

Paov. 9. 14/77

T  
12  
118

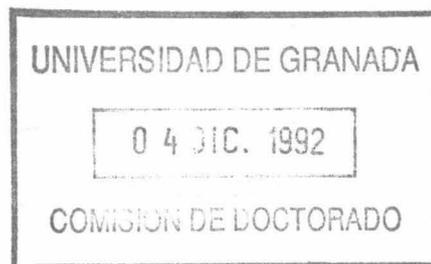
UNIVERSIDAD DE GRANADA

FACULTAD DE CIENCIAS

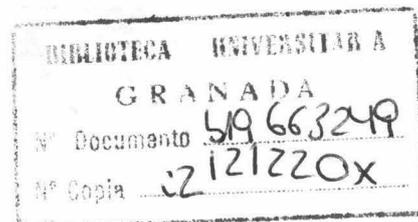
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA ANIMAL Y ECOLOGIA

TESIS DOCTORAL

INTERACCIONES TROFICAS EN EL ZOOPLANCTON DE EMBALSES.  
EFECTOS, BAJO DIFERENTES ESCALAS DE OBSERVACION, DE  
LA ALIMENTACION Y DE LA COMPETENCIA INTERESPECIFICA



JOSE MARIA CONDE PORCUNA

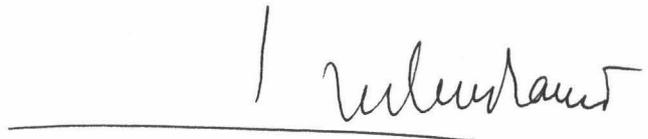


INTERACCIONES TROFICAS EN EL ZOOPLANCTON DE EMBALSES.  
EFECTOS, BAJO DIFERENTES ESCALAS DE OBSERVACION, DE  
LA ALIMENTACION Y DE LA COMPETENCIA INTERESPECIFICA

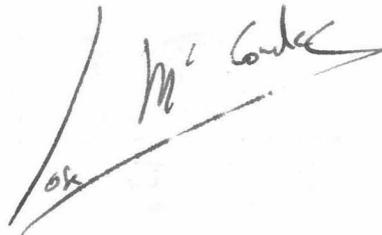
Memoria que el Licenciado José María Conde Porcuna  
presenta para aspirar al Grado de Doctor en  
Ciencias Biológicas.

Esta Tesis se ha realizado bajo la dirección de:

Dr. Rafael Morales Baquero      y      Dr. Luis Cruz Pizarro



Ldo. José María Conde Porcuna  
aspirante al Grado de Doctor.



GRANADA, Diciembre de 1992.

- Durante la realización de esta Tesis he disfrutado de una Beca del Plan de Formación del Personal Investigador del MEC.

- Este trabajo ha sido subencionado, en parte, por la Dirección General de Obras Hidráulicas (MOPU): "Contrato DGOH-Univ. de Granada". "Caracterización físico-química-biológica de las aguas del alto Genil. Estudio integral de la calidad y contaminación de las aguas"; y, parcialmente, por la Junta de Andalucía (Ayudas al Grupo de Investigación 4078 "Investigación en Redes Tróficas Pelágicas").

- Parte de los resultados de esta Tesis han sido publicados en el siguiente trabajo:

"Vertical Light attenuation in four reservoirs of Genil River (Granada, Spain)". *ICOLD*, Q-64, R-9: 137-148. 1991.

Pendientes de publicación:

"Zooplankton biomass and food availability in four reservoirs of contrasting trophic status". *Arch. Hydrobiol.* (Comunicación en: 2nd Conference on Reservoir Limnology and Water Quality, Ceske Budejovice, Agosto 1992).

"Effects of *Daphnia longispina* on rotifer populations in a natural environment. Relative importance of food limitation and interference competition". *J. Plankton Res.*

Deseo expresar mi más sincero agradecimiento:

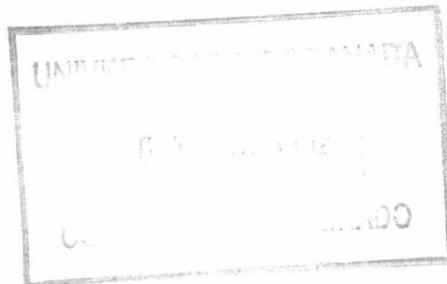
A mis directores los Drs. Rafael Morales Baquero y Luis Cruz Pizarro, sin cuya ayuda no hubiera sido posible la realización de la presente Tesis, por su gran interes y constructivas críticas. Ellos han sabido infundirme un espíritu investigador y de trabajo.

A mis compañeras Carmen, Isabel, Pre y Victoria, por los buenos momentos y la ayuda que me han prestado cuando la necesite. Carmen ha compartido muchos "apacibles" días de muestreo y análisis químicos.

A los colegas de Ecología terrestre "Rocka", Regino y Dani. A Dani, por sus magníficos dibujos, y a "Rocka" y Regino por su colaboración informática.

A Tomas Parejo, encargado del embalse de Bermejales, por habernos permitido utilizar las instalaciones del embalse y por las facilidades dadas.

Finalmente, agradezco a mi familia y a mis buenos amigos el apoyo mostrado durante la realización de esta Tesis, así como la confianza que han sabido infundirme.



A mi familia

## INDICE

	<u>Pág.</u>
1.-INTRODUCCION.....	9
1.1.1-Alimentación del zooplancton.....	11
1.1.2-Efectos del zooplancton sobre la biomasa algal.....	15
1.1.3-Interacciones competitivas.....	17
1.1.4-Interacciones depredador-presa.....	19
1.1.5-Perspectivas actuales.....	21
1.1.6-Los embalses como objeto de estudio.....	23
1.2-Objetivos.....	26
1.3-Area de estudio.....	28
2.-MATERIAL Y METODOS.....	33
2.1-Muestreos.....	34
2.2-Medidas "in situ".....	35
2.3-Obtención y análisis de muestras.....	35
2.3.1-Química del agua.....	35
2.3.2-Disponibilidad del alimento algal para el zooplancton.....	37
2.3.3-Muestras de zooplancton.....	40
2.4-Cálculos de parámetros poblacionales.....	42
2.4.1-Producción secundaria de rotíferos.....	43
2.4.2-Producción secundaria de <i>Daphnia longispina</i> . ..	43
2.5-Cultivos de laboratorio.....	46
2.5.1-Experiencia de interferencia mecánica por <i>Daphnia</i> .....	46
2.6-Estudio del contenido pigmentario intestinal de <i>Daphnia longispina</i> .....	48
3.-RESULTADOS.....	51
3.1-Análisis de la biomasa y estructura de la comunidad zooplanctónica a lo largo de un amplio gradiente trófico.....	52

3.1.1-Caracterización trófica de los embalses. Dinámica del zooplancton.....	52
3.1.1.1-Características físico-químicas. Estimaciones de clorofila-a.....	52
3.1.1.2-Especies zooplanctónicas. Dinámica poblacional.....	65
3.1.1.2.1-Embalse de Quentar.....	67
3.1.1.2.2-Embalse de Bermejales.....	72
3.1.1.2.3-Embalse de Canales.....	77
3.1.1.2.4-Embalse de Cubillas.....	82
3.1.1.3-Caracterización trófica a partir de los parámetros físico-químicos y de la composición específica del zooplancton...	87
3.1.2-Biomasa zooplanctónica y disponibilidad de alimento en los cuatro embalses.....	88
<b>3.2-Interacciones zooplancton-fitoplancton en el embalse de Bermejales. Desarrollo de las poblaciones zooplanctónicas.....</b>	<b>98</b>
3.2.1-Alimento algal disponible: Relación con la transparencia del agua.....	99
3.2.2-Poblaciones zooplanctónicas.....	103
3.2.2.1-Rotíferos.....	103
3.2.2.2-Crustáceos.....	105
3.2.2.2.1- <i>Daphnia longispina</i> .....	107
3.2.3-Efectos del alimento algal sobre el desarrollo del zooplancton herbívoro.....	110
3.2.3.1-Rotíferos: Estudio de la natalidad y la producción.....	111
3.2.3.2- <i>Daphnia longispina</i> : Estudio de la natalidad y la producción. Selección del alimento algal.....	117
3.2.3.2-Selección del alimento algal.....	127
3.2.4-Efectos de la alimentación del zooplancton sobre la densidad algal. Limitación del alimento y aclaramiento del agua.....	132
<b>3.3-Interacciones competitivas de las poblaciones zooplanctónicas en el embalse de Bermejales....</b>	<b>140</b>

3.3.1-Competencia explotativa.....	142
3.3.2-Interferencia mecánica y depredación.....	143
4.-DISCUSION.....	147
4.1- <b>Características tróficas de los embalses. Ciclo anual. Estado trófico y estructura de la comunidad.....</b>	148
4.1.1-Sucesión del zooplancton durante el ciclo anual en los embalses.....	150
4.1.2-Análisis conjunto de las relaciones entre el fitoplancton y el zooplancton a lo largo de un amplio gradiente trófico.....	153
4.2- <b>Selección y calidad del alimento algal en el embalse de Bermejales.....</b>	156
4.2.1-Rotíferos.....	156
4.2.2-Cladóceros: <i>Daphnia longispina</i> .....	158
4.2.3-Influencia de la migración vertical sobre nuestros resultados.....	163
4.3- <b>Efectos del zooplancton sobre la disponibilidad del alimento algal durante la primavera. Limitación del alimento.....</b>	166
4.3.1-Limitación del alimento algal. Importancia sobre la comunidad zoopláctónica.....	166
4.3.1.1-Rotíferos.....	167
4.3.1.2-Cladóceros: <i>Daphnia longispina</i> .....	167
4.4- <b>Importancia relativa de la competencia explotativa y por interferencia entre <i>Daphnia longispina</i> y los rotíferos en el embalse de Bermejales. Depredación.....</b>	173
4.4.1- <i>Keratella cochlearis</i> .....	176
4.4.2- <i>Anuraeopsis fissa</i> .....	178
4.4.3- <i>Synchaeta oblonga</i> .....	180
5.-CONCLUSIONES.....	183
6.-BIBLIOGRAFIA.....	186

# INTRODUCCION

## 1.-INTRODUCCION

Las comunidades zooplanctónicas poseen características como las siguientes: son un eslabón trófico entre el fitoplancton y los peces; los organismos que las constituyen presentan periodos de vida cortos; es posible hacer fácilmente encerramientos para manipular las poblaciones de campo; participan de la simplicidad estructural de las comunidades pelágicas; etc. Estas características han justificado fuertemente su estudio desde los primeros tiempos de la limnología ya que, de hecho, esas propiedades permiten que, a partir de hipótesis experimentales basadas en interacciones biológicas o físicas, se llegue más fácilmente que en otros sistemas a la formulación de modelos sobre la estructura de la comunidad.

La estructura de las comunidades zooplanctónicas pueden ser influenciadas tanto por factores abióticos (p.e. temperatura, luz) como por bióticos (p.e. alimento, competencia). Sin embargo, hasta hace relativamente poco tiempo, el estudio del zooplancton se ha llevado a cabo en un sentido puramente sinecológico, analizando la influencia de los factores físico-químicos del medio sobre los organismos y su sucesión (Schuurman 1932, Pejler 1957), de forma que la actividad alimenticia específica y las interacciones que de ella se derivan apenas fueron tratadas lo suficientemente como para llegar a interpretaciones convincentes de la influencia que pueden tener las mismas (Hutchinson 1967).

Un punto de inflexión en esta tendencia puede situarse en el Simposium sobre Evolución y Ecología de Poblaciones Zooplanctónicas, celebrado en 1978 en el Dartmouth College de New Hampshire, y del que salió un conjunto excelente de trabajos que fueron editados por el Dr. Charles Kerfoot (Kerfoot 1980). Una parte sustancial de estos trabajos fijan la atención sobre la influencia del alimento en el desarrollo de algunas especies así como en las interacciones entre varias poblaciones.

A partir de aquí han aparecido muchos trabajos, relacionados tanto con la alimentación como con las relaciones interespecíficas, que permiten llegar a una mejor comprensión de la dinámica de las poblaciones zooplanctónicas. Hay que destacar, en este sentido, el creciente peso de los tratamientos experimentales (en mayor medida de laboratorio) en la obtención de resultados.

Los factores bióticos que influyen en las comunidades zooplanctónicas pueden resumirse en interacciones "verticales", como los parámetros del modelo productor-controlador o "bottom-up" (biomasa fitoplanctónica y productividad primaria), y los del modelo consumidor-controlador o "top-down" (presión de depredación de vertebrados e invertebrados) (McQueen *et al.* 1986), e interacciones "horizontales" como la competencia y depredación dentro de este mismo escalón trófico. Relaciones del tipo "bottom-up" se han sugerido a partir de correlaciones positivas entre la biomasa zooplanctónica y la biomasa fitoplanctónica (p.e. McCauley & Kalff 1981), mientras relaciones del tipo "top-down", representadas por correlaciones negativas entre la biomasa zooplanctónica y la biomasa de peces planctívoros, se han observado en experimentos de manipulación (McQueen *et al.* 1986).

Así pues, dado que nuestro interés principal se refiere al análisis de los factores bióticos sobre la dinámica de las poblaciones zooplanctónicas, parece oportuno hacer una revisión mas profunda de los conocimientos existentes sobre aquellos factores.

#### 1.1.1-Alimentación del zooplancton

La disponibilidad de alimento es uno, sino el mas importante, de los factores claves que explican la distribución spacio-temporal de las distintas especies del zooplancton e, igualmente, el estudio de la composición del alimento natural

suministra información sobre el solapamiento de las dietas y la habilidad relativa de utilización de los recursos compartidos (Kerfoot et al. 1985) y, de este modo, sobre las interacciones competitivas entre especies.

Los rotíferos y la mayor parte de los cladóceros se alimentan por mecanismos de filtración, siendo básicamente herbívoros. Tres son los factores principales que se reconocen a la hora de estudiar la influencia del alimento (algas, bacterias y protozoos esencialmente) sobre el desarrollo de las poblaciones zooplanctónicas filtradoras: tamaño, calidad y concentración de las partículas nutritivas.

Respecto al tamaño, el rango de dimensiones individuales que puede ser ingerido por las distintas poblaciones zooplanctónicas es muy variable. En este sentido, la mayor parte de los rotíferos no parecen consumir partículas con un tamaño superior a 12  $\mu\text{m}$  (Edmonson 1965, Hutchinson 1967, Pourriot 1977), aunque hay rotíferos (*Brachionus*, *Notholca*) que pueden llegar a ingerir partículas de 17-18  $\mu\text{m}$  de tamaño (Pourriot 1977) y *Polyarthra* puede consumir *Cryptomonas* de hasta 50  $\mu\text{m}$  (Hutchinson 1967). Por el otro extremo del espectro, se considera que la mayoría de rotíferos no utilizan eficientemente el alimento hasta que llega a tener alrededor de 3.5  $\mu\text{m}$  de tamaño (Gilbert 1988b, Rothhaupt 1990), aunque algunas especies lo hacen a partir de 1  $\mu\text{m}$  (Gilbert 1988b).

Respecto a los cladóceros, destaca el estudio realizado por Burns (1968) para observar el tamaño máximo de las partículas ingeridas por los cladóceros, en el que establece una relación entre la longitud corporal de los cladóceros y el tamaño de las partículas que pueden ingerir. Así, un dáfnido de 2 mm de longitud podría consumir partículas de hasta 49  $\mu\text{m}$ . Sin embargo, en su estudio utilizó partículas esféricas inertes, lo que cuestiona la traslación directa de sus resultados al alimento natural con formas celulares muy variadas. Por esto, el máximo tamaño de partículas que pueden ingerir los cladóceros es difícil

de determinar, sin que en la mayoría de los dáfnidos se retengan partículas mayores de 20  $\mu\text{m}$  (Lampert 1987). En cuanto al límite inferior, se encuentra en relación con las dimensiones de los espacios intersedales del aparato filtrador de los organismos. En este sentido, y de acuerdo con la revisión realizada por Lampert (1987), en la mayor parte de los dáfnidos el rango de tamaño de dichos espacios oscila entre 0.2 y 1.0  $\mu\text{m}$ , aunque puede llegar a ser de 1.8  $\mu\text{m}$ . Sin embargo, este tamaño no es constante a lo largo del desarrollo de un individuo, de manera que las formas juveniles tienen espacios intersedales mas pequeños que los de las formas adultas (Brendelberger 1991). Esto puede tener importantes implicaciones sobre la capacidad de seleccionar el alimento en las diferentes etapas de crecimiento.

Aunque existen pocos datos del zooplancton, particularmente de los dáfnidos, sobre su capacidad de seleccionar el alimento por su tamaño, parece ser que muestran una preferencia por aquellas partículas con un tamaño inferior a 10  $\mu\text{m}$  (Gliwicz 1977, Okamoto 1984, Haney & Trout 1985). En este sentido, una de las causas de la poca contribución de las bacterias presentes en los medios naturales a la alimentación de los dáfnidos, es que las bacterias, frecuentemente, tienen un tamaño demasiado pequeño (<0.5  $\mu\text{m}$ ) para poder ser retenidas por la mayor parte de los dáfnidos (Lampert 1987).

Por su parte, las grandes algas filamentosas no solo no son consumidas debido a su tamaño, sino que interfieren con los cladóceros provocando incluso mortalidad en los mismos (Gliwicz 1990b). Este efecto es particularmente importante cuando el tamaño de estos crustáceos es mayor. Gliwicz (1977) también observa como algas dinoflageladas no ingeribles (*Ceratium* y *Peridinium*) interfieren la filtración de *Daphnia longispina*.

Otro aspecto a considerar sobre el alimento es la calidad del mismo, ya que muchas algas (*Microcystis*, *Oocystis*, *Gloeocystis*...) pueden ser ingeridas pero difícilmente asimiladas (ver Lampert 1987). También en este sentido Ahlgren et al. (1990)

observan una relación entre la composición lipídica de las algas y la reproducción en *Daphnia* y, del mismo modo, recientemente se ha podido establecer que algas deficientes en nitrógeno disminuyen la reproducción en *Daphnia* (Groeger 1991, Mittchel et al. 1992), e incluso se ha sugerido una selección de aquellas algas que no muestran dicha deficiencia (ver Mittchel et al. 1992). A pesar de ello, se ha observado que los dáfnidos alimentados con algas deficientes en nitrógeno destinan más lípidos a los huevos dando lugar a una descendencia más resistente en periodos de hambre (Groeger 1991).

Por su parte la calidad del alimento bacteriano ha sido considerada en diversos estudios, de forma que mientras las bacterias pueden representar un buen alimento para algunos rotíferos (*Keratella cohlearis*, *Anuraeopsis fissa*) y cladóceros (*Diaphanosoma brachyurum*), en otros casos aunque puedan ser ingeridas apenas son asimiladas y no estimulan la reproducción (Pourriot 1977, Starkwather & Bogdan 1980, Lampert 1987, Urabe & Watanabe 1990). En general, los cladóceros parecen preferir algas sobre bacterias (DeMott 1982, DeMott & Kerfoot 1982).

Finalmente, la cantidad del alimento afectará al desarrollo de las poblaciones zooplanctónicas. Brooks & Dodson (1965) establecen la hipótesis del tamaño-eficiencia, según la cual, la habilidad de las especies del zooplancton para competir, crecer y reproducirse a bajas concentraciones de alimento se incrementa con el tamaño del cuerpo. Este es el caso para los cladóceros (Gliwicz 1990a), pero, en el caso de los rotíferos, la concentración umbral mínima de alimento es mayor cuanto mayor es la longitud del rotífero (Stemberger & Gilbert 1985).

La cantidad de alimento disponible está relacionada también con aspectos como las duraciones de los desarrollos juvenil e embrionario de las especies zooplanctónicas aunque, frecuentemente, no son tenidos en cuenta cuando se calculan parámetros poblacionales (Taylor 1985, Urabe 1991a, Guisande & Gliwicz 1992).

