de *Cyclotella ocellata* provoca un intenso "uptake" de este elemento. En el caso de los limnocorrales con bajos niveles de depredación (AN y BN) la población de *C. ocellata* crece hasta el agotamiento de la sílice pero en condiciones de intensa depredación (ZN) el crecimiento queda equilibrado con las pérdidas resultando un crecimiento neto cercano a cero durante los primeros días. Posteriormente, cuando la concentración de sílice es muy baja, entonces la tasa de crecimiento disminuye y es sobrepasada ampliamente por la de "grazing".

En las bolsas no fertilizadas, curiosamente, la caída de sílice es muy superior en los mesocosmos con alta densidad de cladóceros (ZC), a pesar del crecimiento neto observado en el resto de las bolsas. Este hecho puede explicarse por la fertilización natural del medio con fósforo reciclado por el zooplancton que, de nuevo, promueve un mayor consumo de sílice. Sommer (1988b) indica que las diatomeas necesitan cocientes Si:P más altos en presencia de herbívoros que en su ausencia, debido al deterioro esperado de este cociente por el reciclado diferencial. Que *C. ocellata* sea una de las especies más beneficiadas por la excreción de zooplancton no es extraño si, como sabemos, las diatomeas son superiores competidoras por fósforo bajo condiciones de alto Si:P (Sommer, 1983; Kilham, 1986; Tilman et al., 1986). Por ello, *C. ocellata* es una de las especies que responde más rápidamente a la fertilización, dada su habilidad competitiva por el fósforo. Hay otro hecho más que apoya la idea de la aceleración del crecimiento por el reciclado de nutrientes del zooplancton. En los mesocosmos fertilizados la adición de fósforo era responsable del desencadenamiento de la reproducción sexual de *C. ocellata* y la observación de este proceso en los no fertilizados pero con gran densidad de cladóceros (ZC) se atribuye a la fertilización ejercida por los herbívoros.

Cuando el cociente Si:P disminuye intensamente en los limnocorrales fertilizados la tasa de crecimiento de *C. ocellata* disminuye igualmente por su causa y entonces son las criptofíceas, *Cryptomonas erosa* y *Rhodomonas minuta* var. *nannoplanctica*, el grupo que experimenta un mayor crecimiento. En el estudio del ciclo anual podemos observar una situación parecida; al declinar *C. ocellata* al principio de la estratificación *C. erosa* la sustituye como especie dominante permaneciendo la mayor parte del año hasta que decrece cuando comienza el "bloom" primaveral de *C. ocellata*. En los limnocorrales no fertilizados la relación Si:P es considerablemente más alta por lo que *C. ocellata* mantiene su crecimiento hasta prácticamente el final del experimento.

En los experimentos realizados sobre competencia por nutrientes en quemostatos las diatomeas fueron el grupo dominante a altas Si:P y las clorofíceas a cocientes bajos Si:P si se mantenía una relación relativamente alta N:P, como ocurre en nuestros experimentos y en el embalse de Los Bermejales. Las criptofíceas y flageladas en general desaparecían rápidamente en los quemostatos, posiblemente por su sensibilidad a la agitación mecánica y/o por la pérdida de su ventaja en la explotación de heterogeneidad espacial. A pesar de que en los limnocorrales existen numerosas especies de clorococales y volvocales con un amplio rango de tamaño ninguna de ellas alcanza el crecimiento de estas especies. Esto parece indicar que estas especies, *C. erosa* y *R. minuta* en nuestro caso, poseen mayores habilidades competitivas por el fósforo, lo que apoya la reconocida y frecuente presencia de este grupo como componente mayoritario del fitoplancton de numerosos lagos durante la estratificación termal. La capacidad en la competencia por el fósforo de las criptofíceas no se relaciona directamente con su tamaño, puesto que ambas especies presentan tamaños muy diferentes y hay muchas otras especies con dimensiones similares, pero si puede encontrarse muy ligada al carácter flagelado. Los flagelados poseen mayor ventaja en el consumo de nutrientes por su facilidad en la explotación de gradientes verticales y "micropatchines" (Goldman, 1974) y sus tasas de crecimiento son muy superiores a especies no flageladas o cocoides de tamaño similar (Sommer,

1981, 1983; Tilzer, 1972). Existen otras especies flageladas en los experimentos (*Gymnodinium* sp., *Tetraselmis* sp., *Carteria* sp., *Chrysochromulina parva*) pero experimentan un crecimiento más tardío y/o mucho menos acusado que las criptofíceas. La causa del éxito competitivo de las criptofíceas frente a éstas especies puede residir en la importancia del inóculo inicial (Reynolds, 1984) pero nos inclinamos a pensar que, dada la ubicuidad de este grupo en sistemas lacustres y su fuerte presencia en la dinámica estacional en Los Bermejales son consideraciones taxonómicas las que conducen a su éxito competitivo frente a los nutrientes.

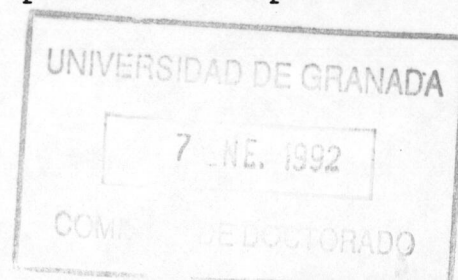
La respuesta de ambas especies a la depredación es algo confusa. Aunque el ANOVA indica un claro decrecimiento de *C. erosa* y *R. minuta* como consecuencia del incremento del nivel de predación las diferencias en el comportamiento de estas especies entre los mesocosmos fertilizados y control ponen de manifiesto que la relación entre criptofíceas y herbívoros no es tan sencilla.

En numerosos estudios sobre "grazing" se caracteriza a las criptofíceas como especies comestibles. Knisely y Geller (1986) indica que son presas óptimas para cladóceros y copépodos por dos razones: el flagelo favorece la captura de la célula al adherirse a los apéndices del animal y la ausencia de paredes rígidas las hacen más digeribles. Asimismo Persson (1985) concluye que *Cryptomonas* es el alimento preferido para *Holopedium* y *Eudiaptomus*. Son muy numerosos los investigadores que se refieren a los flagelados en general como especialmente susceptibles a los efectos de la predación (Porter, 1973; Lynch y Shapiro, 1981; Bergquist y Carpenter, 1985; Lehman y Sandgren, 1985; Vanni, 1986, 1987b). El tamaño de estas criptofíceas (*R. minuta*: 5-12 μm GALD; *C. erosa*: 12-22 μm GALD) está incluido en el rango considerado óptimo para crustáceos y rotíferos (Sterner, 1989). Pues a pesar de su alta comestibilidad la respuesta de las criptofíceas al incremento del nivel de depredación recogido en la literatura es muy variable, diferenciándose tres tipos de relaciones frente a la densidad de zooplancton: linear negativa, linear positiva y unimodal.

Lehman y Sandgren (1985) indican una reducción de la tasa de crecimiento de *Cryptomonas* spp. (*C. marsonii* y *C. rostrata*) al aumentar la densidad de predadores; resultados similares obtienen Kerfoot et al. (1988) para *Cryptomonas* sp. y *Rhodomonas* sp. sobre un gradiente de densidad de *Daphnias*. Por otro lado Shapiro y Wright (1984) encuentran que *C. erosa* dominó la comunidad fitoplanctónica después de experimentos de biomanipulación en el que se incrementó la densidad de zooplancton grande por alteración de la comunidad de peces en todo el lago. Se han citado situaciones similares de dominancia de *Cryptomonas* bajo condiciones de intenso "grazing" por Fott et al. (1979) y Shapiro et al. (1982). Igualmente Elser y Carpenter (1988) advierte la dominancia relativa de *C. ovata* ante el incremento de densidad y tamaño medio individual de zooplancton. La mayoría de estos autores explican este comportamiento por la influencia positiva del aumento de nutrientes excretados por el zooplancton.

Por último Bergquist y Carpenter (1986) obtienen respuestas distintas a la predación por parte de *Cryptomonas* sp. (29 μ m GALD) según si los limnocorrales fueron fertilizados con nutrientes o no. En los fertilizados la respuesta es lineal negativa mientras que en los no fertilizados es de tipo unimodal con tasas de crecimiento inferiores bajo condiciones extremas de depredadores y r máximas bajo densidades medias. También *R. minuta* presenta una respuesta de este tipo al incremento de tamaño medio individual de zooplancton en Elser et al. (1987).

En nuestros experimentos el comportamiento de *C. erosa* y *R. minuta* frente al nivel de predación parece estar de acuerdo con el observado por Bergquist y Carpenter (1986). En las bolsas fertilizadas el crecimiento de estas especies es menor a causa del incremento de predadores. En los no fertilizados, donde las algas están limitadas por nutrientes, la respuesta es más compleja. Las dos especies crecen considerablemente en los limnocorrales A, que en ese momento posee la biomasa menor de zooplancton de los tres tratamientos; en B y Z, *C. erosa* apenas sufre cambios netos importantes y *R. minuta* disminuye en ambos si bien de forma más acusada en Z. El crecimiento de la población de especies vulnerables



al "grazing" representa el resultado neto del balance entre el efecto positivo del reciclado de nutrientes y del negativo de las pérdidas por depredación. En los limnocorrales fertilizados el impacto del aumento de depredación se traduce en un crecimiento menor al de los otros limnocorrales puesto que los efectos del reciclado quedan oscurecidos por la fertilización (Bergquist y Carpenter, 1986). En los no fertilizados, sin embargo, el crecimiento en las bolsas A puede deberse al efecto estimulador de la excreción de los herbívoros, aprovechada por las criptofíceas como eficaces competidoras en la explotación de micropatchines de nutrientes. Bajo niveles superiores de zooplancton las pérdidas por predación aumentan y la población no presenta cambios netos de crecimiento o , en el caso de *Rhodomonas*, declina ligeramente. La ausencia de una notable reducción de la biomasa de estas especies en los mesocosmos Z solo puede entenderse por las elevadas tasas de crecimiento de las criptofíceas que compensan las indudables pérdidas. Esta hipótesis ha sido sugerida por otros autores previamente. De esta forma Lynch y Shapiro (1981), refiriéndose principalmente a criptofíceas, indican que "la persistencia de estas flageladas en ambientes de fuerte depredación puede ser el resultado de sus altas tasas reproductivas cuando la disponibilidad de nutrientes es alta, y esto ocurre en la presencia de altas densidades de *Daphnia*". Elser y Carpenter (1988) señalan igualmente que *Cryptomonas* puede tener una capacidad compensatoria alta por adaptación a la predación mediante altas tasas de crecimiento.

Aún así, nos parece sorprendente que biomasa y estructuras tan diferentes de zooplancton como las existentes entre B y Z (Fig. ?) den lugar a respuestas tan semejantes en estas especies en los mesocosmos no fertilizados. Creemos que existe un delicado equilibrio entre predación, regeneración y competencia y que la relevancia de cada uno de estos procesos se modifica según las condiciones presentes. De este modo, presumiblemente, en los mesocosmos con inferior biomasa de zooplancton la predación es menor y también lo es , a su vez, la regeneración de nutrientes; igualmente, en los de mayor concentración de predadores hay un estímulo del crecimiento por el incremento de la excreción. Queremos destacar que el comportamiento tan diferente entre A y B se debe

únicamente al aumento de *Bosmina longirostris*, cuya biomasa es tres veces superior en B. Este pequeño cladóceros, por tanto, parece ejercer un importante impacto sobre las criptofíceas.

La complejidad de las relaciones entre criptofíceas y herbívoros no parece ser un artefacto de las condiciones experimentales sino que se refleja igualmente en estudios tradicionales sobre dinámica del plancton en ecosistemas lacustres, en los que se destaca la coincidencia de poblaciones máximas de criptofíceas con las más altas de zooplancton (Reynolds, 1982; Evans, 1988). Podemos resumir en algunas ideas los factores que intervienen en esta relación: en primer lugar las criptofíceas tienen un doble carácter de elevada vulnerabilidad al "grazing" y fuertes habilidades en la competencia por nutrientes, esto es, presentan una gran sensibilidad a los dos efectos antagónicos que ejerce el zooplancton sobre el fitoplancton. El balance de estas dos fuerzas está condicionado por numerosos factores ambientales entre los que podríamos destacar la composición de la comunidad de zooplancton y fitoplancton y el grado de limitación por nutrientes de las algas. Los distintos tipos de respuesta recogidos en la literatura reflejan posiblemente la variedad de estas condiciones. Podemos pensar que la respuesta a un gradiente de zooplancton de las criptofíceas sea unimodal pero los puntos de inflexión de la curva serán específicos de cada tipo de sistema.

La evolución del tamaño medio individual de *C. ocellata*, *C. erosa* y *R. minuta* refleja los efectos de la selectividad en la depredación por los herbívoros. El intenso "grazing" ejercido por *D. longispina* en los limnocorales Z parece ser más efectivo sobre las células de menor tamaño de cada especie. Curiosamente, sin embargo, el rango de tamaño de las tres especies se solapa (*C. ocellata* 4.5 - 20.7 μm , *C. erosa* 12 - 22 μm , *R. minuta* 4.5 - 13 μm); es difícil entender que los herbívoros manifiesten una preferencia por las células menores de *C. erosa* y no por las mayores de *C. ocellata* o de *R. minuta*, cuando sus tamaños son muy similares. Dado que el incremento de tamaño individual se produce en la primera mitad del experimento, cuando la depredación se debe

principalmente a *D. longispina*, esto podría reflejar una selectividad de consumo de individuos de esta especie de distinto tamaño, de acuerdo con la hipótesis de Burns (1968) sobre la relación directa entre tamaño del cuerpo de los animales y el tamaño de partícula alimenticia seleccionada. El análisis realizado por McCauley y Downing (1985) encuentra una menor representación de partículas entre 12.5 - 22.5 μm de tamaño en el "gut" de *D. longispina*. También es posible que las células de mayor tamaño de las especies de criptofíceas posean una capacidad natatoria mayor (Margalef, 1983; Sommer, 1988c) que les permita escapar de los depredadores (Reynolds, 1984). Podría pensarse que el incremento de tamaño en *Z* es efecto de la excreción del zooplancton, sin embargo este hecho no se ha observado en otras especies como *Chlorella vulgaris* o *D. subsolitarium* cuyo tamaño incluso disminuye en estos limnocorrales.

El aumento de volumen celular causado por la fertilización tiene su origen en el caso de *C. ocellata* en el proceso de reproducción sexual que conduce a una restitución del tamaño máximo celular (Pérez Martínez et al., en prensa). En *C. erosa* y *R. minuta* este proceso puede estar ligado a un incremento real del volumen celular debido a la acumulación de sustancias de reserva. Moreno y Sánchez (1991), en estudios de ultraestructura de estas células, encuentran acúmulos de almidón en células de *C. erosa* creciendo bajo condiciones de altas concentraciones de nutrientes. En *R. minuta*, por el contrario, no se evidencian tales acúmulos.

El crecimiento celular individual ocurre en estas especies en el momento de mayor división celular, contrariamente a lo observado por Pedrós-Alió et al. (1987) para *C. phaseolus*, cuando ésta aumenta su biovolumen en condiciones de escasez de nutrientes que impiden el crecimiento vegetativo de la población.

Las clorofíceas con mayor biomasa durante la totalidad de los experimentos son, por orden de abundancia: *D. subsolitarium*, *Tetraselmis* sp., *O. marsonii*, *C. vulgaris*, *O. lacustris* y *S. ecornis*. El crecimiento de sus poblaciones por la fertilización se produce algo más tarde que el de criptofíceas y en ningún caso, aun teniendo en cuenta el tamaño del

inóculo inicial, es de la magnitud del experimentado por *C. erosa* y *R. minuta*. Entre las clorofíceas hay especies de menor tamaño que éstas como *D. subsolitarium* o *C. vulgaris* y otras de tamaño similar y flageladas como *Tetraselmis sp.* Esto sugiere que la respuesta a la fertilización no está mediada por el tamaño de las especies sino más bien se rige por caracteres taxonómicos, aunque dentro de cada grupo pueden existir consideraciones morfológicas o funcionales que condicionen habilidades competitivas por los nutrientes y, en términos de varios órdenes de magnitud, el tamaño celular es un carácter determinante en el éxito competitivo (Banse, 1976).

Respecto a la depredación las clorofíceas exhiben respuestas muy variadas. En estudios previos encontramos de forma muy general un impacto negativo del "grazing" sobre las pequeñas clorococales y volvocales unicelulares, destacando en ocasiones como el grupo más afectado por cambios en la comunidad de zooplancton (Bergquist et al., 1985; Bergquist y Carpenter, 1986; Elser et al., 1987; Elser y Carpenter, 1988; Vanni y Findlay, 1990). Los resultados de nuestros experimentos están de acuerdo en su mayor parte con esta idea pues la mayoría de las clorofíceas nanoplanctónicas son consumidas por los herbívoros, si bien las oocistáceas y otras clorococales presentan respuestas diferentes.

D. subsolitarium muestra un comportamiento diferente frente a la biomasa de cladóceros según la concentración de nutrientes del medio. En los limnocorrales fertilizados el aumento del nivel de predación conduce a un crecimiento neto menor; sin embargo, bajo condiciones de limitación de nutrientes *D. subsolitarium* parece beneficiarse de la excreción de nutrientes por el zooplancton de forma que el balance entre el estímulo del crecimiento y las pérdidas por depredación resulta en un crecimiento neto muy similar a los mesocosmos sometidos a niveles de predación mucho más moderados.

Por el contrario, el efecto de la predación sobre *Tetraselmis sp.*, tanto en los fertilizados como en los control, es muy acusado. Es una de las especies, junto con *C. ocellata* y las criptofíceas que muestra una

respuesta más clara al "grazing"; su tamaño ($x = 12.4 \mu\text{m GALD}$), ausencia de paredes rígidas y carácter flagelado la califican como especie fácilmente comestible.

Entre las especies del género *Scenedesmus* se observa un caso curioso, pues mientras *S. sempervirens*, *S. acutus* y *S. quadrispina* decrecen con el incremento de cladóceros, *S. ecornis*, la especie más abundante, no muestra cambios significativos a la alteración de la biomasa y estructura del zooplancton. Todos ellos pueden considerarse comestibles por sus dimensiones y, además, *S. ecornis* es la única de las cuatro especies que no presenta espinas ni prolongaciones celulares, carácter protector frente a la depredación (Sournia, 1982; Bergquist et al., 1985). *Tetraedron minimum* y *Tetrachlorella incerta* (colonia GALD =) son otras pequeñas clorofíceas no consumidas. Kerfoot et al. (1988) califica a *S. bijuga* y *Tetraedron sp.* como resistentes al paso por el intestino de los herbívoros, Bergquist et al. (1985) señala que *S. quadricauda* es consumido por el zooplancton grande pero la presencia de espinas evita la predación del zooplancton pequeño. Por otro lado estos últimos autores consideran a *Tetraedron regulare* comestible y Sommer (1988b) califica a *S. acutus* como de alta comestibilidad. Todo esto nos indica que la respuesta de estas pequeñas clorofíceas a la predación no está claramente determinada y que, desde luego, otras consideraciones diferentes al tamaño modulan su respuesta. Estas especies tienen una capacidad de crecimiento muy alta (Sommer y Kilham, 1985) y, efectivamente, en todos los encerramientos aumentan su densidad. Quizás la ausencia de respuesta sea el resultado de los efectos positivos y negativos del incremento de zooplancton, como ya hemos visto en otros táxones. Sin embargo también podemos considerar como responsable de su resistencia a la predación características de la pared celular, no obstante Sterner (1989) señala que las membranas celulares de *S. acutus* no son digeridas por *Daphnia*, probablemente porque la asimilación de celulosa por los cladóceros es muy baja (Schoenberg et al., 1984). Puesto que *S. ecornis* presenta una abundancia poblacional considerablemente mayor que el resto de las especies de *Scenedesmus*, puede equilibrar su crecimiento con las pérdidas por grazing con más posibilidades de éxito.

El crecimiento de algas verdes con paredes resistentes bajo condiciones de densidades altas o moderadas de *Daphnia* se ha señalado de forma general desde los primeros estudios de Porter (1975, 1977) hasta ahora (Lynch y Shapiro, 1981; DeMott y Kerfoot, 1982; Schoenberg y Carlson, 1984; Shapiro y Wright, 1984; Vanni, 1987a; Elser y Carpenter, 1988; Vanni y Findlay, 1990). Porter (1975) arguye que estas algas son ingeridas pero no digeridas lo que les brinda la oportunidad de tomar nutrientes limitantes a su paso por el intestino de los herbívoros; este supuesto ha sido aceptada por la mayoría de los autores. En los experimentos realizados en Bermejales tres oocistáceas, grupo caracterizado por la presencia de paredes celulares rígidas, muestran dicho comportamiento: *O. marsonii*, *O. lacustris* y *C. vulgaris*.

Elser et al. (1987), sin embargo, observa una respuesta unimodal de las algas gelatinosas y con cubiertas protectoras a un amplio rango de concentración de zooplancton. Según estos autores bajo condiciones moderadas de zooplancton estos táxones incrementan su biomasa probablemente por las razones expuestas por Porter (1975), mientras que en concentraciones mayores de zooplancton su tasa de crecimiento disminuye. La biomasa individual y de la comunidad de zooplancton a la que *O. lacustris* disminuye en los experimentos de Elser et al. (1987) es muy superior a la biomasa máxima de los nuestros. Kerfoot et al. (1988) también advierte un hecho similar cuando la densidad de *Daphnias* superaba los 40 individuos por litro, concentraciones claramente superiores a las existentes en los mesocosmos Z.

Recientemente se ha cuestionado la tesis de Porter sobre el mecanismo responsable del crecimiento de estas especies sometidas a altos niveles de predación. Así, Reynolds y Rogers (1983) señalan que este crecimiento puede ser atribuido únicamente a sus cubiertas protectoras de manera que las células, no consumidas, se benefician de los nutrientes reciclados por el zooplancton. Kerfoot et al. (1988) estima que no hay razón para no creer que ambos mecanismos intervengan en el proceso, de

manera que unas especies estén adaptadas al "uptake" en el interior del animal y otras en el exterior. Si vamos más lejos tampoco hay por qué descartar que una misma especie se beneficie de las dos formas de consumo de nutrientes si, como ocurre para algunas especies de Bermejales (*C. vulgaris*), son presumiblemente fácilmente ingeridas pero no digeridas.

Nos llama la atención, sin embargo, el hecho de que estas especies, a pesar de sus reconocidas ventajas experimenten un crecimiento tan moderado; probablemente y, como sugiere Sterner (1989), son competidoras inferiores por los nutrientes por lo que es necesaria un intenso "grazing" sobre todos sus competidores para que lleguen a ser dominantes.

El tamaño de las dos especies de *Oocystis* las incluye en el rango de especies comestibles cuando se encuentran como células solitarias. No obstante, aproximadamente la mitad de las células se encuentran agrupadas en colonias durante la segunda semana de experimentación. Estas colonias son demasiado grandes para ser consumidas por *Daphnia* pero este hecho no interviene en absoluto sobre el comportamiento comparado de los tres tratamientos A, B y Z puesto que en ningún momento se observan diferencias apreciables entre la proporción células/colonias en los distintos limnocorrales.

Gymnodinium sp., dinofíca atecada y de reducido tamaño, es una de las especies más afectadas por el "grazing" y la fertilización. Responde a ésta última con un crecimiento, bajo condiciones moderadas de predación, sólo comparable al de criptofíceas. Este aumento de biomasa es más tardío, comenzando cuando la mayoría de las especies empiezan a declinar. Dado que al final de los experimentos la población bacteriana aumentó considerablemente, *Gymnodinium sp.*, potencial heterótrofo (Lewis, 1978; Weisse, 1990), puede usarlas como fuente nutritiva o quizás su éxito competitivo en estos días, cuando la concentración de fósforo ha disminuido mucho, puede tener su origen en los bajos requerimientos para este elemento que presentan las dinofíceas (Reynolds, 1984).