Hasta el momento no se ha hecho referencia a la alimentación de los copépodos. En los medios que nos proponemos estudiar únicamente se encuentran poblaciones de ciclópodos (Cruz-Pizarro & Martínez-Silvestre 1976, Margalef *et al.* 1976, Leighton-Sotomayor 1980), que muestran un modo de alimentación raptorial, a diferencia de la alimentación filtradora de los rotíferos y la mayor parte de los cladóceros (Hutchinson 1967). Los ciclópodos son esencialmente carnívoros u omnívoros (Hutchinson 1967, Gabriel 1985) salvo en los estadios naupliares que son herbívoros (Gabriel 1985). Son depredadores de rotíferos fundamentalmente (Stemberger & Gilbert 1987, Roche 1990a, 1990b, 1990c), habiéndose observado que la densidad de las poblaciones de presas puede influir en la vulnerabilidad de las mismas a la ingestión por ciclópodos (Roche 1990c). Asimismo se han descrito fenómenos de canibalismo en poblaciones de ciclópodos (Gabriel 1985).

En cuanto a la importancia del alimento sobre el desarrollo de los ciclópodos, recientemente se ha observado que la reproducción en *Cyclops vicinus* parece ser mayormente favorecida por la alimentación herbívora que por la alimentación carnívora de las hembras en medios eutróficos (Hansen & Jeppesen 1992).

#### 1.1.2-Efectos del zooplancton sobre la biomasa algal

En la interacción zooplancton-fitoplancton existen dos procesos contrapuestos: por un lado, la depredación por parte del zooplancton, que reduce la abundancia algal y, por otro, el aporte de nutrientes que proporcionan las excretas de estos animales y que, indirectamente, estimulan el crecimiento del fitoplancton. La importancia relativa de cada proceso debe de depender de las características de cada sistema, especialmente de la disponibilidad de nutrientes, aunque los mecanismos concretos que favorecen una u otra vía son en gran parte desconocidos. De hecho, la elucidación de tales mecanismos es uno de los sujetos de investigación más activos en la limnología

actual generando una gran cantidad de controversia y de literatura limnológica (p.e. Crowder et al. 1988, Mills & Forney 1988, Elser et al. 1990, Sarnelle 1992, Elser 1992). Dada la naturaleza de nuestro estudio nos interesa fundamentalmente el efecto directo del zooplancton como depresor de la biomasa algal.

El "Plankton Ecology Group" (PEG) (Sommer et al. 1986) establece un modelo general de sucesión estacional de las comunidades en medios pelágicos. Según este modelo, el zooplancton herbívoro, principalmente los grandes filtradores como *Daphnia*, tras alcanzar una gran abundancia gracias a la alta fecundidad inducida por las elevadas concentraciones de alimento algal que aparecen al principio de la primavera, puede reducir eficientemente los niveles de fitoplancton, que en ese periodo está constituido por especies vulnerables al "grazing". El resultado es una fase de aclaramiento del agua (Lampert 1978) que, sin embargo, es difícil de detectar en muchos lagos eutróficos (Gliwicz 1990b). De hecho, son aquellos sistemas con un estado trófico moderado los que han sido considerados más apropiados para observar dicho fenómeno (Carney & Elser 1987, Elser 1990). Tras esta fase de aclaramiento del agua el modelo del PEG establece que la población de *Daphnia* disminuirá al principio del verano.

Para explicar este descenso, se han propuesto dos hipótesis. Según la primera de ellas, la población de *Daphnia* declina como resultado del descenso de la biomasa algal comestible por este cladóceros que tiene lugar durante el aclaramiento del agua (Threlkeld 1985). La segunda considera que cuando la temperatura del agua se incrementa, el consumo de zooplancton por peces planctívoros es mayor, resultando un descenso en la población de *Daphnia* (Mills & Forney 1981, Hairston et al. 1987).

En términos generales, la limitación del alimento parece ser la causa principalmente responsable de este descenso (Threlkeld 1987, Gliwicz 1985), y, en este sentido, Luecke et al. (1990) observan que el declinar de *Daphnia* en el lago Mendota es debido

al agotamiento del alimento, si bien la depredación por peces mantendrá la población de *Daphnia* a bajos niveles.

### 1.1.3-Interacciones competitivas

Como anteriormente se ha comentado, los recursos alimenticios compartidos pueden provocar interacciones competitivas. Las observaciones que sugieren la existencia de mecanismos de interacción relacionados con la dinámica poblacional datan ya de algún tiempo, y así ya Pennak (1957) observa que cuando existen especies congénéricas, éstas presentaran máximos poblacionales en distintas estaciones del año. La importancia de la depredación, la competencia o las interacciones entre estos factores queda resumida por DeMott (1989) en los siguientes puntos: a) La coexistencia de especies puede depender de un equilibrio entre la competencia y la depredación, de forma que especies con una alta eficiencia competitiva se podrían ver sometidas a una presión por parte de los depredadores que favorecería a las especies con menor capacidad competidora. b) En ausencia de depredación, las condiciones del medio pueden evitar la exclusión competitiva y conducir la sucesión estacional. c) La dinámica del fitoplancton ejercería una influencia sobre el zooplancton herbívoro, de manera que este sería un mecanismo de limitación del alimento sin competencia.

En este sentido, muchos estudios, principalmente experimentos de laboratorio, han demostrado que los cladóceros pueden suprimir poblaciones de rotíferos por competencia explotativa de las fuentes compartidas y/o por interferencia mecánica, en la cual los rotíferos son atrapados en la cámara branquial de *Daphnia* siendo posteriormente expulsados con graves daños (Burns & Gilbert 1986a, 1986b, Gilbert 1988a, 1988b, 1989a, 1989b, Gilbert & MacIsaac 1989, MacIsaac & Gilbert 1989, 1990, 1991). Sin embargo la importancia relativa de estos mecanismos en la naturaleza esta muy discutida. En comunidades naturales,

diversos estudios apuntan relaciones inversas entre *Daphnia* y los rotíferos (Gilbert 1988b, 1989a, May & Jones 1989, Hanazato & Yasuno 1991, Lampert & Rothhaupt 1991). Sin embargo, las interacciones *Daphnia*-rotíferos variaran con distintos factores: a) la vulnerabilidad de las especies de rotíferos a la interferencia mecánica, b) la disponibilidad de alimento y la respuesta numérica de las especies de rotíferos, c) la densidad y distribución de tamaños de *Daphnia*, d) la temperatura y f) el grado de solapamiento espacial entre los taxones en la columna de agua (MacIsaac & Gilbert 1990). Por todo ello, el efecto de *Daphnia* sobre las especies de rotíferos en medios naturales puede no ser evidente, sobre todo si tenemos en cuenta que gran parte de las observaciones realizadas corresponden a experimentos de laboratorio donde las condiciones muchas veces no son extrapolables al medio natural. En cualquier caso, la importancia relativa de la interferencia mecánica y de la competición explotativa puede influir fuertemente sobre la composición de especies y estructura de tamaños de la comunidad de rotíferos (MacIsaac & Gilbert 1991).

Además de la competencia entre cladóceros y rotíferos, también existen fenómenos competitivos entre cladóceros (Kerfoot et al. 1985), y si bien los cladóceros más grandes se desarrollan a concentraciones umbrales de alimento menores y tienen mayor habilidad explotativa a altas concentraciones de alimento (Tessier & Goulden 1987, Gliwicz 1990a), a bajas concentraciones de alimento los pequeños cladóceros presentan una habilidad explotativa mayor que aquellos con un tamaño superior (Tessier & Goulden 1987). Así pues, las interacciones entre cladóceros van a depender en gran medida de las fluctuaciones de alimento que se produzcan en el medio (Tessier & Goulden 1987). A pesar de ello, otros estudios apuntan que la segregación entre poblaciones de cladóceros estaría mediada por la dinámica del fitoplancton y no por fenómenos competitivos (DeMott 1982, 1989).

#### 1.1.4-Interacciones depredador-presa

La sucesión y las interacciones competitivas en las poblaciones zooplanctónicas pueden estar afectadas por la depredación. En este sentido, los peces planctívoros pueden tener importancia en la regulación del tamaño y composición específica del zooplancton (Hrbàcek 1962, Novotná & Korínek 1966).

La importancia de la depredación sobre la estructura del zooplancton queda reflejada por Brooks & Dodson (1965) en la hipótesis del tamaño-eficiencia. Según esta hipótesis, el zooplancton de mayor tamaño es más eficiente en la utilización del alimento y por lo tanto es competitivamente superior, pero si la depredación es intensa las formas más grandes son eliminadas permitiendo a las pequeñas especies llegar a ser dominantes. De esta forma, en ausencia de depredación por peces, los grandes cladóceros (*Daphnia*) suprimirán las poblaciones de rotíferos, mientras que si los peces están presentes las poblaciones de cladóceros serán escasas y los rotíferos predominarán en la comunidad.

Sin embargo, no esta tan claro que estos depredadores regulen la dinámica estacional de *Daphnia* (Threlkeld 1987) que podría estar más condicionada por el alimento (Gliwicz 1985, Luecke et al. 1990).

Además, no parece seguro que la presencia de peces favorezca el desarrollo de las poblaciones de rotíferos (Anderson 1980), ya que, aparte de los peces, los copépodos ciclopoideos son depredadores de rotíferos y pueden controlar la dinámica de estos últimos (Hutchinson 1967, Anderson 1980, Stemberger & Gilbert 1987, Roche 1990a). En este sentido, Anderson (1980) observa, al examinar 320 lagos de montaña, que no existen evidencias de fenómenos competitivos entre cladóceros y rotíferos, siendo la depredación por ciclópodos el factor más importante de control de las poblaciones de rotíferos.

Pero, además de los copépodos, algunas poblaciones de rotíferos (*Asplanchna*, *Ploesoma*) son depredadoras de otros rotíferos (Guiset 1977, Gilbert 1980) pudiendo afectar a la distribución de los mismos.

Estrechamente relacionada con depredación están los mecanismos de defensa de las poblaciones presa. En este sentido, muchas especies del zooplankton pueden presentar cambios morfológicos como respuesta a varios factores del medio (temperatura, turbulencia, disponibilidad de alimento, etc), y que, frecuentemente, confieren protección frente a sus depredadores potenciales. Estos cambios pueden interpretarse como una forma de anticiparse al incremento en abundancia de los depredadores (Lindstrom & Pejler 1975, Gerritsen 1983). Además, puede ocurrir que los cambios morfológicos en los organismos sean inducidos por factores químicos liberados por los propios depredadores, como la prolongación de la cresta de *Daphnia* en presencia de sus depredadores invertebrados (Grant & Bayly 1981) o la inducción de la espina caudal del rotífero *Keratella cochlearis* en presencia de *Asplanchna* y ciclópodos (Stemberger & Gilbert 1984).

Aparte de los cambios morfológicos, existe otro mecanismo de defensa frente a la depredación que son las respuestas de escape en las que ciertas especies de rotíferos aumentan rápidamente su velocidad natatoria cuando entran en contacto con el depredador o en respuesta a un estímulo provocado por un incremento en la velocidad de la corriente de agua en las cercanías del depredador (Gilbert & Kirk 1988, Kirk & Gilbert 1988).

Sin embargo, y en relación con los dos mecanismos de defensa que acabamos de mencionar, la inducción de cambios morfológicos frente a los depredadores pueden tener consecuencias negativas para las especies que los presentan. En este sentido, los individuos juveniles de *Daphnia* desarrollan espinas en el cuello en respuesta a un factor químico liberado por las larvas de

*Chaoborus* que les protegen de la depredación, pero que implican un coste demográfico, ya que se incrementa la edad de maduración y la duración de las clases adultas, retrasándose la reproducción (Riessen & Sprules 1990). Por otra parte, también se ha observado que las defensas inducidas en rotíferos reducen su capacidad natatoria (Stemberger 1988) lo cual puede afectar negativamente a sus respuestas de escape frente a los depredadores (Gilbert & Kirk 1988). Estos hechos pueden hacer que aquellos individuos con defensas puedan ser más fácilmente depredados que los que no las tienen, si estas defensas no están lo suficientemente desarrolladas como para impedir la ingestión (Conde-Porcuna et al. en prensa).

Se han descrito otros mecanismos de defensa de los rotíferos (protección de huevos, tolerancia a bajos niveles de oxígeno, etc), en general con alguna desventaja asociada (Stemberger & Gilbert 1987).

Por último, recientemente se ha observado que los peces podrían controlar la migración vertical de *Daphnia* (Dini & Carpenter 1992), creando controversia sobre la importancia que esto pudiera tener sobre la depredación de este cladóceros.

#### 1.1.5-Perspectivas actuales

En resumen, nos encontramos ante una multiplicidad de factores bióticos que pueden afectar a la dinámica del zooplancton, de forma independiente o conjunta, algunos de los cuales están siendo muy discutidos en la actualidad.

Además, la mayor parte de los trabajos tanto de alimentación como de competencia han sido realizados en el laboratorio. Faltan, pues, datos de campo con los que confrontar los resultados experimentales. Ello implica realizar estudios bajo diferentes escalas, ya que la elección de una escala concreta en investigaciones de ecosistemas acuáticos puede influir

fuertemente en las interpretaciones de los procesos y patrones de la comunidad (Frost *et al.* 1988).

En este sentido, Frost *et al.* (1988) consideran que cada investigación sobre una comunidad ecológica es el estudio de una versión altamente resumida y simplificada de esa comunidad, y, para compensar esta deficiencia, hay que ser tan acertado como sea posible en la elección de las escalas apropiadas a los fines que persigue cada estudio. De este modo, las observaciones en el medio natural tienen la ventaja de examinar condiciones que se encuentran claramente dentro del rango normal del sistema que se investiga, dado que la extensión espacial y heterogeneidad de dichos medios son indispensables para la persistencia de una comunidad ecológica compleja (DeAngelis & Waterhouse 1987).

Por el contrario, estos estudios frecuentemente no son capaces por sí mismos de identificar procesos críticos de la comunidad. Así pues, los estudios experimentales son necesarios para probar hipótesis y dilucidar mecanismos de control. Sin embargo, cualquier interpretación de los procesos de las comunidades acuáticas basada en estudios experimentales debe ser comparada con información de base natural y extensiva para determinar su validez en el contexto de las fluctuaciones naturales. En este sentido, el conocimiento de diversos procesos que tienen lugar en sistemas acuáticos, como la cadena alimentaria, derivan de estudios de larga duración en los medios naturales, de experimentos (laboratorio, mesocosmos de campo) y de resultados de modelos (Crowder *et al.* 1988).

Por consiguiente parece lógico pensar que se puede alcanzar una comprensión más completa de la comunidad zooplanctónica de un sistema combinando diferentes aproximaciones a dicho sistema. Las escalas de observación tienen que variar dependiendo de lo que se quiera observar en cada caso. Así, para el estudio detallado de la dinámica del zooplancton en medios naturales, los intervalos de muestreo tienen que depender de los tiempos de generación de los organismos predominantes en el medio, y, de

este modo, si los rotíferos son abundantes, los muestreos deberían realizarse cada pocos días (Bottrell et al. 1976). Además, la realización de experiencias de laboratorio con organismos procedentes del medio natural puede arrojar más luz sobre los procesos que tienen lugar en cada sistema.

Sin embargo, son escasos los trabajos que abordan el estudio de un mismo sistema acuático con diferentes esfuerzos y vías de aproximación. De hecho trabajos recientes que abordan el estudio de interrelaciones en el zooplancton, únicamente pueden llegar a explicaciones muy parciales de las mismas al utilizar una única vía de aproximación (May & Jones, 1989; Lampert & Rothaupt, 1991).

#### 1.1.6-Los embalses como objeto de estudio

Los embalses presentan una serie de características que los diferencian de los lagos y que condicionan a las poblaciones zooplanctónicas que los habitan. Estas características han sido recogidas por Marzolf (1990) en los siguientes puntos: a) Los embalses son geológicamente nuevos cuerpos de agua, siendo comunes los cambios en la composición de especies durante el primer año. b) Las áreas de captación de los embalses son mucho más grandes en relación a sus áreas superficiales que las de los lagos. c) La entrada de agua en el embalse es dominada por el flujo desde el río. d) El volumen de muchos embalses es pequeño en relación a la descarga del río en ellos. La dominancia de esta entrada de agua en los embalses determina la entrada de muchos materiales en suspensión que a altos niveles reducen la ingestión de algas por parte del zooplancton.

Además, en las proximidades del río el desplazamiento debido al flujo de agua procedente del mismo excede la tasa de reproducción del zooplancton no permitiendo su asentamiento. Por el contrario, en las proximidades de la presa, el tiempo de residencia del agua es mayor y las condiciones se asemejan a las

de un lago, implantandose comunidades más estables (Margalef *et al.* 1976).

España es un país pobre en lagos naturales. En este sentido, tal vez solo puedan ser considerado como tales los de Sanabria (Zamora) y Bañolas (Gerona). Sin embargo, existen un gran número de embalses, que desde un punto de vista ecológico presentan en la proximidad de la presa un comportamiento similar al de los lagos. Su gestión se revela como un problema de la suficiente envergadura como para justificar estudios detallados de los procesos que ocurren en ellos, especialmente en aquellos embalses en los que el agua es destinada al suministro de ciudades y/o regadíos.

Sin embargo la literatura limnológica relacionada con el estudio de los embalses en nuestro país no es muy abundante, y, en la mayoría de los casos, se refiere a estudios que no van más allá de ser meramente descriptivos o que abordan temas muy puntuales (p.e. Toja 1980a, 1980b, Armengol 1984, Haering 1987). Destaca por su carácter integrador y general el llevado a cabo por Margalef *et al.* (1976) sobre los 100 mayores embalses españoles, y que ha permitido un conocimiento de partida amplio y en algunos aspectos detallado. Este estudio ha sido repetido por Armengol *et al.* entre 1987 y 1988, lo que permitirá evaluar las tendencias en la evolución de estos sistemas.

En relación con la dinámica de las poblaciones zooplanctónicas en los embalses, y de las características de conducta adaptativa que influyen en ella, de gran importancia para llegar a conocer la productividad de poblaciones en concreto y de la comunidad entera, la escasez de estudios en nuestro país se hace aún más evidente.

En la cabecera del río Genil, en la provincia de Granada, existen cuatro embalses: Cubillas, Bermejales, Quentar y Canales, cuyas características (morfométricas y de sus cuencas de captación), construcción, edad y uso son muy diferentes entre sí

y que, por consiguiente, deben desarrollar comunidades zooplanctónicas con distintos tipos e intensidades de interacciones bióticas dominantes que, eventualmente, podrían provocar fases de aclaramiento del agua. Existe alguna información limnológica sobre los embalses de Cubillas (Martínez-Silvestre 1974, Cruz-Pizarro & Martínez-Silvestre 1976), Bermejales (Margalef et al. 1976, Rodríguez & Lucena 1984) y Quentar (Leighton-Sotomayor 1980), estudios más bien descriptivos que tan solo perfilan algunos aspectos sobre la dinámica del zooplancton. Este es el primer estudio que se lleva a cabo en Canales, tras su finalización, representando una situación excepcional que permitirá estudiar el embalse en las etapas iniciales de la sucesión.

En nuestro caso, para el estudio de la dinámica del zooplancton en relación con la cantidad de alimento disponible, desde un punto de vista global, planteamos la utilización de diferentes escalas de observación: a) Selección del sistema más apropiado para dicho estudio; b) Elección del periodo de estudio y la estrategia de muestreo a seguir; c) Realización de experiencias de laboratorio que permitan una mejor comprensión de los datos de campo; d) Diseño, a partir de los resultados obtenidos, de nuevos estudios en el medio natural para resolver cuestiones específicas. Todo ello con el propósito de complementar observaciones generales en el medio natural con observaciones particulares del mismo y con experimentos de laboratorio (Fig. 1).