La existencia de predación sobre *Microcystis holsatica* es muy evidente. Aunque se ha considerado a las cianofíceas gelatinosas como algas no comestibles de manera general (Porter, 1973), el tamaño de la colonia, sin embargo, parece determinar su vulnerabilidad al "grazing". Así, la especie que nos ocupa forma colonias de reducido tamaño, muy alejadas de las dimensiones de las colonias de otras especies más comunes como *M. flos-aquae* o *M. aeruginosa*. Otros autores han obtenido resultados similares a los nuestros, en los que se destaca siempre el tamaño de la colonia como determinante de la comestibilidad de este género (Andersson et al., 1978; Schoenberg y Carlson, 1984; Merrick y Ganf, 1988). Reynolds (1982) indica que el coeficiente de selectividad de *M. aeruginosa* frente a *Daphnia* se acerca al máximo para pequeñas colonias (< 60 μm).

En la evolución de *M. holsatica* ocurre algo similar a lo que hemos visto en otras especies; la depredación no se manifiesta como una disminución de su tasa de crecimiento sino como un crecimiento menor frente a las poblaciones sometidas a niveles de predación bajos. Se manifiestan de nuevo los efectos contrarios del incremento de zooplancton. Esta especie, al igual que *Gymnodinium sp.*, muestra un mayor crecimiento en la fase final de los experimentos.

También *Chrysochromulina parva*, la única especie importante incluida en el picoplancton, se desarrolla en estos últimos días. Las razones argumentadas para *Gymnodinium sp.* pueden ser válidas para esta especie. Sobre su heterotrofia, Kawachi et al. (1991) demuestran mediante filmación en vídeo la captura y fagocitosis de partículas entre 0.3 y 4.1 μm de diámetro por *Chrysochromulina hirta*. Aunque *C. parva* es más pequeña el consumo de células bacterianas por su parte entra perfectamente en lo posible.

Por último hay una serie de especies entre las que destaca sobre todo *Dinobryon divergens* y *Pandorina morum* cuya presencia se reduce a la etapa final en los limnocorrales sometidos a intensa depredación. Ambas son coloniales, pertenecientes a la fracción del microplancton y no comestibles. Esta tendencia de sustitución de especies pequeñas por

grandes como consecuencia de una intensa predación por grandes herbívoros se ha señalado en numerosos estudios experimentales (McCauley y Briand, 1979; Henrikson et al., 1980; Crumpton y Wetzel, 1982; Benndorf et al., 1984, 1988; Henssen et al., 1986; Mazumder et al., 1988, 1990) y naturales (Lampert, 1981; Lampert et al., 1986; Sommer et al., 1986). El reciclado de nutrientes por los herbívoros favorece a estas algas incomedibles frente a las de pequeño tamaño, puesto que las primeras no sufren pérdidas por predación; estas algas incomedibles, por tanto, pueden llegar a ser dominantes conforme el intenso "grazing" hace decrecer las poblaciones de las comestibles.

La concentración de nutrientes, sin embargo, marca una diferencia sustancial entre ambos limnocorrales Z, mientras que en los fertilizados se desarrollan las dos especies en los control únicamente *D. divergens*. Las clorofíceas presentan altos requerimientos de fósforo para su crecimiento y por ello *P. morum* sólo puede progresar en los mesocosmos fertilizados. *D. divergens* por el contrario es capaz de desarrollarse bajo concentraciones de fósforo muy bajas (Rodhe, 1948; Schelske y Stoermer, 1971, 1972; Lehman, 1976a), además esta especie presenta una ventaja adicional: su metabolismo mixotrófico. Bird y Kalff (1986) demuestra que el consumo de bacterias por *Dinobryon* puede ser muy importante, con un máximo de tres bacterias cada cinco minutos; igualmente Sondergaard et al. (1988) encuentra que *Dinobryon* puede ser el mayor consumidor de bacterias en sus experimentos. La observación directa al microscopio de individuos de *D. divergens* con numerosas bacterias en el interior de sus lóricas era un hecho muy frecuente en los últimos días de los experimentos. Estos dos caracteres, junto con su baja comestibilidad suponen una gran ventaja competitiva para esta especie en condiciones de intensa predación y limitación de nutrientes. Otro aspecto ventajoso para la dominancia de esta especie al final de los experimentos es la proposición de Lehman (1976a) sobre la aparición de *Dinobryon* después del debilitamiento de "blooms" algales por su capacidad para aprovechar productos de la descomposición de las células como alimento.

En los últimos días de los experimentos empiezan a declinar la

mayoría de las especies algales que dominaban al principio, probablemente por la limitación de nutrientes, sedimentación y los efectos negativos del encerramiento. En los fertilizados, se observa entonces un aumento de algas mixotróficas, tanto de las ya nombradas como de numerosas pertenecientes al picoplancton. Presumiblemente las condiciones de muerte y descomposición de células, además de la riqueza en productos extracelulares, provocan un gran crecimiento de la población bacteriana y, por ende, de sus predadores como algas mixotróficas y ciliados.

D.II PROPAGACION DE LAS PERTURBACIONES

En los últimos años se ha desarrollado un intenso y fructífero debate sobre si el control de la dinámica de las comunidades plnctónicas se realiza por fuerzas productoras ("bottom-up") o por fuerzas consumidoras ("top-down"). Actualmente, sin embargo, parece que la mayoría de los investigadores aceptan que ambos mecanismos no son mutuamente excluyentes y que el interés radica en conocer cómo, cuándo y dónde actúan cada uno de estos mecanismos.

Ambas fuerzas, consumidoras y productoras, se manifiestan en la comunidad algal como predación sobre las algas y competencia de éstas por los recursos disponibles. Mientras que el efecto de la adición de nutrientes siempre es positivo sobre el crecimiento, el efecto del incremento de zooplancton tiene dos componentes opuestos, negativo a través de la predación y positivo por la regeneración de nutrientes.

En la evolución de las distintas especies en nuestros experimentos intervienen tanto la depredación como la competencia por los nutrientes, como ya hemos visto. No obstante, el modo de actuación de ambos factores permanece más confuso en la literatura.

Se le ha concedido en los últimos años una importancia crucial al tamaño de las algas como carácter determinante de la dinámica del fitoplancton, admitiendo que el tamaño condiciona las tasas de consumo de nutrientes (Smith y Kalff, 1982, 1983) y la respuesta a la depredación (Bergquist et al., 1985; Mazumder et al., 1988). Como consecuencia, numerosos estudios experimentales sobre interacciones tróficas del fitoplancton se analizan bajo el punto de vista único del tamaño de las especies.

Sin embargo y, como muy acertadamente señalan Sommer y Kilham

(1985), "en la competencia por los nutrientes las consideraciones taxonómicas son muy importantes en la determinación de las habilidades competitivas de las especies y pueden sobrepasar los efectos del tamaño o de parámetros cinéticos". Esta afirmación viene avalada por numerosos y estrictos estudios sobre competencia por nutrientes (Schelske y Stoermer, 1971; Shapiro, 1973; Schindler, 1977; Sommer, 1983, 1986; Tilman et al., 1982, 1986).

El zooplancton selecciona las partículas algales principalmente por su tamaño, bien sea por su dimensión lineal máxima (GALD), biovolumen o GALD en la posición más apropiada para su ingestión; sin embargo, dentro del rango de tamaño de algas comestibles otras características pueden favorecer (flagelos, forma ovoide) o evitar (cubiertas resistentes o gelatinosas, espinas...) la depredación. Por otro lado, la respuesta de las especies algales a la densidad de herbívoros está influida tanto por las pérdidas por depredación como por los efectos estimulatorios del reciclado de nutrientes, en el cual intervienen las habilidades competitivas de las algas para beneficiarse de estos nutrientes limitantes. Así, la tasa de crecimiento de una especie sometida a predación es el resultado neto del equilibrio entre las pérdidas sufridas por el consumo por los herbívoros, ganancias estimuladas por la regeneración de nutrientes y la reducción de las tasas de crecimiento debidas a la competencia algal por los recursos disponibles (Tilman, 1982; Lehman y Sandgren, 1985; Sterner, 1986; Levitan, 1987). Además, el zooplancton interviene mermando la población algal y evitando así la monopolización de los recursos (Sterner, 1989) y, a través del reciclado diferencial de nutrientes, la biomasa y estructura del zooplancton puede afectar intensamente la limitación por nutrientes del fitoplancton, alterando las relaciones entre éstos (Lehman, 1984; Elser et al., 1988). De igual modo, el nivel de nutrientes puede modificar las comunidades de herbívoros mediante efectos "feed-back".

Por todo ello, la equiparación de fuerzas top-down como responsables de pérdidas y de fuerzas bottom-up como de crecimiento nos parece adecuada. Ambos procesos intervienen sobre las tasas de

crecimiento y pérdidas e interactúan modulando la respuesta de las especies algales, como hemos comprobado en numerosos ejemplos en el capítulo anterior.

La variación en la composición de especies está dirigida por los dos procesos. En los mesocosmos con bajo nivel de predación el principal factor responsable parece ser la competencia por los nutrientes, mediados por consideraciones taxonómicas más que de tamaño. La hipótesis según la cual la competencia por los nutrientes actúa a través del tamaño celular no se apoya con nuestros resultados. De otro modo las especies dominantes en estos limnocorrales debían ser las del picoplancton o, al menos, las de menor tamaño del ultraplancton; por el contrario, bajo niveles de "grazing" poco intenso, las proporciones relativas de las distintas clases de tamaño se mantienen casi inalteradas hasta el final de los experimentos. Es verdad que el picoplancton aumenta ligeramente en los últimos días pero igualmente lo hace el microplancton (Fig. ?). Tampoco observamos el éxito competitivo de las células pequeñas en los experimentos de 1990, donde el espectro de tamaño inicial es más amplio. Frente a la adición de nutrientes las proporciones relativas de la concentración de clorofila entre las algas menores y mayores de 25 μm se mantienen (aunque con un ligero incremento del nanoplancton) durante la primera semana del experimento y los últimos días aumenta la contribución relativa del microplancton. En los no fertilizados las proporciones permanecen sin apenas alteraciones.

En los limnocorrales de 1989 con una alta densidad de *Daphnias* (Z), la depredación que éstas ejercen provoca un cambio en la estructura de tamaño de la comunidad algal, mermando considerablemente la biomasa del nanoplancton y favoreciendo así la del microplancton. A pesar de ello la diferencia en composición de especies entre los fertilizados (ZN) y los control (ZC) es sustancial.

Nuestros resultados confirman que la selección de especies por *Daphnia* se realiza principalmente por criterios de tamaño celular, pues todas las especies consumidas son de pequeñas dimensiones pero, dentro

del amplio rango de especies vulnerables, "los táxones algales responden de forma muy variada a la predación, por vías distintas a las estrictamente relacionadas con el tamaño" (Elser et al., 1987).

Los efectos sobre las especies de las perturbaciones introducidas sobre las especies se transmiten a las características generales de la comunidad. De esta forma, el crecimiento de la mayoría de las especies provocado por la fertilización se traduce en un aumento de biomasa, clorofila y densidad celular mientras que la reducción del crecimiento por la adición de cladóceros se refleja igualmente en una reducción de estos parámetros. Ambas perturbaciones interactúan, como en el caso de las especies individuales, modulando el resultado final de la comunidad de forma que cambios en alguno de los dos niveles (nutrientes y zooplancton) provoca una respuesta diferente en la comunidad fitoplanctónica.

Según Bergquist y Carpenter (1986) la estrecha conexión entre poblaciones y comunidad nos indica que la respuesta del ecosistema puede ser representada como una consecuencia del conjunto de procesos a nivel de poblaciones. Esta noción enlaza directamente con el debate sobre la relevancia de los fenómenos de población en los procesos de ecosistemas, es decir, con el debate sobre el holismo o reduccionismo en ecología (McIntosh, 1985). Nuestros resultados apoyarían este último punto de vista.

Aunque las características de las poblaciones se transmiten a la comunidad, ésta no puede ser caracterizada totalmente por ninguno de sus componentes del mismo modo que los distintos componentes no son un reflejo absoluto de la comunidad (Persson et al., 1988). Por ello, creemos que la caracterización de comunidades algales y de sus dinámicas por propiedades generales de ésta no son enteramente apropiadas entre otras razones porque pueden reflejar únicamente el estado de las especies dominantes (Lehman y Sandgren, 1985) u oscurecer cambios rápidos, crípticos, no observables por indicadores globales como clorofila o biovolumen (Kerfoot et al., 1988).

Para la comprensión profunda de la dinámica del fitoplancton ante variaciones en parámetros bióticos y abióticos y la predicción de los efectos de éstas creemos necesario realizar una aproximación en grados de resolución crecientes de la comunidad. Por supuesto el grado de agregación elegido dependerá de las cuestiones que queramos resolver (Crowder et al., 1988) pero el estudio combinado de caracteres generales de la comunidad y particulares de sus distintos componentes es más apropiado para el conocimiento sobre el funcionamiento del fitoplancton y la transmisión de perturbaciones.

La comunidad algal responde en el mismo sentido a las modificaciones en ambos experimentos, 1989 y 1990 (Tablas ? y ?), pero la intensidad y modo de la respuesta depende del grado de perturbación ejercido así como de las condiciones iniciales de los experimentos. La diferente composición, estructura y biomasa del fitoplancton determina su comportamiento tanto como la disponibilidad de nutrientes y las características de la comunidad del zooplancton (Lynch y Shapiro, 1981; Benndorf, 1988). Las modificaciones experimentadas por el fitoplancton respecto a la concentración y estructura de zooplancton no son tan llamativas en los experimentos A y B como en los Z, de acuerdo con la fuerte perturbación introducida en estos últimos. De este modo, la magnitud de la respuesta del fitoplancton depende del rango inducido de manipulación en el zooplancton (Carpenter, 1988). Las diferencias entre las comunidades de fitoplancton iniciales de 1989 y 1990 se reflejan en sus comportamientos frente a la fertilización. El agotamiento de los nutrientes y el incremento de clorofila es considerablemente más alto en 1990, presumiblemente debido a que su biomasa inicial es sensiblemente superior. Asimismo, la fuerte limitación nutritiva del fitoplancton de 1990 causa probablemente el inmediato descenso de biomasa y producción primaria en los limnocorrales control y fertilizados respecto a sus homólogos de 1989. No podemos olvidar que en 1990 la biomasa de zooplancton es claramente superior al año anterior y puede contribuir a esta reducción de clorofila pero, puesto que el fitoplancton está compuesto principalmente por algas de gran tamaño y el zooplancton fundamentalmente por rotíferos, la posibilidad de que este descenso se

deba únicamente al "grazing" es improbable.

Gran parte del comportamiento del fitoplancton en ambos experimentos está mediado por la existencia de numerosos efectos indirectos entre la comunidad algal y los factores abióticos y bióticos relacionados. Uno de los más evidentes y que ya hemos podido comprobar a nivel de especies es el incremento de la tasa de turnover de la biomasa causado por la adición de *Daphnias*.

Tomando como referencia los datos de producción primaria y de clorofila el incremento de productividad en 1990 se comprueba fácilmente. En 1989, donde no realizamos medidas de producción, el aumento de la tasa de renovación puede inferirse del cociente clorofila/biomasa (Tabla ?), indicador de la producción primaria potencial, y del comportamiento individual de muchas especies algales, siendo *C. ocellata* y las criptofíceas los ejemplos más claros.

La productividad o capacidad fotosintética de las algas es muy sensible a la disponibilidad de alimento (Curl y Small, 1965; Thomas, 1970; Lehman, 1976b) y así se comprueba en nuestros experimentos. Por otro lado numerosos estudios han demostrado el estímulo de la productividad de la comunidad algal por el zooplancton herbívoro (Gliwicz, 1975; Fott et al., 1980; Korstad, 1980; Lehman, 1980; Redfield, 1980; Bergquist y Carpenter, 1986; Uehlinger y Bloesch, 1987; Elser et al., 1987, 1989). La respuesta individual de muchas de las especies algales y la sensibilidad de la productividad a la adición de nutrientes en este estudio, corroboran la tesis de que el zooplancton aumenta la tasa de renovación de la biomasa porque incrementa la disponibilidad de nutrientes para las algas. Algunos experimentos (Bergquist y Carpenter, 1986; Elser et al., 1988) han demostrado mediante el uso de indicadores fisiológicos la disminución de la limitación nutritiva algal por la excreción del zooplancton.

El efecto positivo del reciclado de nutrientes tiene sentido en comunidades algales creciendo bajo condiciones de limitación de

nutrientes, como las de los mesocosmos no fertilizados de los dos experimentos realizados. En los fertilizados de 1990 el papel del reciclado por el zooplancton, crustáceos y rotíferos, sigue siendo importante puesto que los nutrientes añadidos son claramente insuficientes para evitar la limitación del fitoplancton a lo largo del tiempo de incubación; en 1989, por el contrario, la biomasa inicial de zooplancton es muy baja por lo que el reciclado de nutrientes probablemente puede tener más sentido en los limnocorrales Z, enriquecidos con cladóceros. ¿En éstos los nutrientes añadidos en ZN parecen ser suficientes hasta casi el final del período mientras que en ZC, no fertilizados, la relevancia de la excreción es más evidente.

La visión jerárquica de la productividad de los sistemas pelágicos parece estar generalmente aceptada entre los ecólogos (Carpenter y Kitchell, 1984; Bergquist y Carpenter, 1980; Carpenter et al., 1987; Mills et al., 1988; Persson et al., 1988; Scavia y Fahnenstiel, 1988). Según esta teoría la producción potencial de los niveles tróficos está determinada por la concentración de nutrientes mientras que la estructura biológica y las interacciones poblacionales (tales como el "grazing" selectivo) establecen la productividad potencial por una redistribución de los nutrientes limitantes entre poblaciones con distinta capacidad metabólica. La productividad de los ecosistemas lacustres se regula entonces por ambos mecanismos, abióticos y bióticos, aunando así el control de las fuerzas "bottom-up" y "top-down".

Los resultados de nuestros experimentos parecen apoyar este punto de vista, puesto que la concentración de nutrientes marca la productividad máxima, con notables diferencias entre fertilizados y control, y luego ésta se modula según las características de las distintas comunidades en los experimentos. Las vías por las que se realiza la actuación del zooplancton, sin embargo, merecen un estudio más detallado.

Como señalan Elser y MacKay (1989) el estímulo de la productividad algal por el zooplancton herbívoro puede ser fruto de dos procesos: del

crecimiento compensatorio de poblaciones algales que están siendo consumidas y/o del aumento del crecimiento de especies incomedibles debido a la redistribución de nutrientes. En 1990 las proporciones de la producción y clorofila de las distintas fracciones de tamaño no varía considerablemente a lo largo del experimento, sin embargo la productividad del nanoplancton ($< 25 \mu\text{m}$), la fracción que soporta las mayores pérdidas por depredación, incrementa con el nivel de herbívoros mientras que la del microplancton ($> 25 \mu\text{m}$) permanece casi inalterada. Parece confirmarse entonces que en estos experimentos el proceso responsable del aumento de la tasa de renovación de la biomasa es el crecimiento compensatorio experimentado por las algas comestibles.

En 1989 el efecto del zooplancton sobre la productividad del fitoplancton es mucho más evidente en los limnocorrales Z, donde la biomasa de herbívoros es muy superior. En estos mesocosmos Z observamos durante los primeros días la estimulación del crecimiento de poblaciones algales, como *C. ocellata* o *C. erosa*, que son consumidas por el zooplancton a la vez que se benefician del reciclado de nutrientes por éste. Al final de los experimentos, cuando la depredación ejercida sobre el fitoplancton ha provocado una considerable reducción del nanoplancton, entonces el microplancton y otras algas resistentes a la depredación experimentan un gran crecimiento desplazándose así el conjunto de nutrientes hacia especies de mayor tamaño. En los experimentos de 1989, por tanto, se observan los dos procesos propuestos por Elser y MacKay (1989). A pesar de que el cambio en la estructura de tamaño provocado por el zooplancton ocurre en ZC y ZN, la diferencia en concentración de nutrientes entre ambos limnocorrales se manifiesta en la distinta biomasa final y composición taxonómica alcanzada en los dos mesocosmos Z.

En los dos limnocorrales Z la disminución de la competencia algal causada por la reducción del nanoplancton, permite al microplancton beneficiarse de los nutrientes, procedentes del reciclado por el zooplancton o no, que no consumidos por las algas de menor tamaño. Este proceso da lugar a un llamativo cambio en la estructura de tamaños de la

comunidad fitoplanctónica, porque, en este caso las algas de mayor tamaño eran inferiores competidoras por los nutrientes (Sterner, 1989). Además de estas especies del microplancton también incrementan su número otras algas del nanoplancton que poseen algún refugio de la depredación de *Daphnia*. Este refugio puede ser tanto de carácter morfológico (espinas, paredes resistentes...) como fisiológico y/o funcional en el caso de células mixotróficas, flageladas o con elevadas tasas de "uptake" o de crecimiento (ej. *Gymnodinium sp.*, *D. subsolitarium*, criptofíceas). Los mecanismos de resistencia a la depredación, al fin y al cabo estrategias de conservación, son respuestas evolutivas a fuerzas selectivas que actúan desde hace mucho tiempo y son diferentes y específicas de cada taxon algal.

El cambio en la dominancia de algas nanoplanctónicas a algas de mayor tamaño causado por el aumento del nivel de depredación por grandes cladóceros, es uno de los efectos más problemáticos en la aplicación de la biomanipulación a la gestión de aguas y conecta directamente con uno de los puntos que permanecen menos claros en el estudio de las relaciones tróficas pelágicas: el efecto "top-down" en relación al estado trófico del sistema (Lammens et al., 1990).

Durante los últimos años se han propuesto las tres posibilidades sobre el reforzamiento de estos efectos "top-down", en oligotróficos (McQueen et al., 1986, 1989; Vanni et al., 1990), eutróficos (ver Crowder et al., 1988; ver Henrikson et al., 1980) y en mesotróficos (Carney y Elser, 1990; Elser et al., 1990). Esto refleja la ausencia de un conocimiento claro y profundo sobre esta relación y sugiere la necesidad de más estudios para avanzar en la resolución de este problema.

La biomanipulación o los efectos en cascada trófica fallan a veces en la predicción de las respuestas del fitoplancton a cambios en la red trófica porque en la relación fitoplancton-zooplancton confluyen con especial intensidad ambas fuerzas controladoras, productoras y consumidoras, coexistiendo en un delicado equilibrio soportado por numerosos y poco conocidos efectos indirectos y mecanismos "feed-backs".

La dominancia de algas incomedibles en este estudio se produce en un embalse de moderada eutrofia donde al comienzo de los experimentos la biomasa del fitoplancton estaba formada casi exclusivamente por nanoplancton. En muchos de los sistemas donde se ha observado este proceso la comunidad inicial estaba constituida en gran parte por cianofíceas y éstas aumentan su biomasa como resultado del incremento de grandes cladóceros, disminuyendo considerablemente la calidad del agua (Benndorf et al., 1988; Lammens, 1988; Elser et al., 1990; Gliwicz, 1990). En Bermejales la posibilidad de un crecimiento amplio de cianofíceas es pequeña debido a la alta relación N:P del embalse. El incremento de biomasa y clorofila de las algas grandes en los limnocorrales Z está provocado por la fuerte presión de depredación ejercida por el nanoplancton, agravada por la circunstancia de que el 80% de la biomasa de éste corresponde a las diatomeas, que soportan dos efectos negativos sobre su crecimiento por parte del zooplancton: el "grazing" y el deterioro de la relación Si:P.