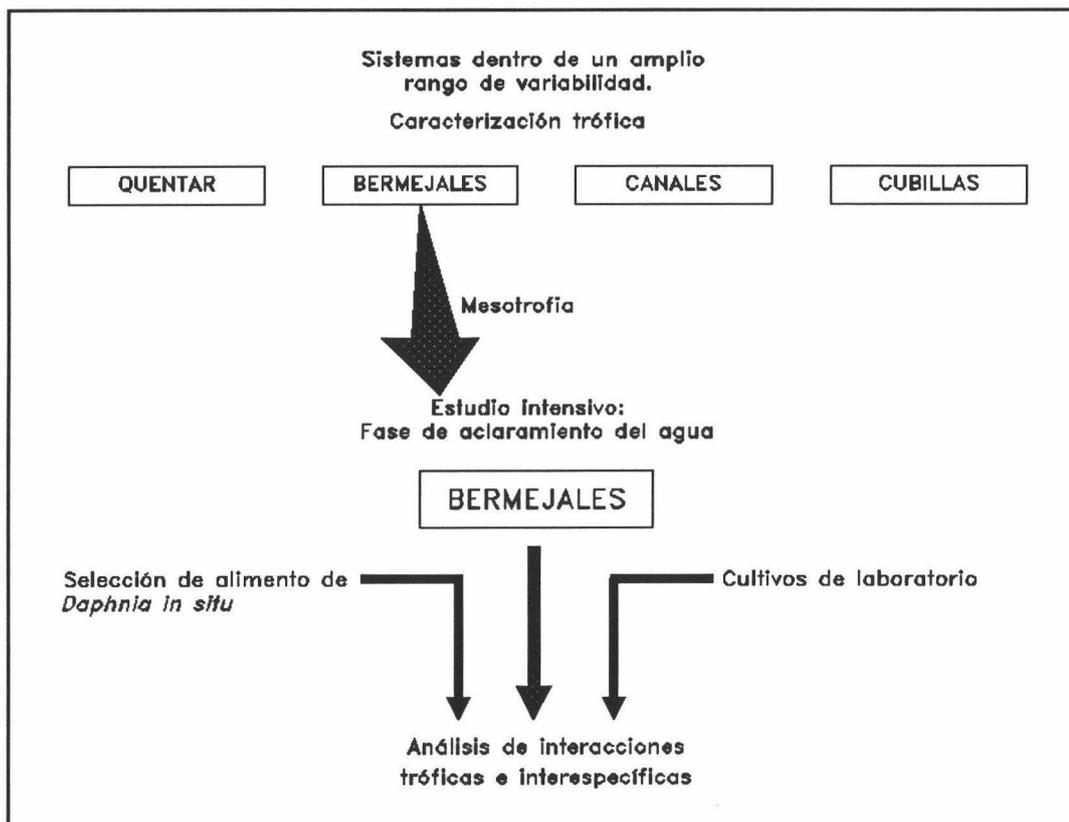


Fig. 1. Esquema general de estudio.

## 1.2-OBJETIVOS

El objetivo genérico del presente trabajo ha sido:

Estudiar la importancia del alimento sobre el zooplancton, así como de las interacciones que se derivan de la misma, y la influencia del zooplancton sobre el aclaramiento del agua.

Fueron objetivos específicos:

1.-Caracterizar la dinámica estacional del zooplancton en cuatro embalses así como el estado trófico de los mismos.

2.-Analizar la importancia del alimento sobre la dinámica zooplanctónica.

3.-Considerar la importancia que los procesos competitivos

y depredativos tienen sobre la sucesión de especies zooplanctónicas.

4.-Detectar la posible selección del alimento por parte de *Daphnia* y la repercusión que ello pueda tener.

Para la consecución del primer objetivo se realiza un estudio anual tomando las muestras con intervalos mensuales en los cuatro embalses. Tras dicho estudio, se selecciona uno de estos medios por ser el más apropiado para llevar a cabo estudios más intensivos y detallados de la dinámica zooplanctónica.

Para el segundo y tercer objetivo se analiza durante la primavera (fase de aclaramiento del agua) el embalse seleccionado mediante muestreos intensivos (cada tres días) con el fin de seguir de cerca la dinámica del zooplancton y la influencia que las algas tienen sobre la misma. Además, se estudian efectos competitivos entre las poblaciones zooplanctónicas. Experiencias de laboratorio ayudaran a una mejor caracterización de dicha dinámica.

Por último para el cuarto objetivo, que ayudará a entender mejor algunas observaciones realizadas durante el estudio anterior, se lleva a cabo un estudio, también durante la primavera, en el mismo embalse con intervalos de muestreo semanales con el fin de analizar el contenido pigmentario intestinal de *Daphnia* en relación con distintas fracciones de tamaño de clorofila-a presentes en el medio. El objetivo es observar la posible selección del alimento por parte de *Daphnia* en ese embalse.

### 1.3-AREA DE ESTUDIO

Los embalses estudiados se localizan al sur de la provincia de Granada (Fig. 2). Un primer aspecto que conviene resaltar es la fuerte sequía que existió durante el estudio del ciclo anual (Marzo 1988-Marzo 1989), que afectó considerablemente al nivel de agua de los embalses. En la tabla 1 se representan algunas características relevantes de los mismos, de la información existente en la Confederación Hidrográfica del Guadalquivir y de estimaciones propias. A partir de estos datos ya se intuye un estado trófico diferente para estos sistemas, lo cual permitirá realizar nuestro estudio a lo largo de un amplio gradiente trófico.

El embalse de Cubillas esta situado en el curso del río que le da nombre. Es el más antiguo de los cuatro, finalizandose su construcción en 1956 y garantiza los regadíos de 7074 Ha que corresponden a los municipios de Pinos Puente y Valderrubio, así como los de la margen derecha del río Genil de Fuente Vaqueros, Atarfe, Albolote y Maracena. Además tambien tiene un aprovechamiento hidroeléctrico y se llevan a cabo en el mismo diversas actividades recreativas.

La cuenca receptora del embalse de Cubillas, desde un punto de vista litológico, puede dividirse en tres zonas: Una zona central constituida por materiales detríticos (conglomerados, arenas y arcillas) y dos zonas, situadas al Norte y Sur respectivamente de dicha banda central, en las que predominan los materiales carbonatados (calizas y margas).

El embalse de Bermejales esta situado en el río Cacán (afuente del Genil). Fué construído en 1958 y se destina fundamentalmente al abastecimiento de agua para riego de las denóminadas tierras bajas de Granada, así como con fines hidroeléctricos. Además, sostiene algunos usos de tipo recreativo como la pesca (barbos y carpas) o la práctica de deportes

acuáticos.

Tabla 1. Parámetros más relevantes de los embalses estudiados.

	CUBILLAS	BERMEJALES	QUENTAR	CANALES
Capacidad inicial (Hm <sup>3</sup> )	21	104	13.6	70.7
Altura de la presa (m)	37	52	133	156
Cota de coronación (m)	647	833	1041	965.5
Superficie del embalse (Ha)	200	562	42	156
Superficie de la cuenca (Ha)	6390	3070	1000	1730
Profundidad máxima (m) (1988-1989)	1.5-15	22-31	37-65	17-49
Media de Fósforo total (mg/m <sup>3</sup> )	58.5	18.3	8.0	32.5

En cuanto a la litología de este embalse, al Norte, NO y NE la cubeta está rodeada por margas continentales alternando con calizas y yesos; al SO y SE por dolomías y calizas dolomíticas y al Sur por calcoesquistos (Mapa de cultivos y aprovechamientos de la provincia de Granada, 1986). La zona comprendida en el área de captación del embalse está escasamente poblada y dedicada fundamentalmente a cultivos de secano y bosques de coníferas, por lo que la influencia antropogénica es, presumiblemente, reducida.

El embalse de Quentar se sitúa en el curso del río Aguas Blancas, afluente del río Genil por su margen derecha. Su construcción finalizó en 1976, y se destina al abastecimiento de

agua a la ciudad de Granada y a los regadíos de su vega (10000 Ha). Se localiza en un área montañosa, a diferencia de los dos embalses anteriores que se encuentran en valles extensos. Se encuentra en una zona escasamente poblada, y en cuanto a la vegetación, esta formada principalmente por gramíneas, pinos, y algunas encinas y almendros.

Se encuadra en una zona caliza, diferenciando en la cuenca receptora dos conjuntos litoestratigráficos y estructurales: Complejo de Sierra Nevada y Complejo Alpujarride. El primero de ellos ocupa las partes más altas de la cuenca y esta constituido por rocas con diversos grados de metamorfismo con abundancia de micasquistos, y en menor cantidad de grafito, mármoles y anfibolitas. En el Complejo Alpujarride se distinguen micasquistos, filitas, cuarcitas, dolomitas y yesos, destacando un formación caliza dolomítica muy tectonizada con fallas y fracturas.

El embalse de Canales esta situado en el curso del río Genil antes de la unión con el río Aguas Blancas, siendo el más reciente de los estudiados (1988) y se diseñó y construyó para reforzar la actividad del anterior.

Litológicamente, la cubeta de este embalse presenta areniscas en su margen izquierda y parte de la derecha. En esta última también existen areniscas tableadas y margas limosas.

Durante el periodo de estudio del ciclo anual, los cuatro embalses sufrieron una reducción en su nivel de agua debido a la fuerte sequía existente en aquel periodo, como queda de manifiesto al observar el fuerte descenso del tiempo de residencia del agua a partir del verano (Fig. 3). La escasez de agua del embalse de Cubillas no solo se debió a dicha sequía, sino también a la realización de obras de infraestructura en uno de los canales de comunicación del embalse que requirió un desembalse considerable.

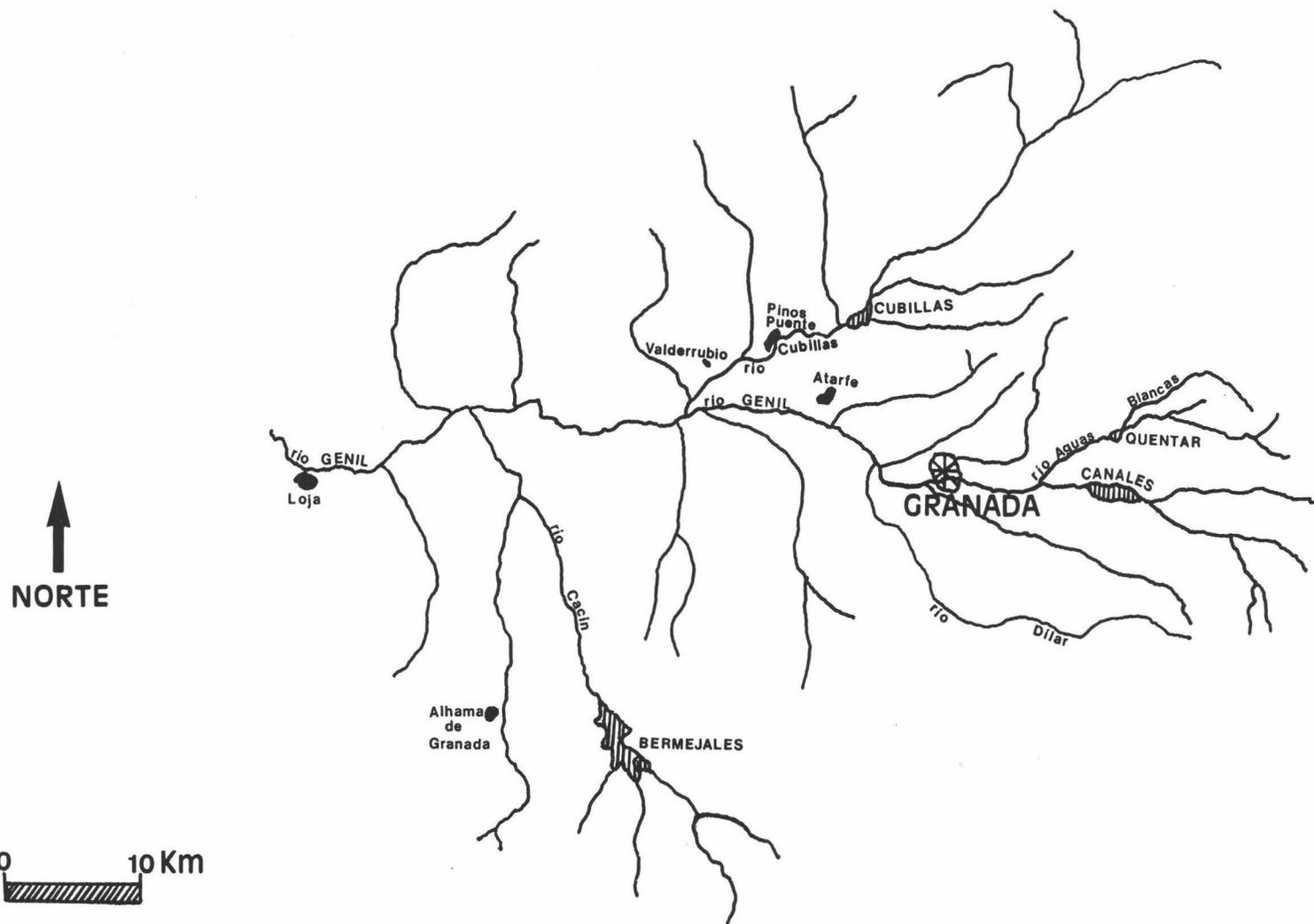


Fig. 2. Localización geográfica de los embalses estudiados (Quentar, Bermejales, Canales y Cubillas).

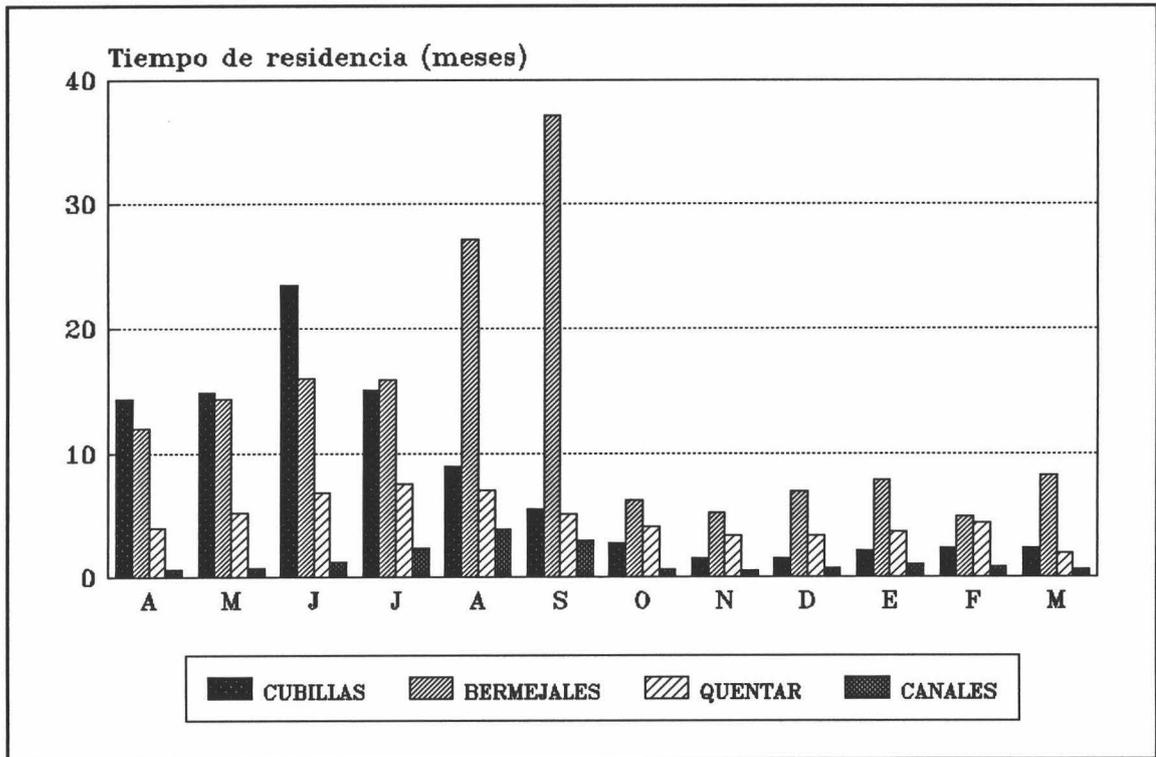


Fig. 3. Evolución anual (1988/1989) del tiempo de residencia del agua en los cuatro embalses.



## **MATERIAL Y METODOS**

## 2.-MATERIAL Y METODOS

### 2.1-Muestreos

Según la escala de estudio considerada, los muestreos se realizaron con diferente intensidad.

Así pues, para la caracterización trófica de los cuatro embalses se llevaron a cabo muestreos con periodicidad mensual entre Marzo de 1988 y Marzo de 1989. Las muestras se obtuvieron de perfiles verticales en los que se seleccionaron 5 profundidades de muestreo (generalmente 0, 2, 5, 15 metros y fondo), excepto durante el otoño e invierno en Cubillas, dado que llegó a presentar 1.5 metros de profundidad máxima.

Por su parte, para el estudio intensivo de la dinámica del zooplancton e interacciones que se derivan de la misma en el embalse de Bermejales, los muestreos se efectuaron con intervalos de tres días, a 3 y 10 metros de profundidad (por ser representativas de las capas donde mayor presencia tuvieron los organismos durante el ciclo anual), entre el 5 de Abril de 1991 y el 1 de Junio del mismo año.

Finalmente, para el análisis de la alimentación de *Daphnia* en el embalse de Bermejales, se realizaron muestreos a intervalos semanales, también a 3 y 10 metros de profundidad, entre el 23 de Abril y el 28 de Mayo de 1992.

El punto de muestreo de cada embalse se situó en la zona de máxima profundidad de los mismos (proximidades de la presa) en un ambiente de características esencialmente pelágicas. Una boya señaló su posición durante el estudio.

Los muestreos comenzaron siempre entre las 10 y las 12 horas locales.

## 2.2-Medidas "in situ"

En cada uno de los días de muestreo se midieron los siguientes parámetros:

La transparencia se estableció mediante la profundidad de visión del disco de Secchi.

Los valores de la temperatura, pH y conductividad del agua, en cada una de las profundidades muestreadas, se obtuvieron "in situ" con un autoanalizador ambiental Hidrolab modelo 4041. El pH y la conductividad solamente se midieron durante el ciclo anual.

Además, se midió en cada embalse la profundidad máxima a lo largo del periodo de estudio con una cuerda lastrada graduada.

## 2.3-Obtención y análisis de muestras

En la obtención de muestras se utilizó una doble botella de Van Dorn de ocho litros de capacidad cada una, sujeta a una cuerda graduada a intervalos de 1 metro.

### 2.3.1-Química del agua

Los análisis químicos del agua únicamente se realizaron en el ciclo anual.

#### -Nitratos

Se filtró 1 litro de agua, traída del embalse en botellas de plástico, con filtros Whatman GF/C.

Para su determinación se utilizó el método de la brucina

(Rodier 1981), en el cual los iones nitrato reaccionan con la brucina en medio ácido formando un compuesto coloreado, cuya extinción se mide en un espectrofotómetro a 410 nm.

#### -Fosfatos

Se llenaba en el embalse un frasco de 150 ml de vidrio, fijandose con 5 ml de cloruro mercúrico al 0.16%. Posteriormente, en el laboratorio, el agua se filtraba con filtros Whatman GF/C.

Para su análisis se ha utilizado el método de Murphy y Riley (1962), consistente en añadir a una muestra molibdato amónico en un medio ácido. Esto origina un ácido complejo que en presencia de un reductor (ácido ascórbico) da una coloración azul que se mide en un espectrofotómetro a 845 nm.

#### -Oxígeno disuelto

Se tomaron 300 ml de agua en botellas de vidrio opacas del tipo D.B.O. Las muestras se fijaban añadiendo inmediatamente 1 ml de sulfato manganoso y 1 ml de IK-KOH.