De estos experimentos de escala temporal y espacial reducida difícilmente podemos obtener conclusiones sobre la interacción fito-zooplancton en relación al estado trófico del lago en términos de resultados para la biomanipulación. Tan solo podemos apuntar que, aun cuando la composición fitoplanctónica augure el éxito en la reducción de su biomasa por la depredación, los mecanismos feed-back pueden ser sorprendentes y fuertemente dependientes del nivel de manipulación ejercido. Por ello, el conocimiento de las habilidades competitivas y fisiología de las especies implicadas puede ser muy útil en la predicción de los efectos de la biomanipulación.

Se pone de manifiesto claramente en el presente estudio la complejidad de las relaciones fito-zooplancton y que el impacto del zooplancton, en sus dos aspectos, sobre el fito es de una gran intensidad en estos experimentos pero su relación con el fin de mejorar la calidad del agua es más complicada y necesita más investigaciones.

Los cambios acaecidos en la evolución del zooplancton en este

estudio constatan la estrecha relación existente entre las fuerzas consumidoras y productoras en este embalse, mostrándose a través de mecanismos de retroalimentación entre los diferentes niveles tróficos. La fertilización (bottom-up) provoca el aumento de la abundancia del fitoplancton que a su vez causa un incremento en la densidad de rotíferos (top-down) en ambos experimentos. Vanni (1987a, 1987b) observa un efecto parecido aunque en su caso el incremento es principalmente de cladóceros.

En 1989 la densidad de *Daphnias* disminuye bruscamente en los limnocorrales Z a partir de la mitad del experimento debido sin duda a la limitación de alimento provocado por la propia actuación de éstas. Esto es un hecho común observado en la dinámica del plancton (Lampert et al., 1986; Sommer et al., 1986) y muestra un claro ejemplo de bucle feedback por el que predadores y presas se autoregulan a sí mismos. La disminución de densidad de *Daphnias* en estos mesocosmos permite el crecimiento de los rotíferos en los fertilizados y control, seguramente por la relajación de la fuerte competencia existente en la presencia de *Daphnia* (.....).

En el marco de los efectos indirectos queremos señalar la relevancia que adquiere la red trófica microbiana en la última etapa de los experimentos fertilizados. La fertilización parece causar un incremento de todos los componentes directamente implicados en esta red: bacterias, fitoplancton mixotrófico y ciliados. Aunque éstos también se aprecian en los mesocosmos control su densidad es sensiblemente inferior.

Conforme avanzan los experimentos parece producirse un desplazamiento del flujo de carbono y energía desde fitoplancton-zooplancton hacia la comunidad microbiana y sus depredadores. Se ha demostrado que el número y actividad microbiana está muy relacionado con la biomasa y producción del fitoplancton (Bird y Kalff, 1986; Scavia et al., 1986) de forma que en estos experimentos la fertilización causa un incremento en la abundancia del fitoplancton que hace aumentar la población de bacterias. Ya hemos comentado que al final de los experimentos se observa una fuerte presencia de especies algales

mixotróficas, cuya nutrición puede realizarse en parte a mediante consumo de bacterias (Porter, 1984; Sanders et al., 1985). A su vez los ciliados nanoplanctónicos, que aumentan considerablemente su número y diversidad en estos últimos días, son bacterívoros eficientes (Fenchel, 1984) y también se alimentan de algas pico y nanoplanctónicas. Finalmente el zooplancton y, sobre todo la gran biomasa de rotíferos final, puede depredar sobre pico y nanoplancton autótrofo y heterótrofo (Gilbert y Bodgan, 1984; Stenson, 1985) enlazando así los distintos componentes de ambas redes tróficas.

Aunque la aproximación realizada es muy superficial la relevancia de esta vía microbiana y su interconexión con el fito-zooplancton en este estudio parece muy evidente, apoyando así la consideración cada vez más extendida de la importancia de los componentes microbianos en los sistemas pelágicos.

Retomando nuestra idea inicial y a la vista del análisis realizado verificamos en el presente estudio como las fuerzas bottom-up y top-down son capaces de actuar sobre la comunidad algal, ejerciendo un fuerte impacto sobre ella directamente o a través de efectos indirectos y mecanismos feed-back y afectando a la estructura y función del fitoplancton. Asimismo se afirma, tanto a nivel de especies como de comunidad, la complejidad de las relaciones nutrientes-fitoplancton-zooplancton que están muy lejos de poder expresarse simplemente como nutrientes = crecimiento y zooplancton = predación. Por el contrario, comprobamos en nuestros resultados que los efectos indirectos del zooplancton pueden tener un papel primordial en la evolución algal y, de igual modo el aporte de nutrientes sobre el zooplancton a través del fitoplancton.

Puesto que, como hemos verificado, el conjunto de procesos de las poblaciones se transmiten a las características de la comunidad, necesitamos un conocimiento particularizado de estas poblaciones para comprender los mecanismos envueltos en las interacciones tróficas del fitoplancton y del plancton en general. De otro modo muchas de estas

relaciones pueden permanecer oscurecidas.

La pregunta sobre que procesos, consumidores o productores, tienen más importancia en el control de la dinámica y sucesión del fitoplancton y de la comunidad planctónica en general no puede contestarse categóricamente, siempre dependerá de las condiciones y el momento del sistema de que se trate. Con esto no queremos negar la posibilidad de llegar a generalidades y teorías válidas sobre las interacciones tróficas en el plancton y su aplicabilidad para la gestión de aguas sino que estamos de acuerdo con los resultados de la 1ª Conferencia sobre Biomanipulación (Lammens et al., 1990) en que son necesarios muchos más investigaciones sobre esta materia para llegar a conclusiones fiables, con la seguridad de que no habremos olvidado ninguna interacción importante.

E. CONCLUSIONES

E. CONCLUSIONES

I. El embalse de Los Bermejales puede calificarse como monomíctico ~~caldo~~ de moderada eutrofia, con un elevado grado de mineralización y fuertemente tamponado. Presenta una alta concentración de nitratos pero es deficiente en SRP, principalmente en el epilimnion en verano.

II. En la composición del fitoplancton se distinguen dos períodos: e l primero de ellos corresponde a la primavera y verano y se caracteriza por la dominancia de algas del nanoplancton; el segundo, otoño e invierno, está constituido principalmente por algas del microplancton y representa la mayor biomasa anual.

III. Se verifica que tanto la fertilización con nutrientes como la modificación de la biomasa y estructura del zooplancton ejercen fuertes efectos sobre la estructura y función del fitoplancton a nivel de especies y de la comunidad.

III. La fertilización conduce a un incremento de la abundancia y productividad del fitoplancton. La mayoría de las especies algales (29 de 33) se encontraban limitadas por fósforo y responden con el aumento de su crecimiento al enriquecimiento con este elemento.

IV. Se comprueba que la respuesta de las especies del fitoplancton a la fertilización está mediada principalmente por características propiamente taxonómicas y no por caracteres morfológicos de las algas.

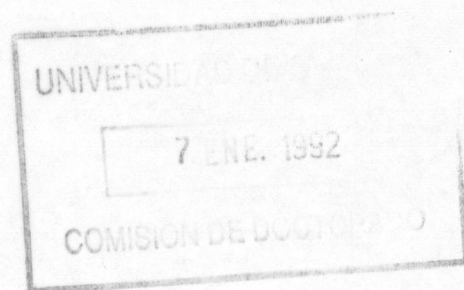
V. Se verifica que el zooplancton ejerce dos efectos contrarios sobre las algas: negativo por la depredación y positivo por la regeneración de nutrientes. Las especies algales responden de forma independiente y específica, por vías distintas a las estrictamente relacionadas con el tamaño, a estos dos efectos. De la suma de los dos procesos surge la respuesta individual neta de cada especie.

VI. La respuesta de las especies individuales se transmiten a las características generales de la comunidad. El resultado es la disminución de la abundancia del fitoplancton con el incremento de la depredación y el aumento de la productividad como resultado del crecimiento compensatorio de los táxones algales.

VII. Ambas fuerzas, productoras y consumidoras, interactúan entre sí y producen numerosos efectos indirectos. El más evidente es el crecimiento de las especies del microplancton debido a la disminución de la biomasa del nanoplancton por el zooplancton herbívoro.

VIII. Ponemos de manifiesto que la idea de fuerzas bottom-up=crecimiento y fuerzas top-down=depredación no se sustenta en estos experimentos. Se comprueba que existen numerosas interacciones entre estos mecanismos de forma que las fuerzas consumidoras pueden actuar a través de mecanismos bottom-up por la modificación del estado nutricional de las algas y las fuerzas productoras a través de procesos top-down mediante mecanismos feed-backs entre fito y zooplancton.

F. BIBLIOGRAFIA



- Aleya, L. & C. Amblard. 1989. Importance quantitative de différentes classes de taille phytoplanctoniques au milieu lacustre eutrophe. *Hydrobiologia* 183: 97-113.
- Andersson, G., Berggren, H., Cronberg, G. & C. Gelin, 1978. Effects of planktivorous and benthivorous fish on organisms and water chemistry in eutrophic lakes. *Hydrobiologia* 59: 5-9.
- Axler, R.P., Redfield, G.W. & C.R. Goldman. 1981. The importance of regenerated nitrogen to phytoplankton productivity in a subalpine lake. *Ecology* 62: 345-354.
- Banse, K. 1976. Rates of growth, respiration, and photosynthesis of unicellular algae as related to cell-size. A review. *J. Phycol.* 12: 135-140.
- Bartell, S.M., Brenkert, A.L., O'Neill, R.V. & R.H. Gardner. 1988. Temporal variation in regulation of production in a pelagic food web model, págs. 101-118. En *Complex interactions in lake communities*, Springer Verlag, New York.
- Benndorf, J., Schultz, H., Benndorf, A., Unger, R., Penz, E., Kneschke, H., Kossatz, K., Dumke, R., Hornig, V., Kruspe, R. & S. Reichel. 1988. Food-web manipulation by enhancement of piscivorous fish stocks: Long-term effects in the hypertrophic Bautzen Reservoir. *Limnologica*. 19 (1): 97-110.
- Benndorf, J., Kneschke H., Kossath K. & E. Penz. 1984. Manipulation of the pelagic food web by stocking with predatory fishes. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 69: 407-428.
- Bergquist, A.M. & S.R. Carpenter. 1986. Limnetic herbivory: effects on phytoplankton populations and primary production. *Ecology* 67(5): 1351-1360.
- Bergquist, A.M., Carpenter, S.R. & J.C. Latino. 1985. Shifts in phytoplankton size structure and community composition during grazing by contrasting zooplankton assemblages. *Limnol. Oceanogr.* 30: 34-46.
- Bird, D.F. & J. Kalff. 1986. Bacterial grazing by planktonic lake algae. *Science* 231: 493-495.
- Brock, T.D. 1983. *Membranes filtration: a user's guide and reference manual*. Science Tech., Madison, WI, 381 pp.
- Brooks, J.L. & S. I. Dodson, 1965. Predation. body size and the composition of plankton. *Science* 150: 28-35.
- Burns, C. W., 1968. The relations between body size of filter-feeding cladocera and the maximum size of the particles ingested. *Limnol. Oceanogr.* 13: 675-678.
- Butterwick, C., Heaney, S.I. & J.F. Talling. 1982. A comparison of eight methods for estimating the biomass and growth of planktonic algae. *Br. phycol. z.* 17: 69-79.
- Carney, H.J. & J.J. Elser. 1990. Strength of zooplankton-phytoplankton coupling in relation to lake trophic state, págs. 615-631. En M. Tilzer & C. Serruya (eds.) *Ecological structure and function in Large Lakes*. Tech. Publishers, Madison, W.I.
- Carpenter, S.R. & J.F. Kitchell. 1988. Consumer control of lake productivity. Large-scale experimental manipulations reveal complex

- interactions among lake organisms. *BioScience*. 38(11): 764-769.
- Carpenter, S.R. & J.F. Kitchell. 1987. Plankton community structure and limnetic primary production. *Am. Nat.* 124: 159-172.
- Carpenter, S.R. et al. 1987 Regulation of lake primary productivity by food web structure. *Ecology* 68(6): 1863-1876.
- Carpenter, S.R. (ed.) 1988. *Complex interactions inlake communities*. Springer Verlag. NeW York. 283 pp.
- Carpenter, S.R. 1988. Transmission of variance through lake food webs págs. 119-135. En S.R. Carpenter (ed.) *Complex Interactions in Lake Communities*. Springer Verlag. New York.
- Carpenter, S.R., Kitchell, J.F. & J.R. Hodgson, 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience* 35: 634-639.
- Carpenter, S.R. & J.F. Kitchell, 1984. Plankton community structure and limnetic primary production. *Am. Nat.* 124: 157-172.
- Carrillo, P. 1989. *Análisis de las interacciones tróficas en el plancton de un sistema oligotrófico*. Tesis doctoral. Universidad de Granada. 212 pp.
- Craig, S.R. 1986. Picoplankton size distribution in marine and freshwaters: problems with filter fractionation studies. *FEMS Microbiology Ecology* 38: 171-177.
- Crowder, L.B., Ray, R., Cahir, W.D., Kerfoot, W.C., Mcqueen, D.J., Mills, E.L., Sommer, U., Spencer, C.N. & M.J. Vanni, 1988. Food web interactions in lakes, págs. 141-160. En S.R. Carpenter (ed.) *Complex interactions in lake communities*. Springer-Verlag. New York.
- Crumpton, W.C. & R.G. Wetzel, 1982. Effects of differential growth and mortality in the seasonal succession of phytoplankton populations in Lawrence Lake Michigan. *Ecology* 63: 1729-1739.
- Curl, H. & L.F. Small. 1965. Variation in photosynthetic assimilation ratios in natural marine phytoplankton communities. *Limnol. Oceanogr.* 10 (suppl.): 1273.
- Chrétiennot-Dinet, M.J. & Vacelet. E. 1978. Séparation fractionée du phytoplankton et estimation de l'assimilation autotrophe et hétérotrophe de ^{14}C . *Oceanologica Acta* 1: 407-413.
- Dawidowicz, P. 1989. *Conditions which must be fulfilled to allow efficient control of phytoplankton by zooplankton*. Ph. D. Thesis, University of Warsaw, 48 pp.
- DeMott, W.R. & W.C. Kerfoot. 1982. Competition among cladocerans: nature of interaction between *Bosmina* and *Daphnia*. *Ecology* 63: 1949-1966.
- DeMott, W.R. 1986. The role of taste in food selection by freshwater zooplankton. *Oecologia* 69: 334-340.
- Dorazio, R.M., Bowers, J.A. & J.T. Lehman, 1987. Food-web manipulations influence grazer control of phytoplankton growth rates in Lake Michigan. *J. Plankton Res.* 9(5): 891-899.
- Doty, M.S. & M. Aguri. 1959. The carbon 14 technique for determining primary plankton productivity. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli* 31: 70-94.

- interactions among lake organisms. *BioScience*. 38(11): 764-769.
- Carpenter, S.R. & J.F. Kitchell. 1987. Plankton community structure and limnetic primary production. *Am. Nat.* 124: 159-172.
- Carpenter, S.R. et al. 1987 Regulation of lake primary productivity by food web structure. *Ecology* 68(6): 1863-1876.
- Carpenter, S.R. (ed.) 1988. *Complex interactions inlake cummunities*. Springer Verlag. New York. 283 pp.
- Carpenter, S.R. 1988. Transmission of variance through lake food webs págs. 119-135. En S.R. Carpenter (ed.) *Complex Interactions in Lake Communities*. Springer Verlag. New York.
- Carpenter, S.R., Kitchell, J.F. & J.R. Hodgson, 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience* 35: 634-639.
- Carpenter, S.R. & J.F. Kitchell, 1984. Plankton community structure and limnetic primary production. *Am. Nat.* 124: 157-172.
- Carrillo, P. 1989. *Análisis de las interacciones tróficas en el plancton de un sistema oligotrófico*. Tesis doctoral. Universidad de Granada. 212 pp.
- Craig, S.R. 1986. Picoplankton size distribution in marine and freshwaters: problems with filter fractionation studies. *FEMS Microbiology Ecology* 38: 171-177.
- Crowder, L.B., Ray, R., Cahir, W.D., Kerfoot, W.C., Mcqueen, D.J., Mills, E.L., Sommer, U., Spencer, C.N. & M.J. Vanni, 1988. Food web interactions in lakes, págs. 141-160. En S.R. Carpenter (ed.) *Complex interactions in lake communities*. Springer-Verlag. New York.
- Crumpton, W.C. & R.G. Wetzel, 1982. Effects of differential growth and mortality in the seasonal succession of phytoplankton populations in Lawrence Lake Michigan. *Ecology* 63: 1729-1739.
- Curl, H. & L.F. Small. 1965. Variation in photosynthetic assimilation ratios in natural marine phytoplankton communities. *Limnol. Oceanogr.* 10 (suppl.): 1273.
- Chrétiennot-Dinet, M.J. & Vacelet. E. 1978. Séparation fractionnée du phytoplankton et estimation de l'assimilation autotrophe et hétérotrophe de ¹⁴C. *Oceanologica Acta* 1: 407-413.
- Dawidowicz, P. 1989. *Conditions which must be fulfilled to allow efficient control of phytoplankton by zooplankton*. Ph. D. Thesis, University of Warsaw, 48 pp.
- DeMott, W.R. & W.C. Kerfoot. 1982. Competition among cladocerans: nature of interaction between *Bosmina* and *Daphnia*. *Ecology* 63: 1949-1966.
- DeMott, W.R. 1986. The role of taste in food selection by freshwater zooplankton. *Oecologia* 69: 334-340.
- Dorazio, R.M., Bowers, J.A. & J.T. Lehman, 1987. Food-web manipulations influence grazer control of phytoplankton growth rates in Lake Michigan. *J. Plankton Res.* 9(5): 891-899.
- Doty, M.S. & M. Aguri. 1959. The carbon 14 technique for determining primary plankton productivity. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli* 31: 70-94.

- Eisenreich, S.J., Bannerman, R.T. & D.E. Armstrong. 1975. A simplified phosphorous analysis technique. *Environ. Lett.* 9: 45-53.
- Elser, J.J. & N.A. MacKay 1989. Experimental evaluation of effects of zooplankton biomass and size distribution on algal biomass productivity in three nutrient-limited lakes. *Arch. Hydrobiol.* 114(4): 481-496.
- Elser, J.J. & S.R. Carpenter. 1988. Predation-driven dynamics of zooplankton and phytoplankton communities in a whole-lake experiment. *Oecologia* 76: 148-154.
- Elser, J.J., Goff, N.C., MacKay, N.A., St. Amand, A.L., Elser, M.M. & S.R. Carpenter. 1987. Species-specific algal responses to zooplankton: experimental and field observations in three nutrient-limited lakes. *J. Plankton. Res.* 9 (4): 699-717.
- Elser, J.J., Carney, H.J., & C.R. Goldman. 1990. The zooplankton-phytoplankton interface in lakes of contrasting trophic status: an experimental comparison. *Hydrobiologia* 200/201: 69-82.
- Elser, J.J., Elser, M.M., MacKay, N.A. & S.R. Carpenter. 1988. Zooplankton-mediated transitions between N- and P- limited algal growth. *Limnol. Oceanogr.* 33 (1): 1-14.
- Elster, H.J. & B. Motsch. 1966. Untersuchungen über das Phytoplankton und die organische Urproduktion in einigen Seen des Hochschwarzwalds, im Schleinssee und Bodeusee. *Arch. Hydrobiol. Supple.* 28: 291-376.
- Evans, J.H. 1988. Long term changes in planktonic cryptophycean populations, págs. 44-52. En F.E. Round (ed.) *Algae and the aquatic environment*. Biopress Ltd. Bristol.
- Fenchel, T. 1984. Suspended marine bacteria as a food source, págs. 301-315. En M.R. Fasham (ed.) *Flows of energy and material in marine ecosystems - theory and practice*. Plenum Press. New York.
- Fott, J., Pechar, L. & M. Prazakova. 1979. Fish as a factor controlling water quality in ponds. En J. Barica & L.R. Mur (ed.) *Hypertrophic Ecosystems*. Junk, The Hague.
- Fott, J., Desortová, B. & J. Hrbacek, 1980. A comparison of the growth of flagellates under heavy grazing stress with a continuous culture, págs. 395-401. En *Continuous cultivation of microorganisms*. Proc. 7th Symp. Inst. Microbiol. Czechoslovak, Acad. Sci., Prague.
- Fretwell, S.D. 1977. The regulation of plant communities by the food chains exploiting them. *Perspect. Biol. Med.* 20: 169-185.
- Gardner, T. & H.H. Gran. 1927. Investigation on the production of plankton in the Oslo Fjord. *Rapp. cons. expl. mer.* 42: 3-48.
- Gardner, W.S. & D. Scavia. 1981. Kinetic examination of nitrogen release by zooplankters. *Limnol. Oceanogr.* 26: 801-810.
- Gerritsen, J. & K.G. Porter. 1982. The role of surface chemistry in filter feeding by zooplankton. *Science* 216: 1225-1227.
- Gilbert, J.J. & K.G. Bogdan. 1984. Rotifer grazing: "in situ" studies and selectivity rates. En D.G. Meyers & J.R. Strickler (eds.) *Trophic interactions within aquatic ecosystems*. Westview Press, Denver.
- Gliwicz, M. 1990. Why do cladocerans fail to control algal blooms? *Hydrobiologia* 200/201: 83-97.

- Gliwicz, Z. M., 1975. Effect of zooplankton grazing on photosynthetic activity and composition of phytoplankton. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 19: 1490-1497.
- Goldman, J.C. 1984. Oceanic nutrient cycles, págs. 137-170. en *Flows of energy and materials in marine ecosystems: Theory and practice*. NATO. Conf. Ser. 4, Mar. Sci. V. 13. Plenum.
- Golterman, H.L. & R.S. Clymo, 1969. *Methods for physical and chemical analysis of freshwaters*. IBP Handbook No 8. Blackwell Sci. Publs., 166 pp.
- Henrikson, L., Nyman, H.G., Oscarson, H.G. & J.A.E. Stenson. 1980. Trophic changes, without changes in the external nutrient loading. *Hydrobiologia* 68: 257-263.
- Henssen, D.O., Nilssen, J.P., & T.O. Eriksen. 1986. Food size spectra and species replacement with herbivorous zooplankton. *Int. Rev. Gesamten. Hydrobiol.* 71: 1-10.
- Hilmer, T. & G.C. Bate. 1989. Filter types, filtration and post-filtration treatment in phytoplankton production studies. *Journal of Plankton Research* 11 (1):49-63.
- Hrbáček, J., M. Dvorakova, V. Korinek, & L. Prochazkova, 1961. Demonstration of the effect the fish stock on the species composition of zooplankton and the intensity of metabolism of the whole plankton assemblage. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 14: 192-195.
- Jones, J.C. 1979. *A guide to methods for estimating microbial numbers and biomass in freshwater*. FBA Scientific Publication No 39.
- Jorgensen, S.E. 1979. *Handbook of environmental data and ecological parameters*. International Society for Ecological Modelling, Copenhagen, 1162 pp.
- Kawachi, M., Inouye, I., Maeda, O., & M. Chihara. 1991. The haptonema as a food capturing device: observations on *Chrysochromulina hirta*. (Prymnesiophyceae). *Phycologia* 30 (6): 563-573.
- Kerfoot, W.C., Levitan, C. & W.R. DeMott. 1988. *Daphnia*-phytoplankton interactions: density-dependent shifts in resource quality. *Ecology* 69(6): 563-573.
- Kerfoot, W.C. & A. Sih. 1987. *Predation: Direct and indirect Impacts on aquatic communities*. University Press of New England, Hanover, N.H.
- Kilham, P. 1971. A hypothesis concerning silica and the freshwater planktonic diatoms. *Limnol. Oceanogr.* 16: 10-18.
- Kilham, S.S. 1986. Dynamics of Lake Michigan natural phytoplankton communities in continuous cultures along a Si:P loading gradient. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 351-360.
- Kitchel, J.F., Bartell, S.M., Carpenter, S.R., Hall, D.J., McQueen, D.J., Neill, W.E., Scavia, D. & E.E. Werner. 1988. Epistemology, experiments, and pragmatism, págs. 263-280. En *Complex interactions in lake communities*. Springer Verlag, New York.
- Knisely, K. & W. Geller, 1986. Selective feeding of four zooplankton species on natural lake phytoplankton. *Oecologia* 69: 86-94.
- Korstad, J.E. 1980. *Laboratory and field studies of phytoplankton - zooplankton interaction*. Dissertation. University of Michigan. Ann Arbor.