En su determinación se empleó el metodo de Winkler, que consiste en la adición a la muestra de agua de una sal manganosa y, a continuación, una solución salina, formandose un precipitado (blanco) de hidróxido manganoso. El oxígeno de la muestra reacciona con este hidróxido para dar un compuesto tetravalente de manganeso (precipitado pardo). Luego, se acidifica en presencia de yoduro y se libera el yodo en cantidades equivalentes al contenido original de oxígeno disuelto en la muestra: 127 g de yodo corresponden a 8 g de oxígeno. El yodo libre se titula con una solución de tiosulfato.

#### -Sólidos en suspensión

Se tomo 1 litro de agua en botellas de plástico.

Los sólidos en suspensión se determinaron por el método de la filtración, para lo cual se filtraron 300 ó 400 ml de agua evaluando por diferencia de pesada el peso de materias retenido por el filtro.

#### -Alcalinidad

Se tomaron 500 ml de agua en botellas de plástico.

La alcalinidad total establece la alcalinidad debida tanto a los carbonatos como a los bicarbonatos. Se llevó a cabo una valoración con ácido sulfúrico 0.02 N, utilizando como indicador el rojo de metilo y verde de bromocresol (indicador mixto).

#### 2.3.2-Disponibilidad del alimento algal para el zooplancton

Durante el ciclo anual calculó la concentración de clorofila-a de la fracción fitoplanctónica comestible para el zooplancton (<40  $\mu\text{m}$ ). Para ello, se filtraron en el embalse 5 litros de agua a través de una malla circular de nylon (Nytal) de 40 micras de diametro de poro. En el laboratorio se volvieron a filtrar 2 ó 3 litros de agua con filtros Whatman GF/C.

En el caso de la dinámica primaveral en el embalse de Bermejales, se determinaron diferentes fracciones de tamaño de biomasa algal: total, >40  $\mu\text{m}$ , >12  $\mu\text{m}$ . La fracción de clorofila-a total se obtuvo filtrando 1 litro de agua a través de filtros Whatman GF/C; La fracción >40  $\mu\text{m}$  filtrando 1 litro de agua por filtros nylon (Nytal) de 40  $\mu\text{m}$  de diametro de poro; La fracción >12  $\mu\text{m}$  filtrando 1 litro de agua por filtros de policarbonato de 12  $\mu\text{m}$  (nucleopore).

Se eligieron los filtros de nytal y de policarbonato porque son los más eficaces debido a su porosidad bien definida (Sheldon 1972, Runge & Ohman 1982, Hilmer & Bate 1989).

Según las concentraciones de clorofila-a registradas en cada filtro se calcularon las concentraciones de las siguientes fracciones de clorofila-a: completa, >40  $\mu\text{m}$ , 40-12  $\mu\text{m}$  y <12  $\mu\text{m}$ .

La clorofila-a se extrajo de los filtros Whatman GF/C en 10 ml de metanol 100%, pues parece ampliamente aceptado que la extracción de clorofila por alcoholes es más eficaz que en acetona, especialmente cuando existen algas verdes (Marker 1972, Rai 1973, Nusch & Palme 1975). La extracción se llevó a cabo en oscuridad durante 24 horas a 4°C. Posteriormente se sometían a una trituración mecánica para completar la extracción, y el extracto se refiltraba, nuevamente a través de filtros Whatmann GF/C, con el fin de retirar las partículas suspendidas que pudieran afectar a la medición. A continuación las muestras se midieron en un espectrofotómetro "Perkin Elmer UV-VIS" en cubetas de 1 cm de recorrido óptico a 665 nm y 750 nm. La concentración de clorofila-a se calculó según la expresión propuesta por Jones (1979), por adecuarse mejor al método de extracción empleado:

$$Cl-a(\mu\text{g}/\text{l})=f*(D_{665}-C)*V/B*1$$

f= factor equivalente recíproco del coeficiente de absorción específica por 1000. Se eligió el calculado por Talling & Driver (1963); f=13.9

$D_{665}$ = absorbancia a 665 nm de longitud de onda

C= factor de corrección ( $C=D_{750}-0.002$ )

V= volumen del extracto metanólico en ml

B= volumen de agua del embalse filtrada en litros

l= longitud de la cubeta en cm (en nuestro caso 1 cm)

Para el estudio de la alimentación de *Daphnia* en la primavera de 1992, la concentración de clorofila-a se determinó fluorimétricamente usando un fluorímetro de campo "Turner mod. 10-005R".

La fuente de luz utilizada en el fluorímetro fue una lámpara

azul, ya que la clorofila-a fluoresce a longitudes de onda próximas en la región del rojo al ser excitadas con luz azul. Se utilizó un filtro Corning c/s 5-60 para la excitación a 436 nm. En cuanto al filtro de emisión, para técnicas extractivas donde solamente se desea sensibilidad a la clorofila-a, debe usarse un filtro que suprima a 670 nm. Con este proposito se utilizó el filtro Corning c/s 2-64 que reduce considerablemente la fluorescencia debida a las clorofilas b y c. La temperatura afecta a las lecturas fluorimétricas, y por esta razón el fluorímetro va provisto de un filtro Corning c/s 3-66 como filtro de referencia con la lampara azul. A pesar de ello, el coeficiente de temperatura residual es aproximadamente igual a  $-0.5\%/^{\circ}\text{C}$  (*Turner Fluorimetric Facts Bull.* 101. 1983).

Fluorimétricamente se examinaron 4 fracciones de tamaño de clorofila-a: total,  $>40\ \mu\text{m}$ ,  $>10\ \mu\text{m}$  y  $>5\ \mu\text{m}$ . Dada la mayor sensibilidad del fluorímetro con respecto al espectrofotómetro, se filtró menor cantidad de agua para cada fracción (100-200 ml). En el caso de la fracción de clorofila-a total se utilizaron filtros Whatman GF/C, en el caso de la fracción  $>40\ \mu\text{m}$  filtros de Nyltal, y para las fracciones  $>10\ \mu\text{m}$  y  $>5\ \mu\text{m}$  se emplearon filtros de policarbonato (millipore).

La extracción de los pigmentos de los filtros se llevó a cabo en 8 ml de metanol en oscuridad durante 24 horas a  $4^{\circ}\text{C}$ . Posteriormente, tras refiltrar la muestra como se describió en el ciclo anual, se midió la fluorescencia del extracto.

Para determinar la concentración de clorofila-a, se realizó una curva patron con medidas fluorimétricas y absorbancias espectrofotométricas, y a partir de estas últimas se determinó la concentración de clorofila-a ( $\mu\text{g/l}$ ). La recta de regresión queda definida por:

$$\text{Absorbancia (665 nm)}=0.001+0.01517\cdot F \quad r=0.993, N=8 \\ p<0.001$$

siendo F la fluorescencia emitida.

### 2.3.3-Muestras de Zooplancton

Se filtraron 8 litros de agua a través de filtros de nylon (Nytal) de 40 micras de poro, conservándose estas muestras cuantitativas en formol al 4%. Además de las anteriores, se tomaron muestras cualitativas mediante arrastres verticales con una red simple de plancton de 1 metro de longitud y 30 cm de diametro de boca con malla de 40 micras. Las muestras de los arrastres, recogidas en colectores de vidrio también se conservaron en formol al 4%.

En la sistemática y taxonomía del zooplancton se han utilizado las claves de Dussart (1969) para los copépodos, Scourfield & Harding (1966) y Margaritora (1985) para los cladóceros, y las de Ruttner-Kolisko (1972), Koste (1978) y Braioni & Gelmini (1983) para los rotíferos. La identificación de las especies se realizó utilizando las muestras cualitativas (arrastres verticales).

La disección de los cladóceros y copépodos se realizó bajo una lupa estereoscópica Wild M3. Para la observación de los organismos enteros así como de apéndices y órganos con valor taxonómico, se utilizó un microscopio Leitz Laborlux 12, a 100, 250 y 400 aumentos. Este mismo microscopio se utilizó a 400 y 1000 aumentos en la identificación de rotíferos.

Para la observación de los mastax (con interés taxonómico) de algunos rotíferos se añadieron unas gotas de lejía a la muestra a fin de digerir las partes blandas del cuerpo de los rotíferos, permaneciendo únicamente el mastax.

#### -Recuentos y cálculo de biomasas

Con las muestras cuantitativas fijadas, una vez extraído el filtro, se llenaron cámaras compuestas de tipo Utermöhl de 50 ml de capacidad y 25 mm de diametro. Tras un periodo de

sedimentación de 24 horas, tiempo suficiente para que sedimenten todos los organismos zooplanctónicos (Schwoerbel 1975), se efectuó un recuento de los organismos sedimentados recorriendo toda la superficie de la placa basal, utilizando un microscopio invertido Olympus CK2 a 100 aumentos.

Cuando la alta densidad de organismos presentes en las muestras impedía su sedimentación en monocapa, se realizaron diluciones (1/10 ó 1/50) de las mismas con el fin de obtener submuestras en las que los organismos sedimentaran en monocapa permitiendo el recuento.

Asimismo, se realizaron mediciones de hasta 20 individuos de cladóceros y copépodos en cada muestra, para la realización de cálculos de las biomásas. Para las estimas de peso seco se utilizaron las regresiones recogidas en Bottrell et al. (1976):

<i>Daphnia longispina</i> :	$\text{Ln } W=1.37+2.5567*\text{Ln } L$
<i>Daphnia hyalina</i> :	$\text{Ln } W=1.4369+2.768*\text{Ln } L$
<i>Daphnia ambigua</i> :	$\text{Ln } W=1.54+2.29*\text{Ln } L$
<i>Ceriodaphnia spp.</i> :	$\text{Ln } W=2.5623+3.338*\text{Ln } L$
<i>Bosmina longirostris</i> :	$\text{Ln } W=3.28+3.13*\text{Ln } L$
Copépodos:	$\text{Ln } W=1.9526+2.399*\text{Ln } L$

siendo W el peso seco (ug) y L la longitud (mm). En el caso de los rotíferos se siguieron los valores de peso seco recogidos en Bottrell et al. (1976). El peso seco medio multiplicado por la abundancia nos da la biomasa de cada población en cada momento.

-Cálculo de las densidades zooplanctónicas para la columna de agua

La densidad media de los organismos en la columna de agua en cada muestreo, se realizó mediante la siguiente integración aproximada:

$$T_i = (1/Z) * \sum_{K=1}^n X_{ik} * (Z_{K+1} - Z_{K-1}/2)$$

donde  $Z_k$  son las  $n$  profundidades muestreadas;  $X_{ik}$  es el número de individuos por litro de la especie  $i$  a la profundidad  $Z_k$ .  $Z$  es la profundidad máxima del embalse en el momento considerado. Por lo tanto,  $T_i$  representa el total de individuos de la especie  $i$  en una columna ideal de agua (ind/l) que va desde la superficie al fondo.

#### 2.4-Cálculos de parámetros poblacionales

Los parámetros poblacionales considerados fueron la natalidad y fecundidad, así como la producción secundaria de los rotíferos y del cladóceros *D. longispina*.

Para ello, los huevos de rotíferos y *Daphnia* fueron contados, calculando las tasas de natalidad con la ecuación de Edmondson-Paloheimo (Paloheimo 1974):

$$b = \ln(E+1) / D$$

donde  $D$  es la duración del desarrollo de los huevos en días y  $E$  el número medio de huevos por animal (fecundidad). La duración del desarrollo de los huevos fue determinada con las fórmulas de Bottrell et al. (1976):

Rotíferos:	$\ln D = 2.7547 - 0.2484 * \ln T - 0.2408 * (\ln T)^2$
<i>Daphnia</i> :	$\ln D = 3.3956 + 0.2193 * \ln T - 0.3414 * (\ln T)^2$

donde  $T$  es la temperatura del agua (°C).

#### 2.4.1-Producción secundaria de los rotíferos

Para el cálculo de la producción secundaria de las distintas especies de rotíferos se utilizó el método de la "sumación del incremento del crecimiento" recogido en Rigler & Downing (1984):

$$P=N*m/D$$

siendo N el número de huevos, m la masa del adulto y D la duración del desarrollo de los huevos. En esta técnica se supone que no hay mortalidad de embriones.

#### 2.4.2-Producción secundaria de *Daphnia longispina*

En el caso de *Daphnia longispina*, la producción de huevos se determinó utilizando la misma expresión que para los rotíferos ( $P=M*m/D$ ), salvo que en este caso m representa la masa del individuo recién nacido.

Además, los cladóceros no presentan un crecimiento con fases de desarrollo diferenciadas, como, por ejemplo, muestran los copépodos con fases larvarias. Por esta razón, en diversos estudios sobre cladóceros, las poblaciones son divididas arbitrariamente en distintas clases de tamaño con el fin de seguir la evolución de la estructura poblacional (May y Jones 1989, Forsyth y James 1991). Así pues, nuestra población de *Daphnia* fué dividida en 5 clases de tamaño arbitrariamente elegidas: (1) <0.726 mm; (2) 0.726-0.976 mm; (3) 0.977-1.227 mm; (4) 1.228-1.478 mm; (5) >1.478 mm. La producción se calculó para cada una de estas clases según el "método de crecimiento instantáneo", que asume que todos los individuos de una clase de tamaño están creciendo exponencialmente (Rigler & Downing 1984):

$$P_i=(B_i/D_i) * \ln(m_{i_{max}}/m_{i_{min}})$$

siendo B la biomasa de la clase de tamaño i, D la duración del desarrollo dentro de la clase i,  $m_{max}$  la máxima masa que se puede

alcanzar en la clase de tamaño  $i$ , y  $m_{\min}$  la mínima masa correspondiente a esa clase de tamaño.

Para conocer la duración del desarrollo dentro de cada clase de tamaño, así como para conocer la edad, tanto real como fisiológica, de los individuos de cada clase de tamaño, se utilizó el modelo de crecimiento de von Bertalanffy (1938) aplicado por Geller (1987) para describir el crecimiento de *Daphnia longispina*:

$$L_t = L_{\max} * (1 - e^{-k(t-t_0)})$$

siendo  $L_t$  la longitud del cuerpo del animal de la edad  $t$ ,  $L_{\max}$  es la máxima longitud alcanzada por animales muy viejos,  $k$  describe el perfil de la curva de crecimiento y  $t_0$  es la intercepción a una  $L_t=0$ .  $L_{\max}$ ,  $k$  y  $t_0$  son tres constantes que pueden ser calculadas por una aproximación no lineal. El procedimiento de regresión no lineal es accesible en distintos paquetes de programas (BMDP, SPSS, SAS), empleando en nuestro caso el BMDP, concretamente el programa 3R que no necesita especificar las derivadas parciales de la ecuación anterior para realizar el ajuste.

En el laboratorio, a partir de cultivos (pág. 46), se siguió el crecimiento de individuos de *Daphnia longispina* durante varios días. Para realizar esta experiencia, los individuos de *Daphnia*, a medida que iban naciendo, eran trasladados a volúmenes de cultivo de 75 ml. La temperatura de incubación fué de 16°C, llevándose a cabo la experiencia después de un aclimatamiento de los organismos a dicha temperatura de varios días. Se midieron 26 individuos al nacer ( $t=0$ ) y se continuaron las medidas en días sucesivos hasta obtener 60 medidas con las que realizar el ajuste a la ecuación comentada anteriormente. Las medidas "in vivo" de los individuos se realizaron con un análisis de imagen Quantimet 500.

Para la calcular la edad fisiológica a partir de la edad

real en días y viceversa, partimos de la base de que la duración del desarrollo juvenil es el tiempo necesario para alcanzar la edad fisiológica 1. La determinación de la duración del desarrollo juvenil se llevo a cabo usando la ecuación propuesta por Geller (1987) para *Daphnia*:

$$D_j = (2238.8 - 304.51 * T + 15.823 * T^2 - 0.28685 * T^3) / 24$$

donde T es la temperatura (°C) en el momento considerado.

A partir de nuestros datos, realizamos en el BMDP el ajuste a la expresión de von Bertalanffy (1938) utilizando como valores de partida para las tres constantes las que obtiene Geller (1987):  $L_{max}=2.54$ ,  $k=0.804$  y  $t_0=-0.196$ .

El análisis estableció los siguientes valores para las constantes:  $L_{max}=2.35$ ,  $k=0.449$  y  $t_0=-0.529$ . En la figura 4 se muestra nuestra curva de crecimiento y la obtenida por Geller (1987). Además, realizamos otro ajuste a partir de los dáfnidos procedentes del embalse, si bien en este caso solamente se podían considerar las edades fisiológicas 0 y 1. La curva obtenida en este caso fué muy similar a la realizada en el laboratorio (Fig. 4), y dado que en el laboratorio la determinación del tamaño al nacer era más exacta que la que podía intuirse en el embalse, decidimos emplear la curva obtenida en el laboratorio para los cálculos posteriores.

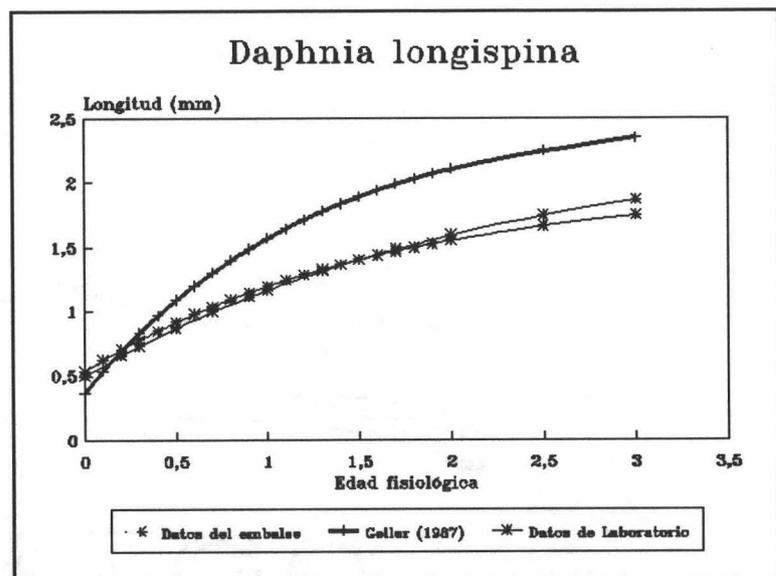


Fig. 4. Relación entre la longitud y la edad fisiológica de *D. longispina*.

Según nuestra curva, podemos calcular tanto la edad (real y fisiológica) de los individuos de cada clase de tamaño, como la duración del desarrollo dentro de cada una de ellas necesaria para poder hacer los cálculos de producción secundaria de este cladóceros.

## 2.5-Cultivos de laboratorio

*Daphnia longispina* fué tomada del embalse de Bermejales y cultivada en el laboratorio en una estufa de cultivos "Koxka mod. EC-1200F". El volumen del cultivo fué de 2 litros incubandose a 21°C con un fotoperiodo (L:0; 15:9) y con una intensidad luminosa de 1800 lux.

Como alimento se utilizó un cultivo de *Chlamydomonas sp.* y otro mixto con algas del embalse. Para cultivar las algas se empleó un medio a partir del medio "Woods Hole" de Guillard & Lorenzen (1972) (Tabla 2).

### 2.5.1-Experiencia de interferencia mecánica por *Daphnia*

La susceptibilidad del rotífero *Anuraeopsis fissa* a la interferencia mecánica de *Daphnia longispina* fué establecida determinando los efectos de la presencia de *Daphnia* sobre su tasa de crecimiento poblacional.

Para ello, se cultivo en el laboratorio *Anuraeopsis* procedente del embalse en frascos de 100 ml.

La tasa de mortalidad debida a la interferencia de *Daphnia* fué calculada usando la ecuación de Gilbert (1988a):

$$d_D = r_c - r_D$$

donde  $r_c$  es la tasa de crecimiento poblacional en el tratamiento control sin *Daphnia*, y  $r_D$  es la tasa de crecimiento poblacional

en el tratamiento experimental con *Daphnia*.