Michigan . USA.

Lammens, E.H.R.R., Gulati, R.D., Meijar, M.L., & E. Van Donk. 1990. The first biomanipulation conference: a synthesis. *Hydrobiologia* 200/201: 619-627.

Lammens, E.H.R.R. 1988. Trophic interactions in the hyper-trophic lake Tjeukemeer: Top-down and bottom-up effects in relation to hydrology predation and bioturbation during the period 1974-1985. *Limnologica* 19: 81-85.

Lampert, W., Fleckner, W., Rai, H. & B.E. Taylor, 1986. Phytoplankton control by grazing zooplankton: A study on the spring clear-water phase. *Limnol Oceanogr.* 31: 478-490.

Lampert, W. 1981 Inhibitory and toxic effects of blue-green algae on *Daphnia*. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 66: 285-298

Lehman, J.T. 1984. Grazing, nutrient release, and their impacts on the structure of phytoplankton communities, págs. 49-72. En *Trophic dynamics of aquatic ecosystems*. Ann. Assoc. Adv. Sci. Select. Symp.

Lehman, J.T. 1976a. Ecological and nutritional studies on *Dinobryon Ehrenb*: Seasonal periodicity and the phosphate toxicity problem. *Limnol. Oceanogr.* 21(5): 646-658.

Lehman, J.T. 1976b. Photosynthetic capacity and luxury uptake of carbon during phosphate limitation in *Pediastrum duplex* (Clorophyceae) *J. Phycol.* 12: 190-193.

Lehman, J. T. 1980. Nutrient recycling as an interface between algae and grazers in freshwater communities, págs. 251-263. En W. C. Kerfoot (ed.) *Evolution and Ecology of Zooplankton Communities*. The University Press of New England, Hanover (N. H.), London.

Levitan, C. , 1987. Formal Stability Analysis of a Planktonic Freshwater Community, págs. 71-100. En W. C. Kerfoot & A. Sih (eds.). *Predation: Direct and Indirected Impact on Aquatic Communities*. The University Press of New England Hanover (N. H.), USA.

Lewis, W.M. Jr. 1978. Dynamics and sucession of the phytoplankton in a tropical lake: Lake Lanao, Philippines. *Journal of Ecology* 66: 849-880.

Lewis, W.M. Jr. Primary production in the plankton community of a tropical lake. *Ecological Monographs* 44: 377-409.

Li, W.K.W. 1986. Experimental approaches to field meusurements: Methods and interpretation. Págs. 251-286. In T. Platt & W.K.W. Li (eds.) *Photosynthetic picoplankton*. Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. 214.

Lynch, M. & J . Shapiro, 1981. Predation, enrichment and phytoplankton community structure. *Limnol. Oceanogr.* 26: 86-102.

Malone, T.C., Chervin, M.B. & D.L. Boardman. 1979. Effects of 22- μ m screens on size -frequency distributions of suspended particles and biomass estimates of phytoplankton size fractions. *Limnol. Oceanogr.* 24: 956-960.

Margalef, R., Planas, D., Armengol, J., Vidal, A., Prat, N., Guisset. A., Toja, J., & M. Estrada. 1976. *Limnologia de los embalses españoles*. Dirección General de Obras Publicas, MOPU, Madrid.

- Margalef, R. 1969. Counting, págs. 7-14. En R. Vollenweider (ed). *A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments*. I.B.P. No 12. Blackwell. Oxford. 213 pp.
- Marker, A.F.H., Nusch, E.A., Rai, H. & B. Riemann. 1980. The measurement of photosynthetic pigments in freshwaters and standardization of methods: Conclusions and recommendations. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 14 : 91-106.
- Marker, A.F.H. 1972. The use of acetone and methanol in the estimation of chlorophyll in the presence of phaeophytin. *Freshwat. Biol.* 2: 361-385.
- Mazumder, A., McQueen, D.J., Taylor, W.D. & D.R.S. Lean. 1988. Effects of fertilization and planktivorous fish (yellow perch) predation on size distribution of particulate phosphorus and assimilated phosphate: large enclosures experiments. *Limnol. Oceanogr.* 33(3): 421-430.
- Mazumder, A., McQueen, D.J., Taylor, W.D., Lean, D.R.S. & M.D. Dickman. 1990. Micro and mesozooplankton grazing on natural pico and nanoplankton in contrasting plankton communities produced by planktivore manipulation and fertilization. *Arch. Hydrobiol.* 118(3): 257-282.
- McCauley, E. & J.A. Downing. 1985. The prediction of cadoceran grazing rate spectra. *Limnol. Oceanogr.* 30: 202-212.
- McCauley, E. & F. Briand, 1979. Zooplankton grazing and phytoplankton species richness: Field tests of the predation hypothesis. *Limnol.Oceanogr.* 24(2): 243-252.
- McIntosh, R.P. 1985. *The background of ecology: concept and theory*. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- McQueen, D.J., Post J.R. & E. L. Mills, 1986. Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystem. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 1571-1581.
- McQueen, D.J., Johannes, M.R.S., Post, J.R., Stewart, T.J., & D.R.S. Lean. 1989. Bottom-up and top-down impacts on freshwater pelagic community structure. *Ecological Monographs.* 59(3): 289-309.
- Merrick, C.K. & C.G. Ganf, 1988. Effects of zooplankton grazing on phytoplankton communities in Mt Bold Reservoir, South Australia, using enclosures. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 39: 503-523.
- Mills, E.L. & J.L. Forney. 1988. Trophic dynamics and development of freshwater pelagic food webs. págs. 11-30. En S.R. Carpenter (ed.) *Complex interactions in lake communities*, Springer Verlag . New York.
- Mills, E.L., Forney J.L. & K.J. Wagner, 1987. Fish predation and its cascading effect on the Oneida Lake food chain, págs. 118-131. En W.C. Kerfoot & A. Sih (eds.). *Predation: Direct and indirect impacts on aquatic communities*. The University Press of New England. Hanover.
- Moreno Garrido, I. & P. Sánchez Castillo. 1991. Almacenamiento de sustancias de reserva y su evolución en distintas especies fitoplanctónicas. Resúmenes del VI Congreso Español de Limnología, pág 115.
- Murphy, L.S. & E.M. Haugen. 1985. The distribution and abundance of phototrophic ultraplankton in the North Atlantic. *Limnol. Oceanogr.* 30: 47- 58.

- Murphy, J. & J.P. Riley. 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal. Chim. Acta.* 27: 31-36.
- Nalewajko, C. & C. Garside. 1983. Methodological problems the simultaneous assessment of photosynthetic and nutrient uptake in phytoplankton as functions of light intensity and all size. *Limnol. Oceanogr.* 28: 591-597.
- Nusch, E.A. 1980. Comparison of different methods for chlorophyll and phaeopigment determination. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 14: 14-36.
- Nusch, E. A. & G. Palme, 1975. Biologische methoden für die praxis der gewässeruntersuchung.1. Bestimmung des chlorophylla und phaeopigmentgehaltes in oberflächenwasser. *GWF* 116 (12): 562-565.
- O'Neill, R.V., De Angelis, D.L., Waide, J.B, & T.F.H. Allen. 1986. A hierarchical concept of ecosystems. Princeton University Press, Princeton. N J, USA. 253 pp.
- Ohle, W. 1958. Diurnal production and destruction rates of phytoplankton in lakes. *Rapp. Cons. Explor. Mer.* 144: 129-131.
- Oksanen, L., Fretwell, S.D., Arruda, J.A. & P. Niemela, 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *Am. Nat.* 118: 240-261.
- Parson, T.R. 1982. The future of controlled ecosystem enclosure experiments, págs. 411-418. En Grice, D.G. & M.R. Reeve (eds.), *Marine mesocosms. Biological and chemical research in experimental ecosystems.* Springer-Verlag.
- Pedrós-Alió, C., Gasol, J.M. & R. Guerrero. 1987. On the ecology of a *Cryptomonas phaseolus* population forming a metalimnetic bloom in Lake Cisó, Spain: Annual distribution and loss factors. *Limnol. Oceanogr.* 32(2): 285-298.
- Pérez-Martínez, C., Cruz Pizarro, L. & P. Sanchez Castillo. Auxosporeulation in *Cylotella ocellata* Pantocsek (Bacillariophyceae) under natural and experimental conditions. *J. Phycol.* (en prensa).
- Persson, G. 1985. Community grazing and the regulation of in situ clearance and feeding rates of planktonic crustaceans in lakes in the Kuokkel area, Northern Sweden. *Arch Hydrobiol.(Suppl.)* 70: 197-238.
- Persson, L., Andersson, G., Hamrin, S.F. & L. Johansson, 1988. Predator regulation and primary production along the productivity gradient of temperate lake ecosystems, págs. 45-68. En S. R. Carpenter (ed.) *Complex interactions in lake communities.* Springer-Verlag, New York.
- Peters, R. H. 1975. Phosphorous regeneration by natural populations of limnetic zooplankton. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 19: 273-279.
- Peterson, B.J. 1980. Aquatic primary productivity and the ¹⁴C-CO₂ method: A History of the productivity problem. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 359-385.
- Porter, K.G. 1984. Natural bacteria as food resources for zooplankton, págs. 340-345. En M.J. Klug & C.A. Reddy (eds.) *Current perspectives in microbial ecology,* Washington, D.C.
- Porter, K.G. & J.D. Jr Orcutt. 1980. Nutritional adequacy, manageability and toxicity as factors that determine the food quality of green and blue-green algae for *Daphnia*, págs. 268-281, en Kerfoot, W.C. (ed.),

- Evolution and ecology of zooplankton communities*. University Press of New England, Hanover, New Hampshire.
- Porter, K. G. 1977. The plant-animal interface in freshwater ecosystems. *Am. Sci.* 65: 159-170.
- Porter, K. G. 1973. Selective grazing and differential digestion of algae by zooplankton. *Nature* 244: 170-180.
- Porter, K. G. 1975. Viable gut passage of gelatinous green algae ingested by *Daphnia*. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 19: 2840-2850.
- Preisendorfer, R.W. 1976. Secchi disk science: Visual optics of natural waters. *Limnol. Oceanogr.* 31: 909-926.
- Rai, H. 1982. Primary production of various size fractions of natural phytoplankton communities in a North German lake. *Arch. Hydrobiol.* 95: 395-412.
- Rai, H. 1973. Methods involving the determination of photosynthetic pigments using spectrophotometry. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 18: 1864-1875.
- Redfield, G. W. 1980. The effect of zooplankton on phytoplankton productivity in the epilimnion of a subalpine lake. *Hydrobiologia* 70: 217-224.
- Reynolds, C.S. 1982. Phytoplankton periodicity: its motivation, mechanisms and manipulation. *Report of the freshwater biological association.* 50: 60-75.
- Reynolds, C.S. & M.W. Rogers. 1983. Cell- and colony- division in *Eudorina* (Chlorofita: volvocales.) and some ecological implications. *Br. Phycol. J.* 18: 111-119.
- Reynolds, C.S. 1984. *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge, 384 pp.
- Rhode, W. 1958. The primary production in lakes: some results and restrictions of the ^{14}C method. *Rapp. Proc. Verb. Cons. Perm. Int. Expl. Mar.* 144: 122-128.
- Riemann, B. 1980. A note on the use of methanol as an extraction solvent for chlorophyll a determination: improvement in methodology. *Arch Hydrobiol. Beih.* 14: 70-78.
- Rigler, F.H. 1961. The uptake and release of inorganic phosphorus by *Daphnia magna*. *Straus. Limnol. Oceanogr.* 6: 165-174.
- Rodhe, W. 1948. Environmental requirements of freshwater plankton algae. Experimental studies of the ecology of phytoplankton. *Symb. Bot. Vps.* 10: 1-149.
- Rodier, J. 1981. *Análisis de las aguas*. Omega, Barcelona. 1047 pp.
- Rott, E. 1981. Some results from phytoplankton counting intercalibrations. *Schweiz. Z. Hydrol.* 43: 34-62.
- Runge, J. A. & Ohman, M.D. 1982. Size fractionation of phytoplankton as an estimate of food available to herbivores. *Limnol. Oceanogr.* 27: 570-576.
- Søndergaard, T. et al. 1988. Pelagic food web processes in an