Tabla 2. Medio de cultivo utilizado para las algas a partir del medio WH de Guillard & Lorenzen (1972).

---

	<u>g/l</u>
Solución 1.- CaCl <sub>2</sub>	27.76
Solución 2.- MgSO <sub>4</sub> .7H <sub>2</sub> O	36.97
Solución 3.- NaHCO <sub>3</sub>	31.50
Solución 4.- K <sub>2</sub> HPO <sub>4</sub>	4.35
Solución 5.- NaNO <sub>3</sub>	42.50
Solución 6.- NaSiO <sub>3</sub> .9H <sub>2</sub> O	28.42
Solución 7.- Na <sub>2</sub> EDTA	4.36
FeCl <sub>3</sub> .6H <sub>2</sub> O	3.15
CuSO <sub>4</sub> .5H <sub>2</sub> O	0.01
ZnSO <sub>4</sub> .7H <sub>2</sub> O	0.022
CoCl <sub>2</sub> .6H <sub>2</sub> O	0.01
MnCl <sub>2</sub> .4H <sub>2</sub> O	0.18
NaMoO <sub>4</sub> .2H <sub>2</sub> O	0.006
H <sub>3</sub> BO <sub>3</sub>	0.13

Medio de Cultivo= 1 ml de cada solución por litro.

---

Para el experimento, empleamos volúmenes de cultivo de 75 ml los cuales eran incubados a 21°C con un fotoperiodo (L:O; 15:9) y con una intensidad de luz de 1800 lux durante 2 días. *Chlamydomonas sp.* fué usada como alimento en el experimento con una concentración inicial de clorofila-a de 1.1 µg/ml. Las densidades del rotífero y *Daphnia* fueron 900 y 40 ind/l respectivamente. Las longitudes de los individuos de *Daphnia*

*longispina* utilizados en la experiencia oscilaron entre 1.5 y 1.7 mm. Los efectos de la competición por el alimento fueron minimizados al emplear altas concentraciones de comida y un corto periodo de incubación.

Tres réplicas del tratamiento experimental con *Daphnia* fueron comparadas con tres réplicas del tratamiento control sin *Daphnia*.

#### 2.6-Estudio del contenido pigmentario intestinal de *Daphnia longispina*

El contenido pigmentario del digestivo de *Daphnia* se midió utilizando un metodo fluorimétrico de estimación directa, siguiendo en parte la metodología recogida en Bautista (1987) y Rodríguez *et al.* (1991).

La variable medida es la clorofila-a, que incluye la clorofila-a activa y sus productos degradados (feopigmentos). En nuestro caso, no nos interesa discriminar entre clorofila-a y feopigmentos, ya que lo que nos interesa es la posible selección de tamaños en la alimentación de *Daphnia*, debiendo ser la fluorescencia del digestivo (una vez corregida la fluorescencia residual debida a restos corporales) proporcional a la cantidad de biomasa algal ingerida recientemente por *Daphnia*.

Para llevar a cabo este estudio, en el embalse de Bermejales, cada día de muestreo y a cada profundidad, se filtraron 10 litros de agua por una malla de 180 um de tamaño de poro. A continuación, los filtros eran cuidadosamente lavados con agua destilada para eliminar la materia y fitoplancton que pudieran estar adheridos a los cladóceros. Inmediatamente después, los individuos de *Daphnia* (7-16 ind) eran tomados con una fina lanceta y llevados a tubos de cristal con 8 ml de metanol. Estos tubos eran mantenidos en oscuridad 24 horas a 4°C, y posteriormente se medía la fluorescencia del extracto.

Asímismo, se midieron los individuos de *Daphnia* de cada tubo en un microscopio invertido, dotado de micrómetro acular, a 40 aumentos con el fin de, tras aplicar las conversiones pertinentes (ver pág. 41), determinar la biomasa de *Daphnia* por tubo, y así determinar el contenido pigmentario intestinal por unidad de biomasa de *Daphnia*.

Ya que los restos corporales pueden emitir una fluorescencia residual, se llevo a cabo una experiencia tendente a calcular la misma. Para ello se aislaron, a partir del cultivo de laboratorio, 16 individuos de *Daphnia* en agua destilada durante 15 horas, para que vaciaran sus contenidos intestinales, y al cabo de ese tiempo se siguió la metodología descrita previamente para medir la fluorescencia. De este modo, la fluorescencia obtenida ( $3.08 \cdot 10^{-6}$  unidades fluorimétricas por ug de peso seco de *Daphnia*) era restada a la fluorescencia emitida por los individuos traídos del embalse, eliminando de esta forma la fluorescencia residual.

Para conocer la concentración de clorofila-a correspondiente a una intensidad de fluorescencia, se llevó a cabo una curva patrón. Según las absorbancias obtenidas espectrofotométricamente se determinó el contenido de clorofila-a (ug) por ml de extracto metanólico, obteniendose los siguientes valores de regresión lineal con la intensidad de la fluorescencia:

$$Cl-a(\mu g/ml_{\text{extracto}}) = 0.0095 + 0.19518 \cdot F \quad r=0.990, N=8 \\ p < 0.001$$

siendo F la intensidad de emisión fluorescente.

El valor de la pendiente  $0.19518 \mu g/ml$  ( $195.18 \text{ ng/ml} \cdot \text{unidad fluorimétrica}$ ) es el valor del factor de calibración del fluorímetro, que se utilizará en la ecuación del contenido pigmentario intestinal.

La ecuación utilizada para calcular el contenido intestinal de clorofila-a fué la siguiente:

$$Cl-a(\text{ng}/\mu\text{g-peso seco-Daphnia})=f*F*V/B$$

donde  $f$  es el factor de calibración del fluorímetro ( $195.18 \text{ ng}\cdot\text{ml}^{-1}\cdot\text{uF}^{-1}$ ),  $F$  es la fluorescencia de la muestra ( $\text{uF}$ ),  $V$  es el volumen de extracto metanólico ( $\text{ml}$ ) de la muestra, y  $B$  es la biomasa de los individuos de *Daphnia* presentes en la muestra ( $\mu\text{g}$ ).

De esta forma calculamos el contenido de pigmentos intestinales (CPI) por unidad de biomasa de *Daphnia*, y a partir de aquí se analizará la relación que presenta con las distintas fracciones de clorofila-a presentes en el embalse con el fin de observar la posible selección de alguna de ellas en la alimentación de *Daphnia*.

## RESULTADOS

### 3.-RESULTADOS

#### 3.1-ANALISIS DE LA BIOMASA Y ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD ZOOPLANCTONICA A LO LARGO DE UN AMPLIO GRADIENTE TROFICO

##### 3.1.1-Caracterización trófica de los embalses. Dinámica del zooplancton

###### 3.1.1.1-Características físico-químicas. Estimaciones de clorofila-a

Se han seleccionado una serie de parámetros físico-químicos comunmente analizados en los medios acuáticos (Temperatura, Oxígeno, pH, Conductividad, Transparencia, Sólidos en suspensión, Nutrientes (Nitratos y Fosfatos) y Clorofila-a), para, en la medida de lo posible, caracterizar los embalses. Los niveles que se comentaran de estos parámetros, se refieren a los valores promedios calculados para la columna de agua.

En relación a la temperatura, durante el ciclo anual de estudio, los embalses más fríos fueron Canales y Quentar con temperaturas mínimas alrededor de 6 °C y máximas inferiores a 23 °C. Por su parte, los embalses más cálidos fueron Cubillas y Bermejales con mínimas en torno a 7 °C y máximas superiores a 23 °C. La figura 5 muestra su distribución espacio-temporal en los cuatro embalses.

En cada uno de estos sistemas, solamente parece observarse un autentico periodo de mezcla, durante el otoño e invierno, y de estratificación, durante el verano, mientras que en primavera se encuentran parcialmente estratificados. Durante la estratificación, la máximas diferencias de temperatura entre la superficie y el fondo fueron de 9.9, 9.7, 9.5 y 7.7 °C en Bermejales, Cubillas, Quentar y Canales respectivamente.

Por la metodología de muestreo seguida, solo se puede afirmar que la termoclina se situa entre los 15 y los 40 metros

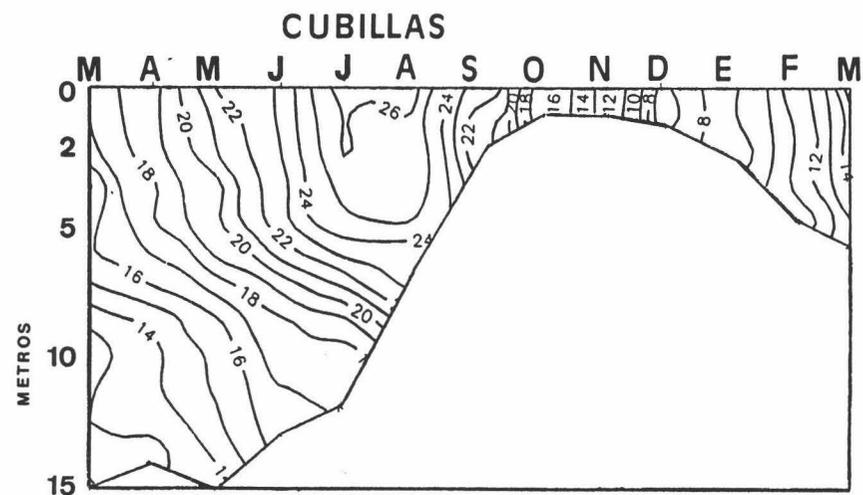
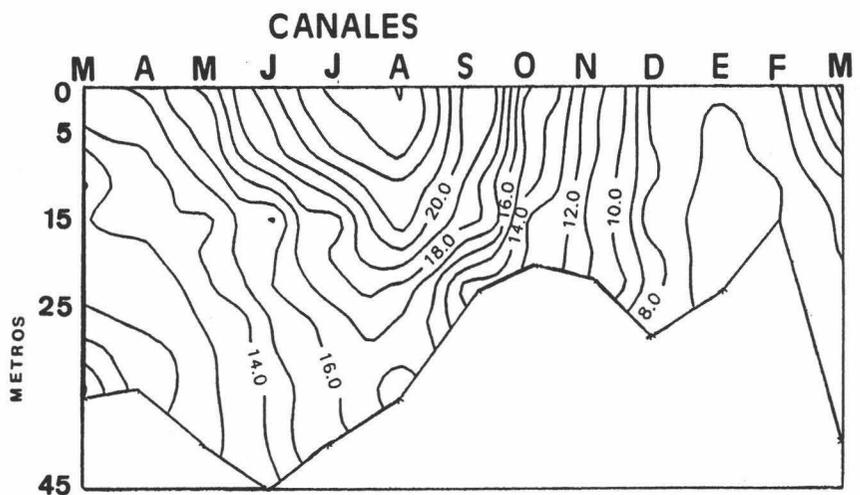
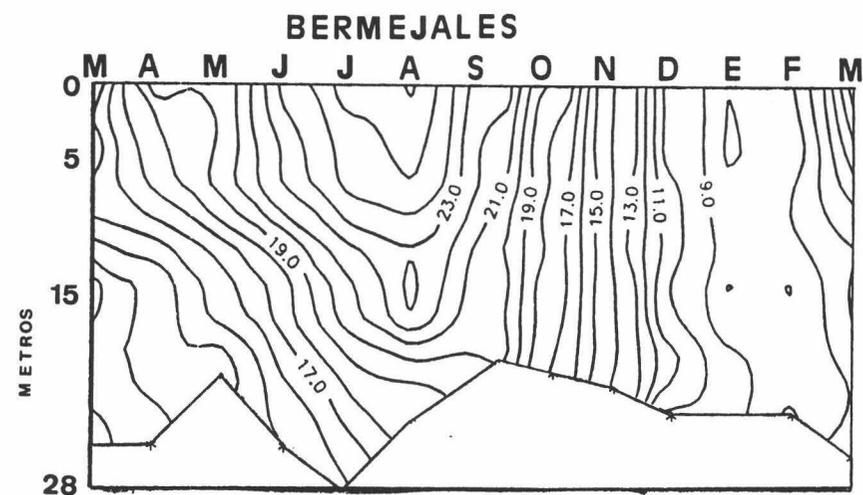
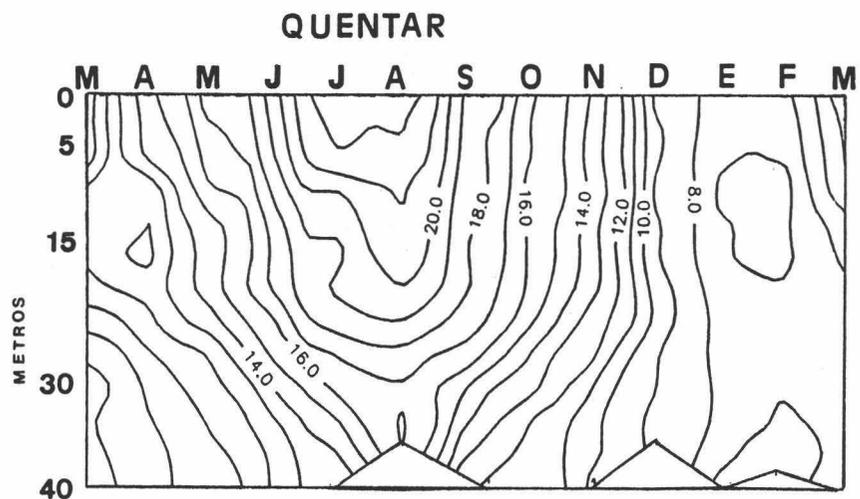


Fig. 5. Distribución espacio-temporal de la temperatura en los cuatro embalses durante el ciclo anual (1988-1989)

en Quentar, y entre los 5 y 15 metros en los restantes embalses que coinciden con el término medio de la localización de la termoclina en los embalses españoles que oscila entre 7 y 15 metros (Margalef et al. 1976).

A la hora de encuadrar los embalses en alguna categoría térmica, habría que considerarlos como monomícticos cálidos, con un solo, aunque extenso, periodo de mezcla en los que durante el invierno la temperatura del agua no desciende por debajo del valor correspondiente a la densidad máxima.

Respecto al oxígeno, los valores medios oscilan entre 4 y 10 mg/l en Quentar, Bermejales y Canales, mientras que en el caso de Cubillas se llegan a alcanzar 16 mg/l.

La distribución espacio-temporal de la concentración de oxígeno en los cuatro embalses sigue una evolución paralela a la temperatura (Fig. 6), de forma que a altas temperaturas se registran bajos niveles de oxígeno, y viceversa.

Durante la estratificación térmica la distribución en el perfil vertical del oxígeno tiende a ser ortograda en el caso de Quentar, como corresponde a un embalse oligotrófico, mientras que en los restantes embalses es de tipo clinogrado, propio de medios eutróficos.

Para cada mes se establecieron los porcentajes de saturación en los embalses, para lo cual se utilizaron los datos recogidos por Mortimer (1981). La distribución de los mismos se muestra en la figura 7. Estos valores de oxígeno medido representan niveles de insaturación durante todo el ciclo de estudio en Quentar, Canales y Bermejales. En Cubillas, a finales del otoño y durante el invierno, se observan valores sobresaturados que llegan a ser de un 151 %. En los cuatro embalses se observa que el porcentaje de saturación decae rápidamente a mediados de verano (Fig. 7).

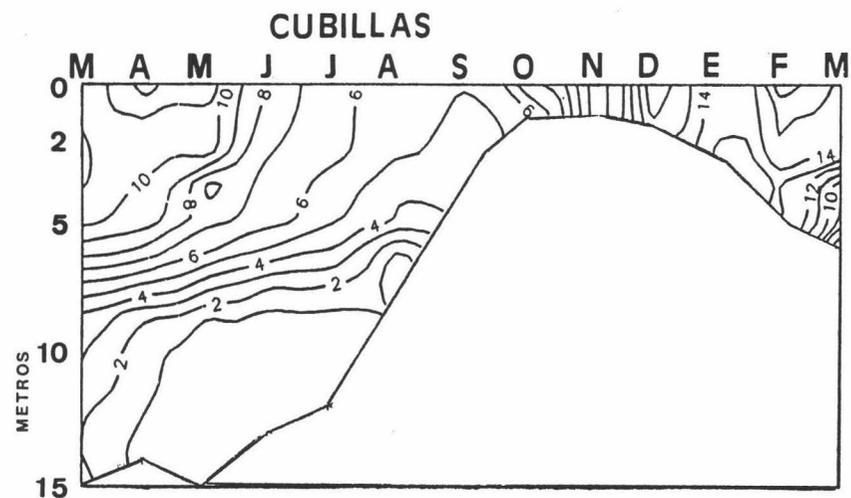
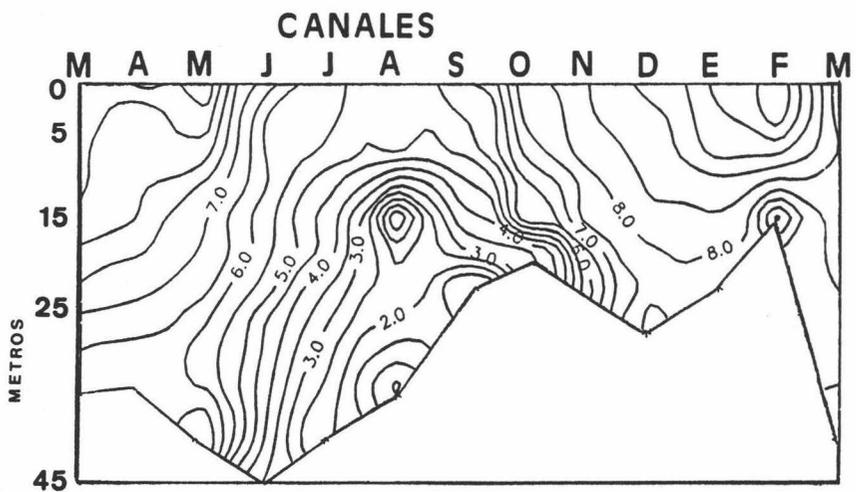
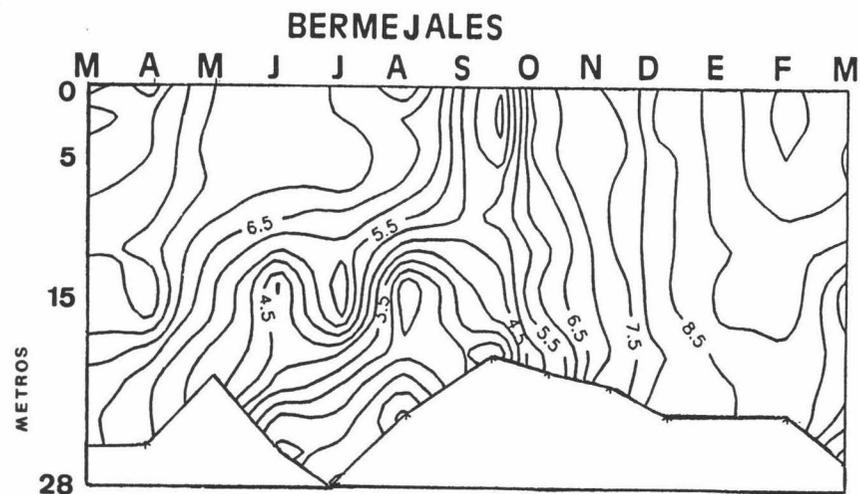
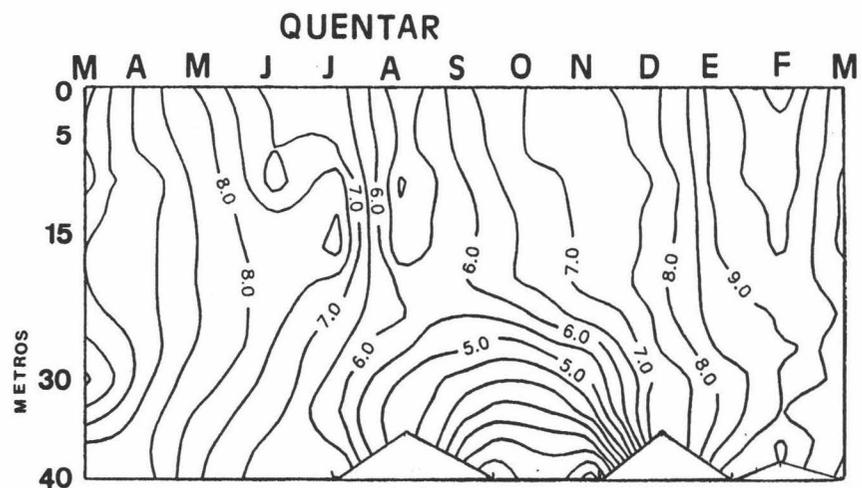


Fig. 6. Distribución espacio-temporal del oxígeno (mg/l) en los cuatro embalses durante el ciclo anual (1988-1989)

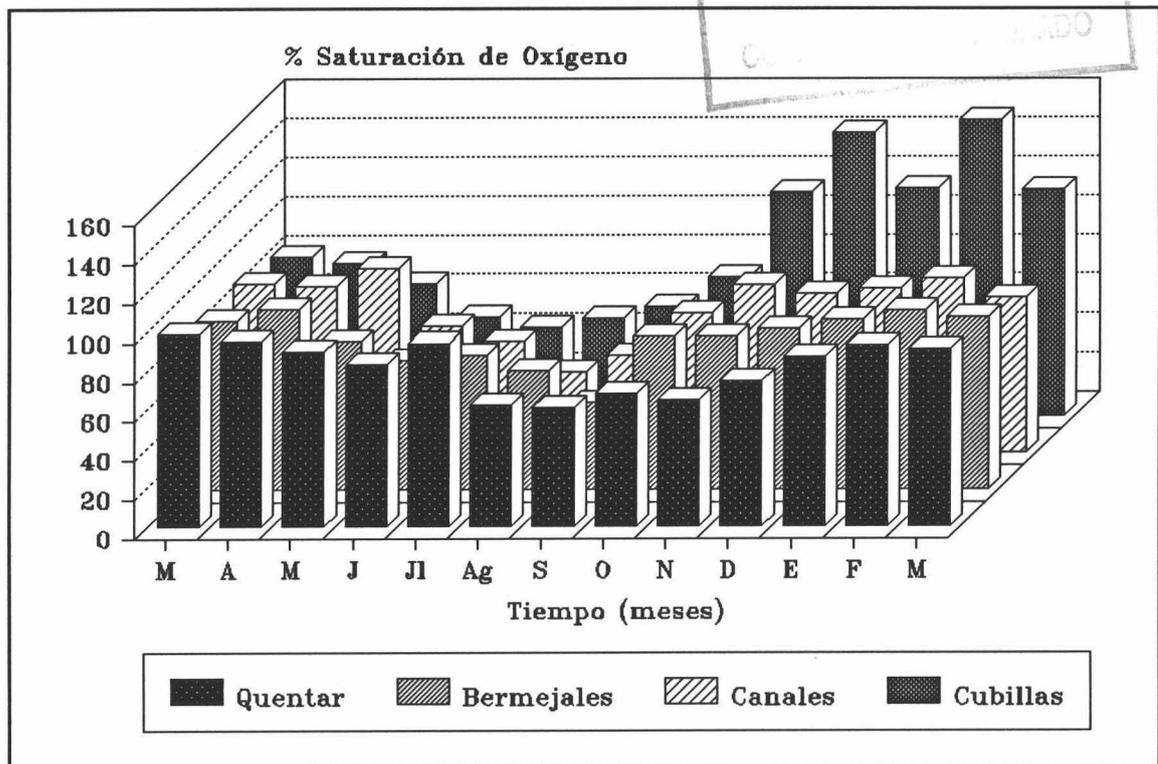


Fig. 7. Porcentajes de saturación de oxígeno en los cuatro embalses a lo largo del ciclo anual.

Ya que el oxígeno consumido en el hipolimnion durante la estratificación proporciona una estima indirecta de la productividad de un lago (Wetzel 1983), calculamos el déficit relativo de oxígeno mediante la diferencia entre el contenido de oxígeno hipolimnético y el determinado al final de la circulación de primavera. Los valores para Quentar, Bermejales y Canales fueron 0.93, 1.47 y 2.25 mg/l\*mes respectivamente, indicando un incremento del déficit y, por tanto, del estado trófico desde Quentar a Canales. En el caso de Cubillas, este déficit es más difícil de calcular, ya que durante la primavera también se encuentra estratificado, de manera que a partir de datos invernales puede estimarse que el déficit relativo de oxígeno en este embalse es superior a 5.79 mg/l\*mes, siendo el más elevado de los embalses estudiados, y el único en que llega a agotarse el oxígeno hipolimnético, lo cual nos indica su marcado carácter eutrófico.

Por su parte, los valores de pH medidos durante el ciclo de estudio han oscilado entre 6.8 (Cubillas-Febrero de 1989) y 9.3 (Canales-Noviembre de 1988), registrandose en la mayoría de los casos valores próximos a 8.

La evolución de los valores de pH promedio de la columna de agua muestran una notable estabilidad en los cuatro embalses, como corresponde a un agua dura bien tamponada (Fig. 8). Destacamos un aumento durante el otoño alcanzando valores próximos a 9 en los cuatro embalses, para, posteriormente, en invierno, descender a niveles próximos a la neutralidad.

A los valores de pH medidos en los cuatro embalses, les corresponde un predominio del bicarbonato. Los valores de alcalinidad, excepto en Canales donde no se llegan a alcanzar 2 meq/l, en el resto de los embalses son bastante altos (3-5 meq/l) en relación con el conjunto de embalses españoles (Margalef et al. 1976).

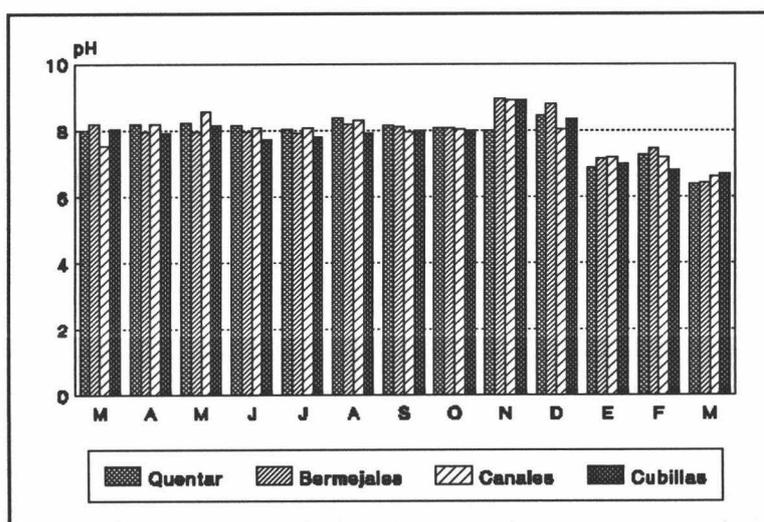


Fig. 8. Evolución anual de los valores de pH en los cuatro embalses estudiados.

En cuanto a la conductividad, los valores oscilaron entre los observados en Canales (<250  $\mu\text{S}/\text{cm}$ ) y en Cubillas (>652  $\mu\text{S}/\text{cm}$ ). Los valores de Cubillas definen a este embalse como fuertemente mineralizado (Margalef 1983).

Si representamos la alcalinidad en función de la conductividad (Fig. 9), podemos observar que los embalses quedan claramente separados unos de otros definiendo unos rangos de variación determinados para cada uno de ellos (en Canales entre 95 y 250  $\mu\text{S}/\text{cm}$ , en Quentar entre 296 y 343  $\mu\text{S}/\text{cm}$ , en Bermejales

entre 463 y 533, y en Cubillas entre 652 y 826  $\mu\text{S}/\text{cm}$ ).

En Canales y Cubillas, coincidiendo con el periodo de estratificación térmica, se observa una mayor conductividad en el hipolimnion que en el epilimnion. Esta estratificación es especialmente notable en el caso de Cubillas, periodo durante el que se registraron los mayores valores de alcalinidad total en el fondo.

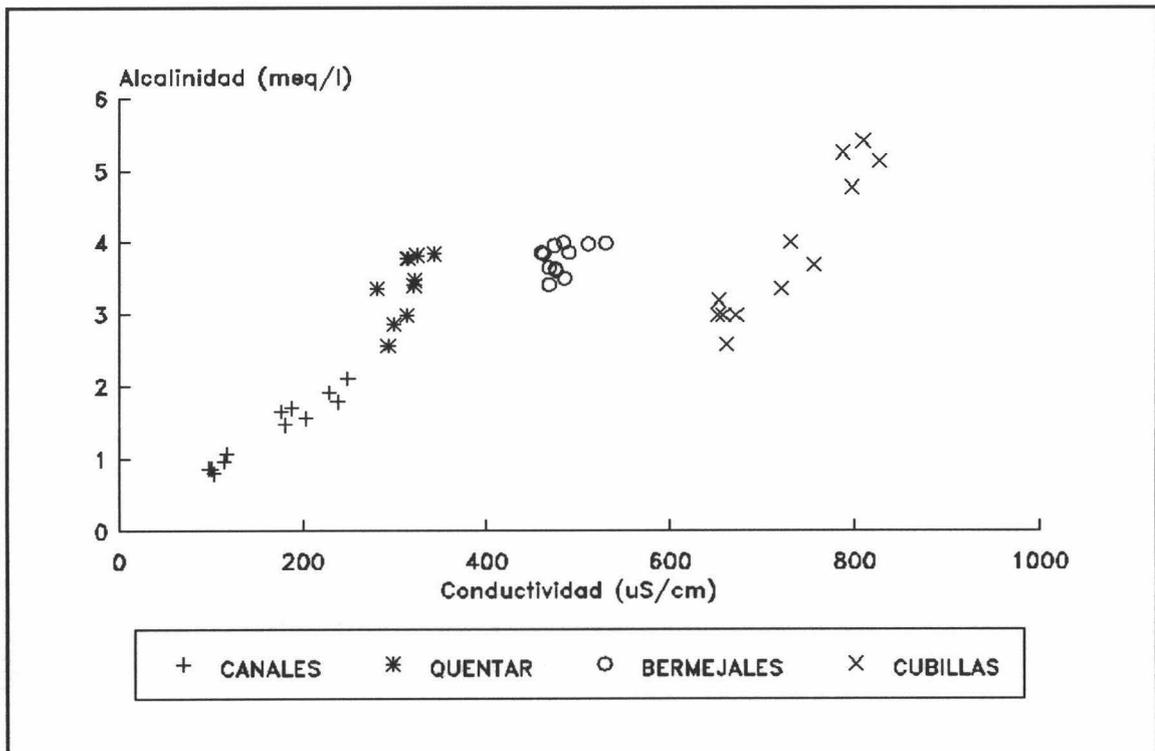
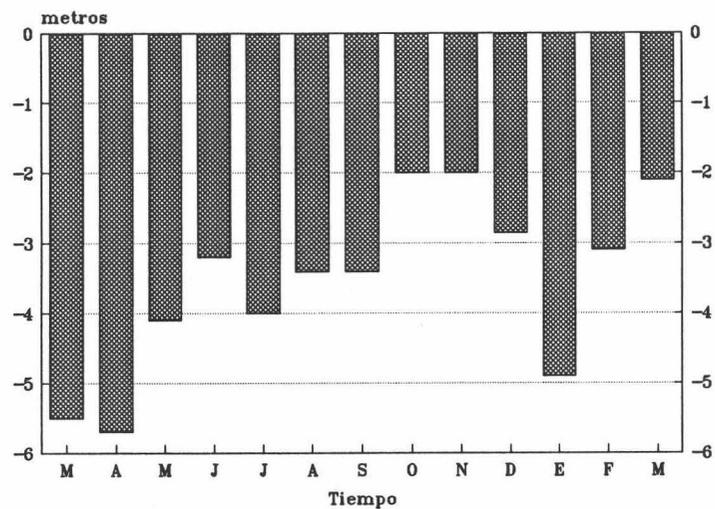


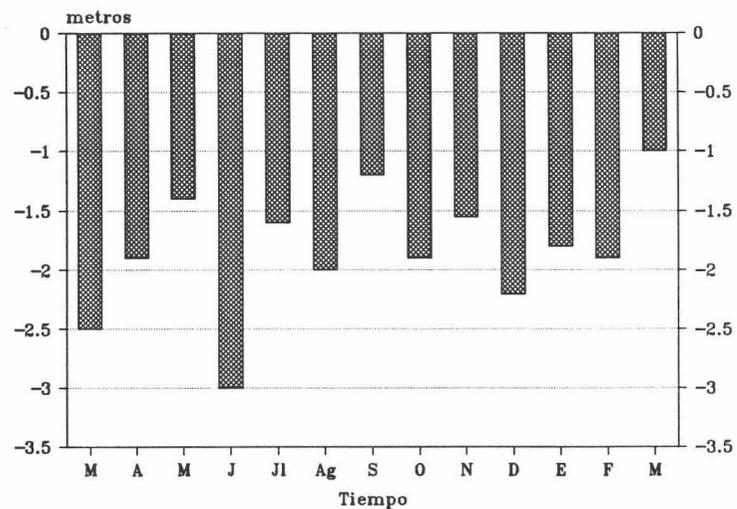
Fig. 9. Relación entre la alcalinidad y la conductividad para los cuatro embalses.

La transparencia del agua proporciona información del estado trófico de los medios acuáticos, ya que hay una relación entre la misma y la concentración de la materia en suspensión, de la que forma parte el fitoplancton. La manera más sencilla y utilizada de medir la transparencia, es a través de la observación de la profundidad a la que desaparece de la vista el llamado disco de Secchi.

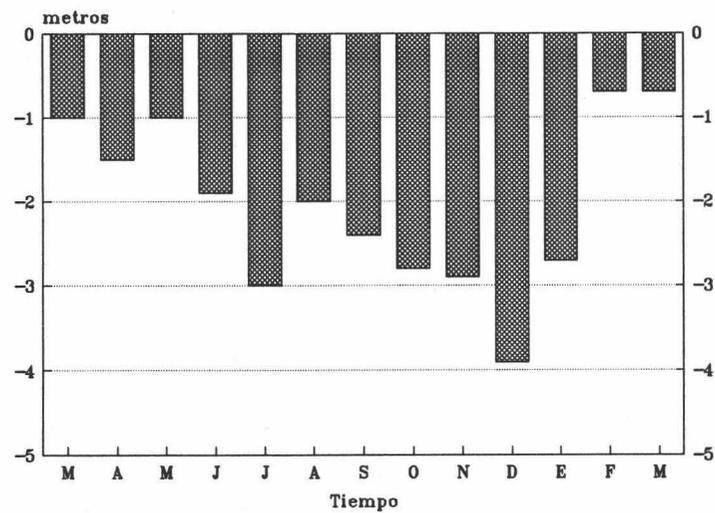
### QUENTAR



### BERMEJALES



### CANALES



### CUBILLAS

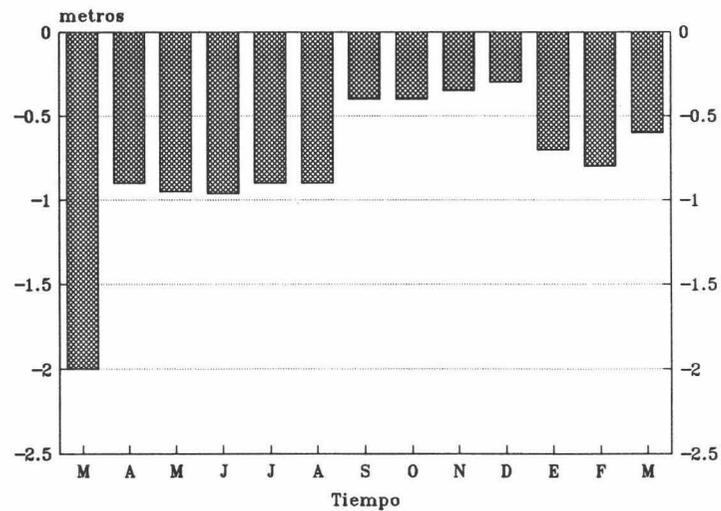


Fig. 10. Evolución de los valores de transparencia del agua en los cuatro embalses durante el ciclo anual (1988-1989).

Los valores de visibilidad de los cuatro embalses se muestran en la figura 10, apreciándose los mayores valores en Quentar y los menores en Cubillas.

Shapiro *et al.* (1975) y Carlson (1977) derivan un índice de estado trófico ("Trophic State Index" TSI) sobre la profundidad del disco de Secchi, como:

$$TSI = 10 * (6 - \log_2 D_m)$$

donde  $D_m$  es la profundidad de visión del disco. Según la expresión anterior, a 32 m de transparencia le correspondería un valor de 10; a 16 el de 20, etc. Aunque el límite superior es indefinido, prácticamente no suele sobrepasar el valor de 100 ó 110 (valores de transparencia de 0.064 y 0.032 m).

Los valores del índice, calculados para los cuatro embalses, están comprendidos entre 35 (Quentar-Marzo de 1988) y 77 (Cubillas-Diciembre de 1988). En la figura 11 se observa la variación anual de este índice, detectándose los valores más altos en Cubillas y los más bajos en Quentar.

Los valores de Cubillas, entre 50 y 77, superan los valores más frecuentes observados en el conjunto de los embalses españoles que oscilaban entre 40 y 50 (Margalef *et al.* 1976).

Además de la influencia del fitoplancton, la transparencia del agua se encuentra afectada por los sólidos en suspensión. En nuestros embalses, los valores elevados de Cubillas, que llega a alcanzar 32 mg/l en invierno, contrastan con los de los demás embalses que no superan los 11 mg/l. De todas formas, estos niveles están muy alejados de los que se encuentran en embalses especialmente turbios (hasta 60 mg/l, Grobbelaar 1984).