- oligotrophic lake. *Hydrobiologia*. 164: 271-284.
- Salonen, K. & L. Arvola. 1986. Effect of radiocarbon solution on primary production measurements. *Wat. Res.* 20(8): 1041-1044.
- Sanders, R.W. Porter, K.G. & R. McDonough. 1985. Bacterivory by ciliates, microflagellates and mixotrophic algae: factors influencing particle ingestion. *EOS* 66: 13-14.
- Scavia, D. Laird, D.A. & G.L. Fahnenstiel. 1986. Production of planktonic bacteria in Lake Michigan. *Limnol. Oceanogr.* 31: 612-626.
- Scavia, D. & G.L. Fahnenstiel. 1988. From picoplankton to fish: Complex interactions in the Great Lakes, págs. 85-97. En S.R. Carpenter (ed.) *Complex interaction in lake communities*. Springer Verlag. New York.
- Schanz, F. & Rai, H. 1988. Extract preparation and comparison of fluorometric, chromatographic (HPLC), and spectrophotometric determinations of chlorophyll-a. *Arch. Hydrobiol.* 112(4): 533-539.
- Schelske, C.L. & E.F. Stoermer. 1971. Eutrophication, silica and predicted changes in algal quality in lake Michigan. *Science* 173: 423-424.
- Schelske, C.L., Stoermer, E.F., Fahnenstiel, G.L. & M. Haibach. 1986. Phosphorus enrichment, silica utilization, and biogeochemical silica depletion in the Great Lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 407-415.
- Schelske, C.L. & E.F. Stoermer. 1972. Phosphorus, silica, and eutrophication of lake Michigan. *Limnol. Oceanogr.* 1: 157-171.
- Schindler, D.W. 1966. A liquid scintillation method for measuring carbon-14 uptake in photosynthesis. *Nature* 211: 844-845.
- Schindler, D.W., Schimidt, R.V. & R.A. Reid. 1972. Anidification and bubbling as an alternative to filtration in determining phytoplankton production by the ¹⁴C method. *J. Fish. Res. Bd. Canada.* 29: 1627-1631.
- Schindler, D.W. 1977. Evolution of phosphorus limitation in lakes. *Science* 195: 260-262.
- Schoenberg, S.A., Maccubbin, A.E. & R.E. Hodson. 1984. Cellulose digestion by freshwater microcrustacea. *Limnol. Oceanogr.* 29: 1132-1136.
- Schönberg, S. A. & R. E. Carlson. 1984. Direct and indirect effects of zooplankon grazing on phytoplankton in a hypereutrophic lake. *Oikos* 42: 291-302.
- Shannon, C.E. & Weaver, W. 1963. *The mathematical theory of communication*. Univ. of Illinois Press. Urbana.
- Shapiro, J. 1973. Blue-green algae: Why they become dominant. *Science* 179: 382-384.
- Shapiro, J. & D.I. Wright, 1984. Lake restoration by biomanipulation: Round Lake Minnesota, the first two years. *Freshwater Biol.* 14: 371-383.
- Shapiro, J., Forsberg, B., Lamarra, V., Lindmark, G., Lynch, M., Smelzter, E. & G. Zoto, 1982. *Experiments and experiences in biomanipulation- studies of biological ways to reduce algal abundance and eliminate blue-green*. EPA 600/3-82-096. Corvallis Enviromental Research Laboratory.
- Shapiro, J., Lamarra, V. & M. Lynch, 1975. *Biomanipulation: an ecosystems*

- approach to lake restoration. En Brezonik, P. L. & J.L. Fox (eds.) Proceedings of a symposium on water quality management through biological control. United States Environmental Protection Agency, Washington, D.C, USA.
- Sheldon, R.W. 1972. Size separation of marine seston by membrane and glass-fiber filters. *Limnol. Oceanogr.* 17: 494-498.
- Shinn, J.A. 1941. A practical handbook of seawater analysis. Fish. Res. Bd. Can. Bull. 167 pp.
- Smith, R.E. & J. Kalff. 1982. Size-dependent phosphorus uptake kinetics and cell quota in phytoplankton. *J. Phycol.* 18: 275-284.
- Smith, R.E. & J. Kalff. 1983. Competition for phosphorus among co-occurring freshwater phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 28: 448-464.
- Sommer, V., Gliwicz, Z.M., Lampert, W. & A. Duncan. 1986. The PEG-Model of sensorial succession of planktonic events in fresh waters *Arch. Hydrobiol.* 106: 433-471.
- Sommer, V. 1988c. Some size relationships in phytoflagellate motility. *Hydrobiologia* 161: 125-131.
- Sommer, V. 1989. The role of competition for resources in phytoplankton succession, págs. 57-106. En V. Sommer (ed.) *Plankton Ecology: Sucession in plankton communities.* Springer-Verlag, Berlín. 365 pp.
- Sommer, V. 1981. The role of r- and k- selection in the succession of phytoplankton in Lake Constance. *Acta Oecol./Oecol. Gener.* 2: 327-342.
- Sommer, V. & S.S. Kilham. 1985. Phytoplankton natural community competition experiments: A reinterpretation. *Limnol. Oceanogr.* 30(2): 436-440.
- Sommer, V. 1986. Phytoplankton competition along a gradient of dilution rates. *Oecologia* 68: 503-506.
- Sommer, V. 1988b. Phytoplankton succession in microcosm experiments under simultaneous grazing pressure and resource limitation. *Limnol. Oceanogr.* 33(5): 1037-1054.
- Sommer, V. 1988a. Does nutrient competition among phytoplankton occur in situ ?. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 23: 707-712.
- Sommer, V. 1983. Nutrient competition between phytoplankton in multispecies chemostat experiments. *Arch. Hydrobiol.* 96: 399-416.
- Sournia, A. 1982. Form and function in marine phytoplankton. *Biol. Rev.* 57: 347-394.
- Steemann-Nielsen, E. 1952. The use of radioactive carbon ¹⁴C for measuring organic production in the sea. *J. Cons. Int. Expl. Mar.* 18: 117-140.
- Steemann-Nielsen, E. 1963. Productivity, definition and measuring and understanding marine primary production. *J. Ecol. (Suppl.)* 52: 119-130.
- Stenson, J.A. 1985. Interactions between pelagic metazoan and protozoan zooplankton: an experimental study. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 22: 3001.
- Sterner, R.W. 1989. The role of grazers in phytoplankton succession, págs. 107-170. En V. Sommer (ed.) *Plankton Ecology: Sucession in plankton communities.* Springer-Verlag, Berlín. 365 pp.

- Sterner, R.W. 1986. Herbivores direct and indirect effects on algal populations. *Science* 231: 230-232.
- Stockner, J.G., Klut, M.E., & W.P. Cochlan. 1989. Leaky filters: A warning to aquatic ecologists. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47: 16-23.
- Thomas, W.H. 1970. On nitrogen deficiency in tropical Pacific Ocean phytoplankton. II. Photosynthetic and cellular characteristics of a chemostat grown diatom. *Limnol. Oceanogr.* 17: 515-523.
- Threlkeld, S.T. 1987. Experimental Evaluation of trophic-cascade and nutrient mediated effect of planktivorous fish on plankton community structure, págs. 161-173. En W. C. Kerfoot & A. Sih (eds.). *Predation: Direct and Indirected Impact on Aquatic Communities*. The University Press of New England, Hanover (N. H.).
- Tilman, D. 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton. New Jersey. USA. 269 pp.
- Tilman, D., Kilham, S.S. & P. Kilham. 1982. Phytoplankton community ecology: the role of limiting nutrients. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 13: 349-372.
- Tilman, D., Kiesling, R., Sterner, R., Kilham, S.S. & F.A. Johnson. 1986. Green, bluegreen and diatom algae: Taxonomic differences in competitive ability for phosphorus, silicon and nitrogen. *Arch. Hydrobiol.* 106(4): 473-485.
- Tilman, D. 1977. Resources competition between planktonic algae: an experimental and theoretical approach. *Ecology* 58: 338-348.
- Tilzer, M. 1972. Dynamik und Produktivität von Phytoplankton und pelagischen Bakterien in einem Hochgebirgssee (Vorderer Finstertaler See, Österreich.) *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 40: 201-273.
- Tilzer, M. 1984a. La medición de la producción primaria del fitoplancton. En Bahamonde & Cabren, (eds.) *Embalses, fotosíntesis y producción primaria*. MAB. Programa sobre el hombre y la biosfera. UNESCO. Universidad de Chile.
- Tilzer, M.M. 1984b. Estimation of phytoplankton loss rates from Lake Constance. *J. Plankton Res.* 6: 309-325.
- Uehlinger, U. & J. Bloesch. 1987- The influence of crustacean zooplankton on the size structure of algal biomass and suspended and settling seston (Biomaniplulation in Limnocorrals II) *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 72: 473-486.
- Uehlinger, U., Bossard, P. Bloesch, J., Bürgi, H.R. & H. Bührer, 1984. Ecological experiments in Limnocorrals Methodological problems and quantification of the epilimnetic phosphorous and carbon cycles. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 22: 163-171.
- Verhlinger, V. & J. Bloesch. 1989. Primary production of different phytoplankton size classes in an oligomesotrophic swiss lake. *Arch. Hydrobiol.* 116(1): 1-21.
- Uthermöl, H. 1958. Zur wervollkommnung der quantitativen phytoplankton methodik. *Mitt. Int. Ver. Limnol.* 9: 1-38.
- Vadas, R.L. Jr. 1989. Food web patterns in ecosystems: a reply to fretwell and oksanen. *Oikos* 56: 339- 343.

- Vanni, M.J., Luecke, C., Kitchell, J.F. & J.J. Magnuson. 1990. Effects of planktivorous fish mass mortality on the plankton community of Lake Mendota, Wisconsin: implications for biomanipulation. *Hydrobiologia* 200/201: 329-336.
- Vanni, M.J. 1987b. Effects of food availability and fish predation on a zooplankton community. *Ecological Monographs*. 57: 61-88.
- Vanni M.J. & D.L. Findlay. 1990. Trophic cascades and phytoplankton community structure. *Ecology* 71(3): 921-937.
- Vanni, M.J. 1987a. Effects of nutrients and zooplankton size on the structure of a phytoplankton community. *Ecology* 68(3): 624-.635.
- Vanni, M.J. 1986. Competition in zooplankton communities: suppression of small species by *Daphnia pulex*. *Limnol. Oceanogr.* 31: 1039-1056.
- Vollenweider, r.A. & Nauwerck, A. 1961. Some observations on the ¹⁴C method for measuring primary production. *Verh. Int. Verein. Limnol.* 14: 134-139.
- Vollenweider, R.A. 1969. *A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments*. IBP Handbook N° 12. 213 pp.
- Vyhnalek, V. 1983. Effect of filter-feeding zooplankton on phytoplankton in fish ponds. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 68: 397-410.
- Weisse, T. 1990. Trophic interactions among heterotrophic microplankton, nanoplankton, and bacteria in lake Constance. *Hydrobiologia*. 191: 111-122.
- Willen, E. 1976. A simplified method of phytoplankton counting. *Br. Phycol. J.* 11: 265-278.
- Winkler, L.W. 1888. Die Bestimmung des im Wasser gelosten Sauerstoffes. *Chem. Ber.* 21: 2843-2855.