Como los sólidos inorgánicos en suspensión son parcialmente responsables de la atenuación vertical de la luz, y, por consiguiente, pueden afectar a la transparencia del agua, se analizó la relación entre los mismos y el TSI para cada embalse. En este sentido, cabe esperar que altas concentraciones de

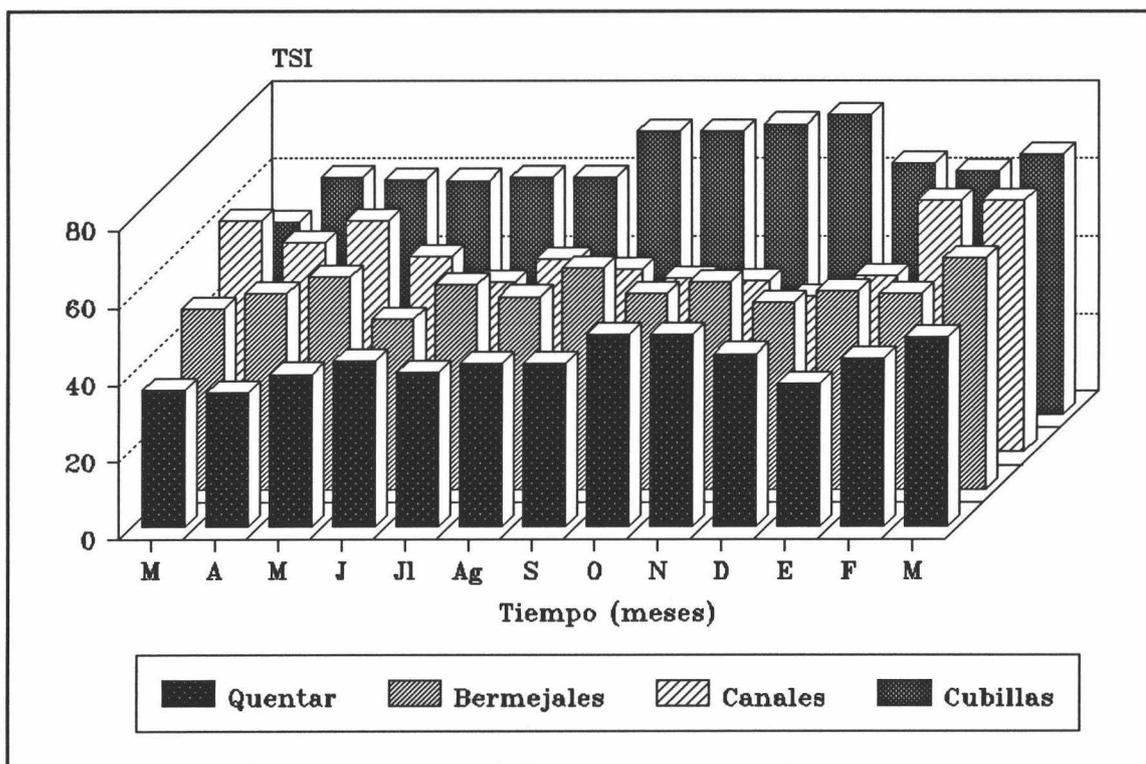


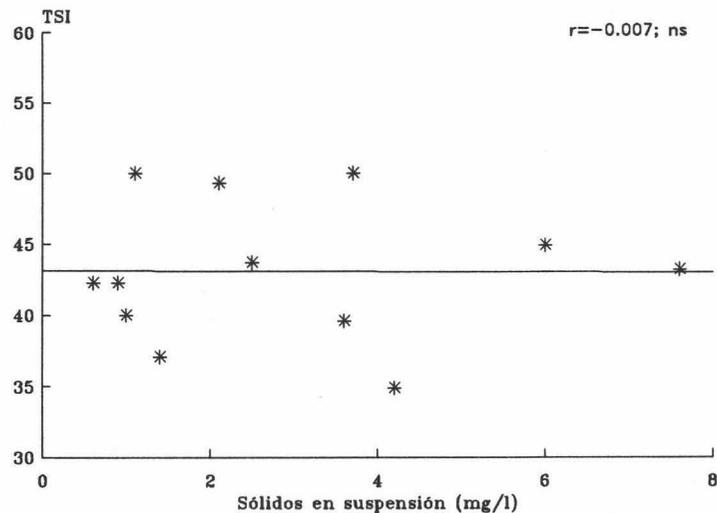
Fig. 11. Evolución de índice de estado trófico (TSI) en los cuatro embalses.

sólidos en suspensión, debidas a los aportes de arcillas y otros materiales inorgánicos, vayan acompañadas de bajas transparencias y, por consiguiente, de altos valores del TSI.

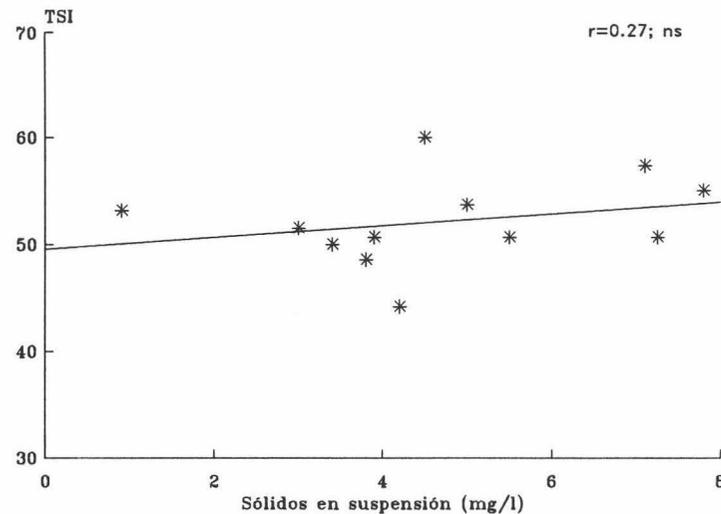
Los resultados muestran que ni en Quentar ni en Bermejales existe relación significativa, mientras que, por el contrario, en Canales y Cubillas se registra una fuerte significación (Fig. 12). La falta de significación en Quentar y Bermejales, se corresponde con pequeños rangos de variación de los sólidos en suspensión en estos dos medios. De hecho, cuando en el análisis se consideran los cuatro embalses conjuntamente se observa una relación global altamente significativa (Fig. 13).

Según esta relación parece existir un umbral en torno a 8 mg/l por debajo del cual las medidas de la transparencia del agua y, por consiguiente, del TSI, no se verían afectadas por los sólidos tal y como se han estimado (ver Material y Métodos),

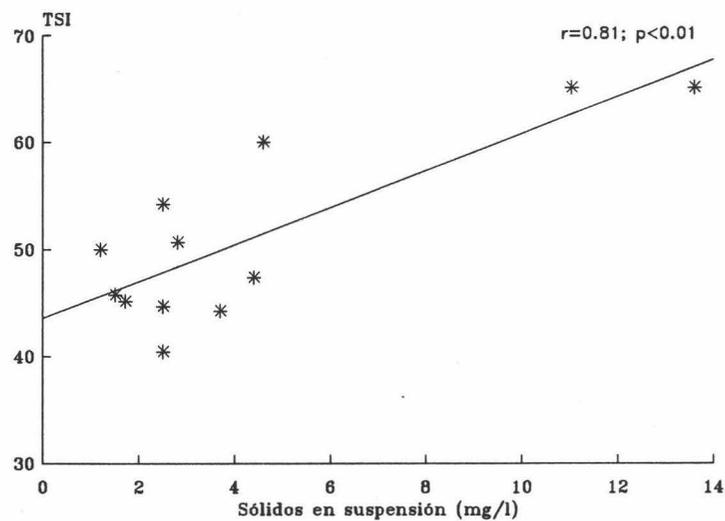
### QUENTAR



### BERMEJALES



### CANALES



### CUBILLAS

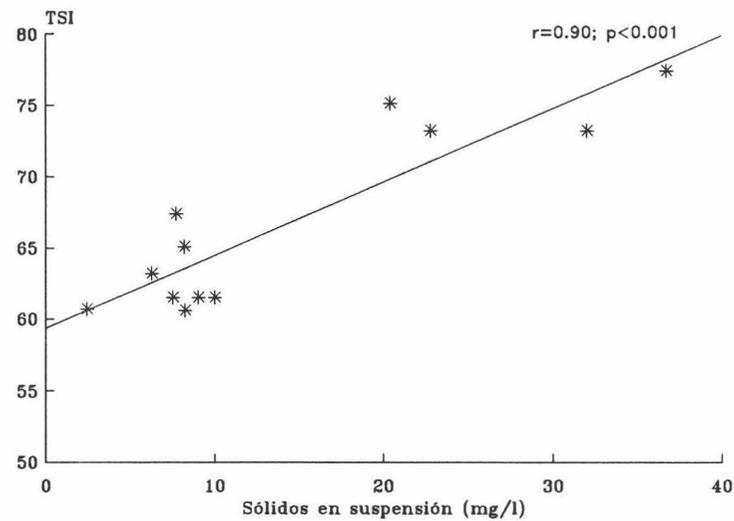


Fig. 12. Relación entre el índice de estado trófico (TSI) y los sólidos en suspensión en cada uno de los embalses estudiados.  $r$  = coeficiente de correlación; ns = no significativo.

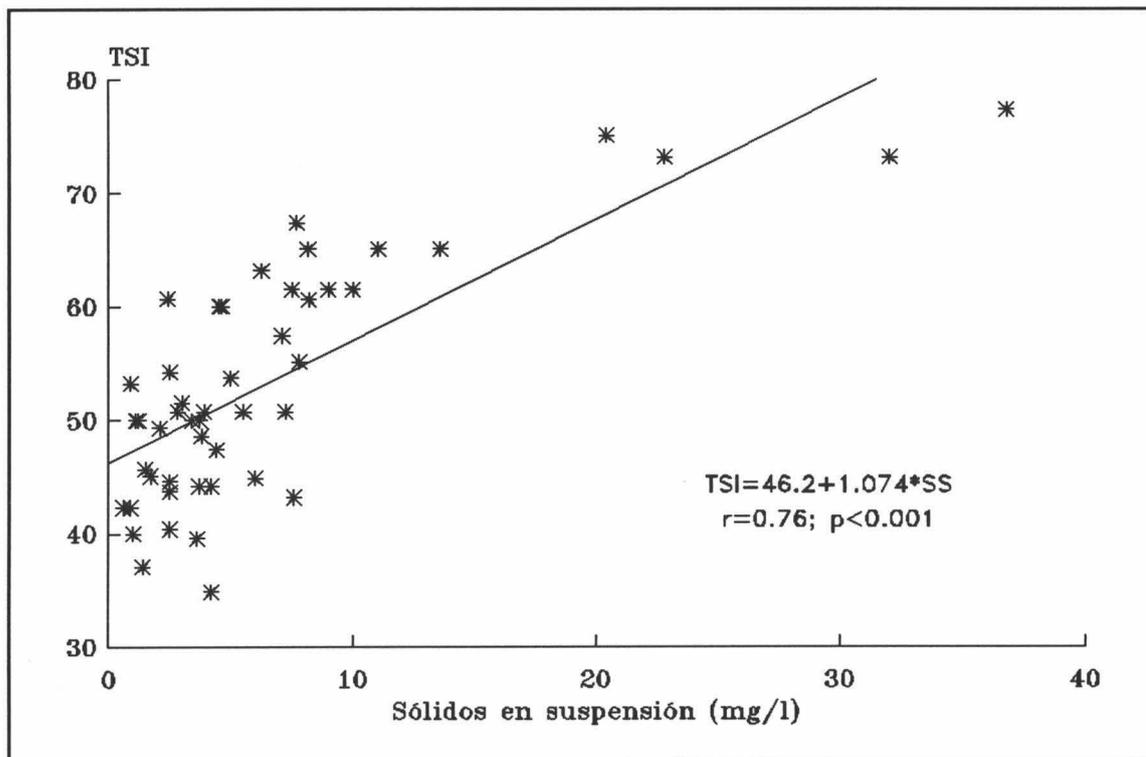


Fig. 13. Relación global entre los sólidos en suspensión y el TSI de los cuatro embalses.

mientras que por encima del mismo aumentaría el TSI.

Así pues, los sólidos inorgánicos en suspensión no parecen afectar a las medidas de transparencia del agua en Quentar y en Bermejales, ya que presentan niveles de los mismos por debajo de 8 mg/l. Por el contrario, en Cubillas, la mayor parte del año se registran valores superiores a este umbral.

Por otra parte, los nutrientes presentes en el medio tienen gran importancia sobre la comunidad fitoplanctónica y, por esta razón, su análisis puede ayudar a una mejor comprensión de la evolución del fitoplancton. Dado que los nitratos y fosfatos son las formas más comunes en la que las algas asimilan el nitrógeno y el fósforo (Halmann & Elgavish 1975), han sido las formas analizadas en el presente estudio.

La distribución temporal de los nitratos se refleja en la

figura 14, destacando los altos valores de Cubillas en invierno (1.04 mgN/l) que coinciden con los valores más altos de clorofila. Canales es el que presenta valores más bajos, sin que llegue a superar los 0.6 mgN/l.

La evolución de los nitratos en Quentar y Bermejales sigue un patron similar, con una acusada disminución desde la primavera hasta el verano y un incremento de la concentración a partir del otoño (Fig. 14).

En relación a los fosfatos, a partir de la primavera, con el avance de la estratificación, la concentración de fosfatos decrece hasta valores no detectables durante el verano en Quentar y Bermejales (Fig. 15), como consecuencia del consumo de fosfato por el fitoplancton y de su

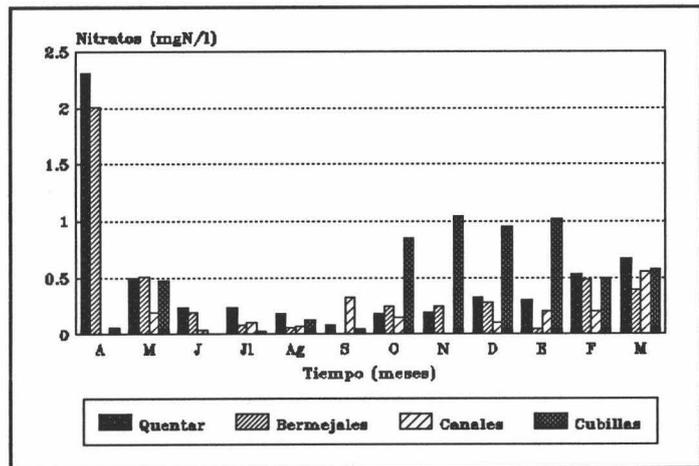


Fig. 14. Evolución de los nitratos en los cuatro embalses.

incorporación al sedimento, sin que en Cubillas se observen máximos de concentración en los momentos de estratificación térmica. Cuando se inicia la circulación otoñal se recuperan las concentraciones de fosfatos anteriores a la estratificación debido fundamentalmente a la redisolución del fósforo sedimentado, destacando los altos valores de Canales durante el otoño ( $>1 \mu\text{g-atP/l}$ ) (Fig. 15).

Hemos comentado que los nutrientes anteriores influyen en la dinámica del fitoplancton, y la medida de la fracción de clorofila menor de  $40 \mu\text{m}$  puede proporcionar una estima de la biomasa algal disponible para los organismos del zooplancton.

Los mayores niveles de clorofila-a se detectaron en Cubillas, donde oscilaron entre  $11.2$  y  $95.8 \mu\text{g/l}$ , registrandose

los mayores valores durante el invierno. En Canales y Bermejales los valores máximos fueron 18.4 y 7.6  $\mu\text{g/l}$  respectivamente, siendo el valor mínimo 2.2  $\mu\text{g/l}$  en ambos casos. Por último, en Quentar los valores fueron muy bajos, oscilando entre 0.6 y 2.5  $\mu\text{g/l}$ .

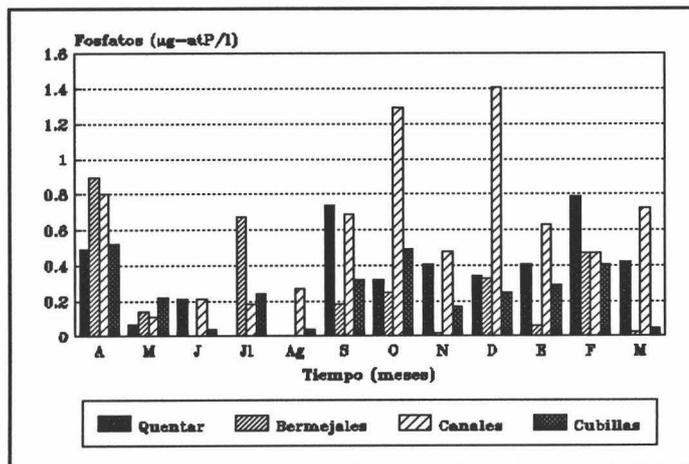


Fig. 15. Concentraciones de fosfatos en los cuatro embalses durante el ciclo anual.

La evolución anual de la clorofila-a se comentará más adelante (págs. 63-83).

### 3.1.1.2-Especies zooplanctónicas. Dinámica poblacional

A continuación expondremos, de una forma abreviada, la composición específica de las comunidades zooplanctónicas y los rasgos principales de su dinámica poblacional en los cuatro embalses considerados. Los valores de densidad especificados se refieren a la media integrada de la columna de agua (Material y Métodos, pág. 40).

La Tabla 3 refleja las especies presentes en los cuatro embalses que aparecieron con densidades superiores a 0.2 ind/l. A densidades inferiores aparecieron esporádicamente entre los rotíferos *Keratella cochlearis*, *Trichotria tetractis*, *Lecane luna* y *Lecane lunaris* en Quentar, *Lecane lunaris* y *Notholca sp.* en Bermejales, y *Lecane lunaris* y *Lecane flexilis* en Canales, y entre los cladóceros miembros de la familia *Chydoridae* en todos los embalses.

Tabla 3. Especies presentes en los cuatro embalses estudiados que llegaron a alcanzar densidades de 100 ind/m<sup>3</sup>.

	<u>QUENTAR</u>	<u>BERMEJALES</u>	<u>CANALES</u>	<u>CUBILLAS</u>
<b>ROTIFEROS</b>				
<i>Keratella cochlearis</i>	-	+	+	+
<i>Keratella quadrata</i>	-	-	+	+
<i>Brachionus angularis</i>	-	-	-	+
<i>Brachionus calyciflorus</i>	-	-	-	+
<i>Filinia longiseta</i>	-	+	-	+
<i>Filinia terminalis</i>	+	-	-	+
<i>Filinia opoliensis</i>	-	-	-	+
<i>Trichocerca pusilla</i>	-	+	+	-
<i>Trichocerca similis</i>	+	-	-	-
<i>Hexarthra mira</i>	-	-	+	+
<i>Asplanchna girodi</i>	-	+	+	+
<i>Asplanchna priodonta</i>	+	-	+	+
<i>Ascomorpha ovalis</i>	+	+	-	-
<i>Pompholyx sulcata</i>	-	-	-	+
<i>Anuraeopsis fissa</i>	-	+	-	-
<i>Synchaeta pectinata</i>	+	+	+	+
<i>Synchaeta oblonga</i>	+	+	-	+
<i>Polyarthra</i> spp.	+	+	+	+
<b>CLADOCEROS</b>				
<i>Daphnia hyalina</i>	-	-	-	+
<i>Daphnia longispina</i>	+	+	-	-
<i>Daphnia ambigua</i>	-	-	+	-
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	-	-	+	-
<i>Ceriodaphnia reticulata</i>	-	+	+	-
<i>Ceriodaphnia laticaudata</i>	-	-	+	-
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	+	+	-	-
<i>Bosmina longirostris</i>	+	+	+	+
<b>COPEPODOS</b>				
<i>Megacyclops viridis</i>	-	-	-	+
<i>Macrocyclus albidus</i>	-	+	-	-
<i>Acanthocyclops vernalis</i>	-	-	+	-
<i>Acanthocyclops</i> sp.	+	-	-	-
<i>Tropocyclops prasinus</i>	-	+	-	+

### 3.1.1.2.1-Embalse de Quentar

Las especies predominantes en este embalse fueron *Trichocerca similis*, *Asplanchna priodonta*, *Synchaeta pectinata* y *Polyarthra* sp. entre los rotíferos, y *Daphnia longispina* y *Ceriodaphnia pulchella* entre los cladóceros (Figs. 16a y 16b).

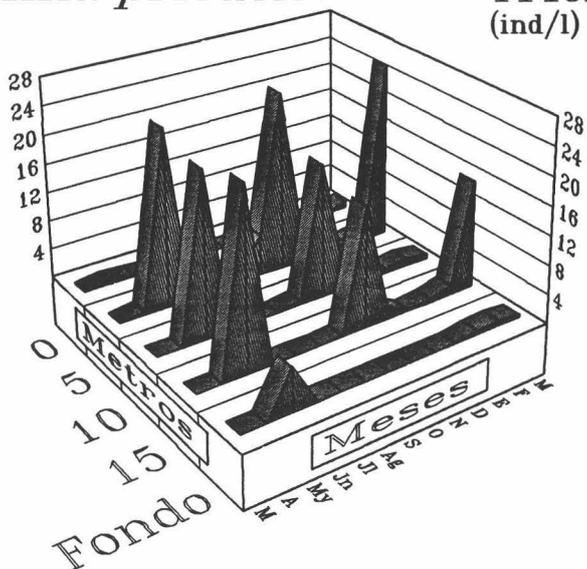
En este embalse se observaron dos periodos claramente diferenciados. Así, durante la primavera y el verano los cladóceros fueron prácticamente el único grupo del zooplancton presente, mientras que a partir del otoño los rotíferos adquieren mayor relevancia (Fig. 17).

Durante el primer periodo, la población de cladóceros estuvo representada casi exclusivamente por *Daphnia longispina* (3 ind/l), detectandose los valores más elevados de transparencia del agua (>5 metros) y los niveles más bajos de biomasa algal (<40  $\mu\text{m}$ ) (Fig. 17), a pesar de los elevados valores de nutrientes, fundamentalmente de nitratos (Fig. 14), que sugieren que las algas no están limitadas por los mismos. La única población de rotíferos que adquiere relevancia en esta época es la de *Asplanchna priodonta* (Fig. 16a) con densidades superiores a 10 ind/l y a quien corresponde el máximo de rotíferos del mes de Mayo (Fig. 17).

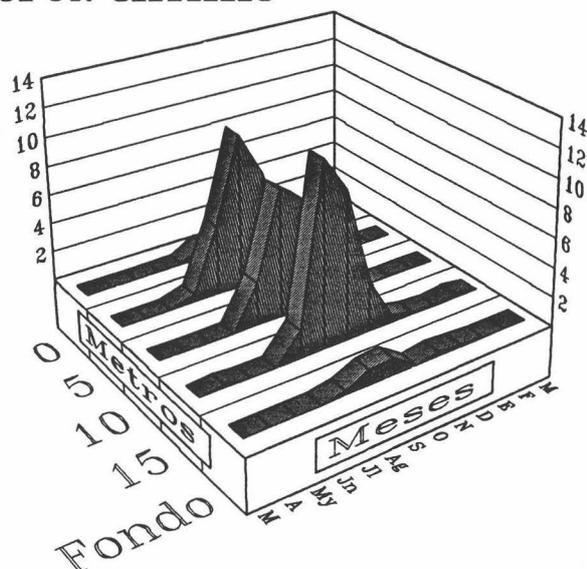
En verano aparecen otras poblaciones de rotíferos, fundamentalmente *Trichocerca similis* (5.9 ind/l) y *Ascomorpha ovalis* (1.7 ind/l), que prácticamente quedan circunscritas a esta época (Fig. 16a).

Al principio del otoño, se observa una sustitución de *Daphnia longispina* por *Ceriodaphnia pulchella* que será el cladócero dominante durante el otoño e invierno (Fig. 18). Este cambio en la comunidad de cladóceros es acompañado por un incremento en la biomasa de rotíferos, representada esencialmente por *Asplanchna priodonta* (11.5 ind/l) y *Polyarthra* sp. (93 ind/l) durante el otoño y por *Synchaeta pectinata* durante el invierno

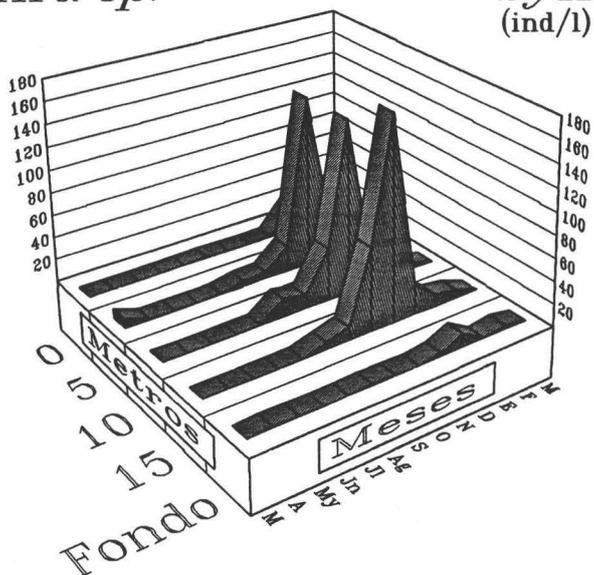
*Asplanchna priodonta*  
(ind/l)



*Trichocerca similis*  
(ind/l)



*Polyarthra* sp.  
(ind/l)



*Synchaeta pectinata*  
(ind/l)

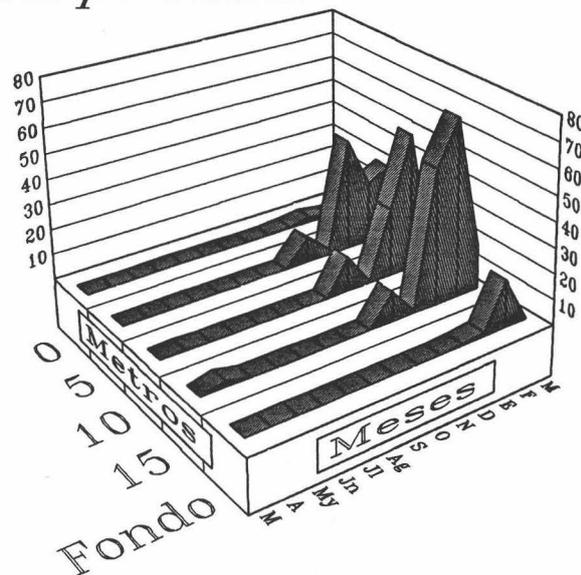
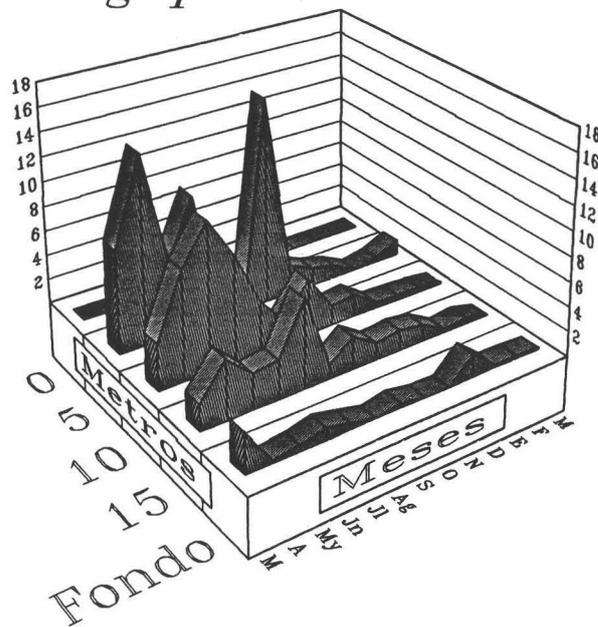


Fig. 16a. Rotíferos más representativos del embalse de Quentar. Distribución espacio-temporal durante el ciclo anual (1988-1989).

*Daphnia longispina*  
(ind/l)



*Ceriodaphnia pulchella*  
(ind/l)

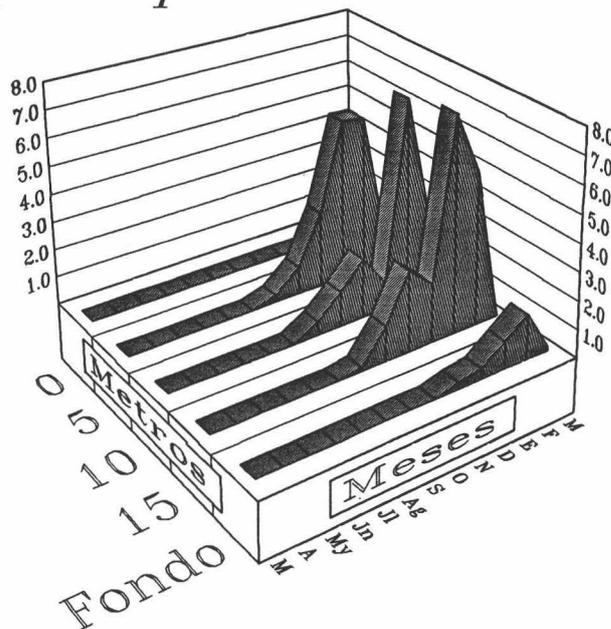
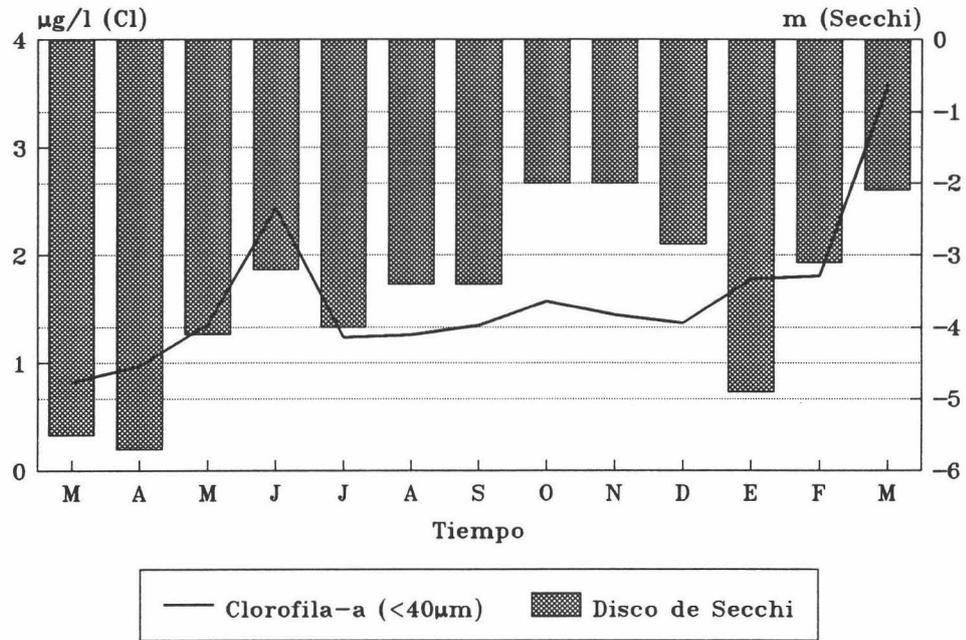


Fig. 16b. Crustáceos más representativos del embalse de Quentar. Distribución espacio-temporal durante el ciclo anual (1988-1989).



### Quentar

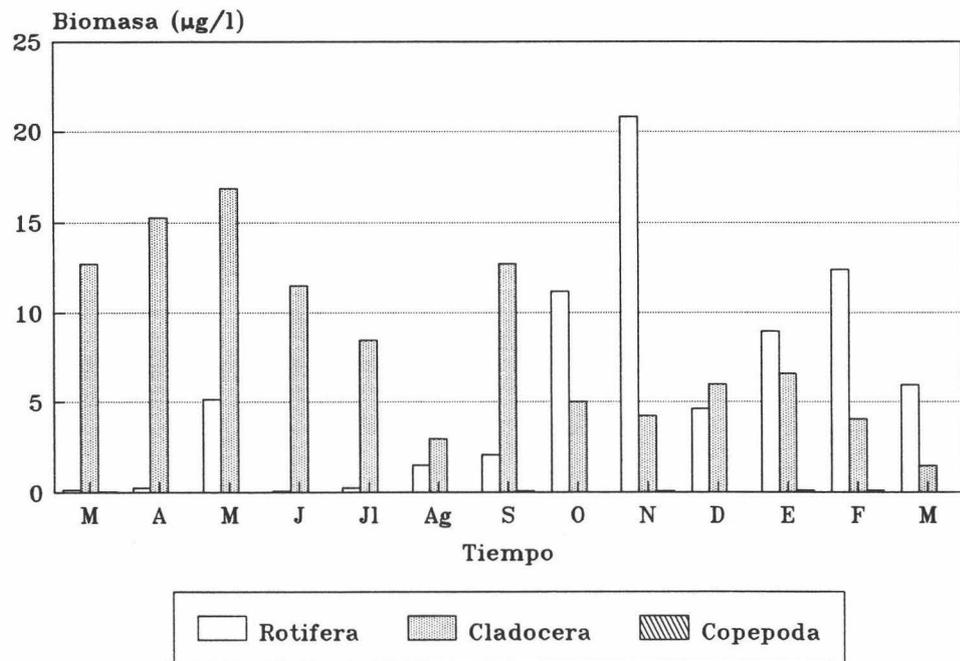


Fig. 17. Evolución de la transparencia, biomasa fitoplanctónica y los grupos zooplanctónicos en el embalse de Quentar durante el ciclo anual (1988-1989).

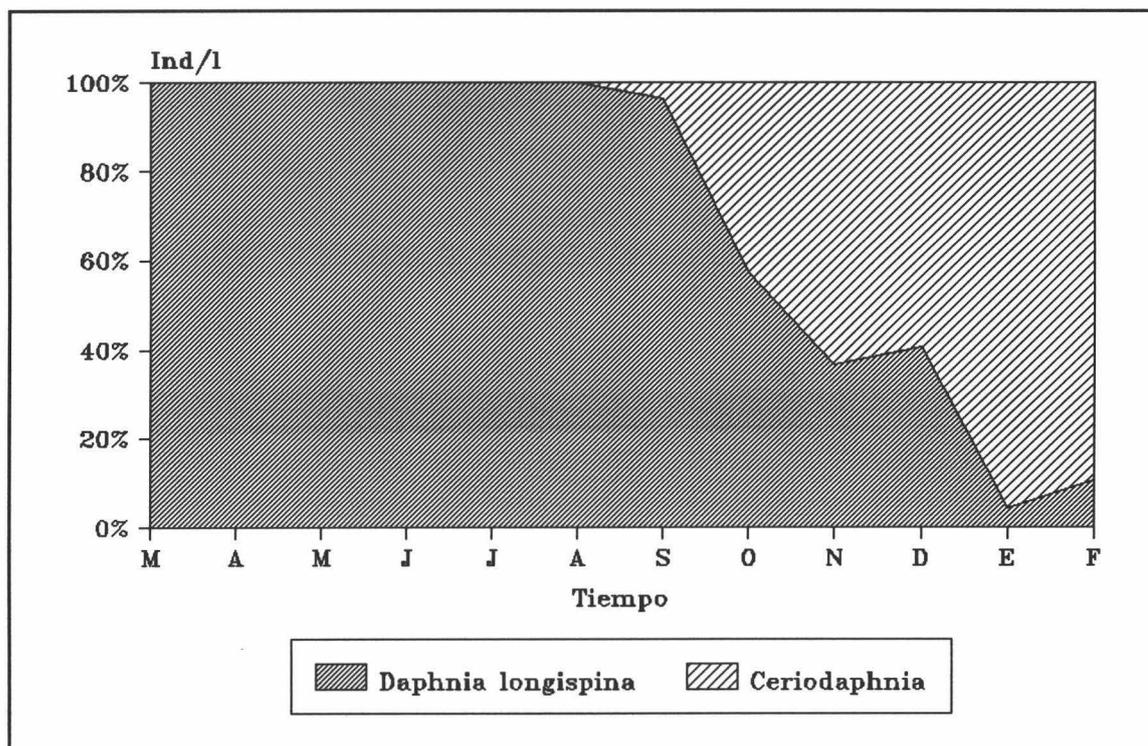


Fig. 18. Sucesión de *Daphnia* por *Ceriodaphnia* en el embalse de Quentar.

(41.5 ind/l) (Fig. 16a). El máximo de *Ceriodaphnia* en Enero (4.8 ind/l) coincide con un segundo aclaramiento del agua, pero no con una disminución en la biomasa algal (Fig. 17).

Un aspecto que llama la atención es la gran escasez de poblaciones de copéodos, representados únicamente por *Acanthocyclops* sp. y que apenas superan densidades de 0.2 ind/l.

En resumen, en este embalse destaca la importancia de las poblaciones zooplanctónicas de mayor tamaño, especialmente la de *Daphnia longispina* y la relación que esta última parece tener con el aclaramiento del agua y los bajos niveles de biomasa algal.

### 3.1.1.2.2-Embalse de Bermejales

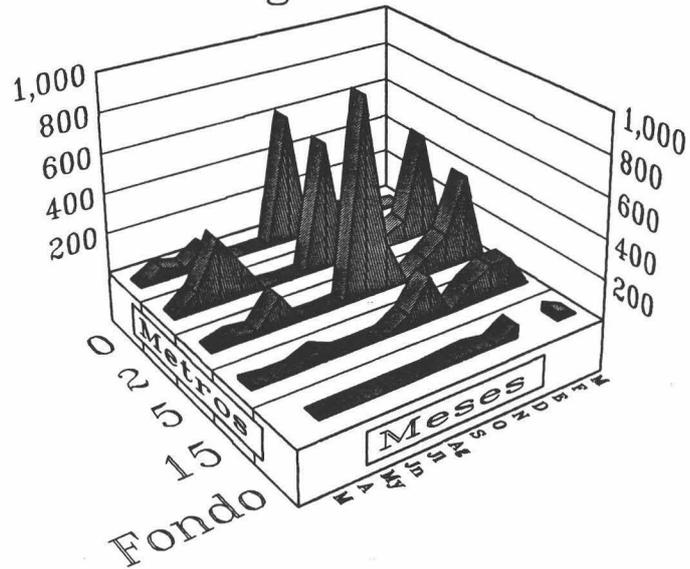
Las especies predominantes fueron *Keratella cochlearis*, *Anuraeopsis fissa* y *Synchaeta oblonga* entre los rotíferos, *Daphnia longispina*, *Ceriodaphnia pulchella* y *Bosmina longirostris* entre los cladóceros, y *Tropocyclops prasinus* entre los copépodos (Figs. 19a y 19b).

Al principio de la primavera a pesar de los elevados valores de nutrientes (nitratos y fosfatos) detectados (Figs. 14 y 15), los niveles de clorofila-a no aumentan de forma notoria, probablemente debido al control que sobre el fitoplancton ejerza *Daphnia*, que en estos momentos es cuando alcanza mayor relevancia en la comunidad (Fig. 20). El dominio de los cladóceros en la comunidad zooplanctónica durante la primavera va acompañado de un cierto aclaramiento del agua (Fig. 21). El único rotífero con una cierta abundancia en este periodo es *S. oblonga* (Fig. 19a).

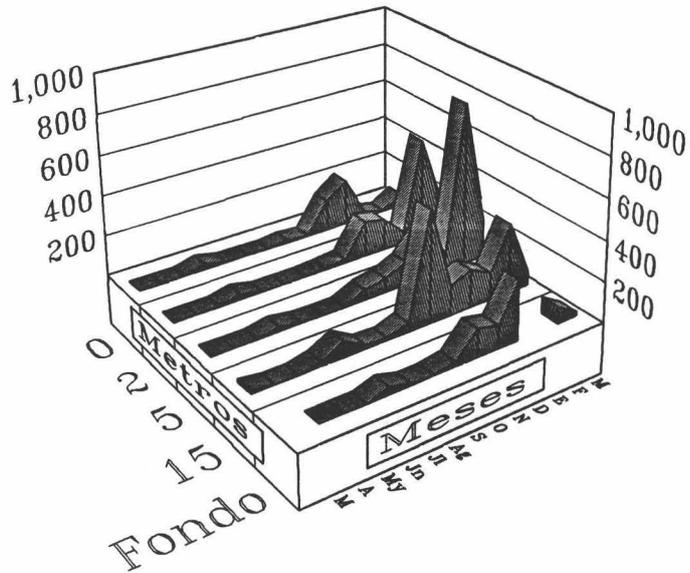
En verano, los cladóceros pierden importancia en la comunidad llegando prácticamente a desaparecer, incrementándose la población del copépodo *Tropocyclops prasinus* (Fig. 19b) y las poblaciones de rotíferos (*Ascomorpha ovalis*, *Trichocerca pusilla* y *Filinia terminalis*).

Posteriormente, en otoño, se observa un fuerte descenso de los copépodos, coincidiendo con un drástica reducción en el tiempo de residencia del agua del embalse, que de ser en verano superior a 30 meses pasa a ser inferior a 6 meses (Fig. 3), lo cual afectaría a los copépodos dado que requieren una mayor estabilidad del medio para desarrollar sus ciclos biológicos más lentos. Asimismo, en otoño, el aumento considerable de la comunidad de cladóceros, esencialmente *Ceriodaphnia pulchella* (100 ind/l), va acompañado de un aumento de la transparencia del agua y una reducción del alimento algal (Fig. 21).

*Synchaeta oblonga*  
(ind/l)



*Keratella cochlearis*  
(ind/l)



*Anuraeopsis fissa*  
(ind/l)

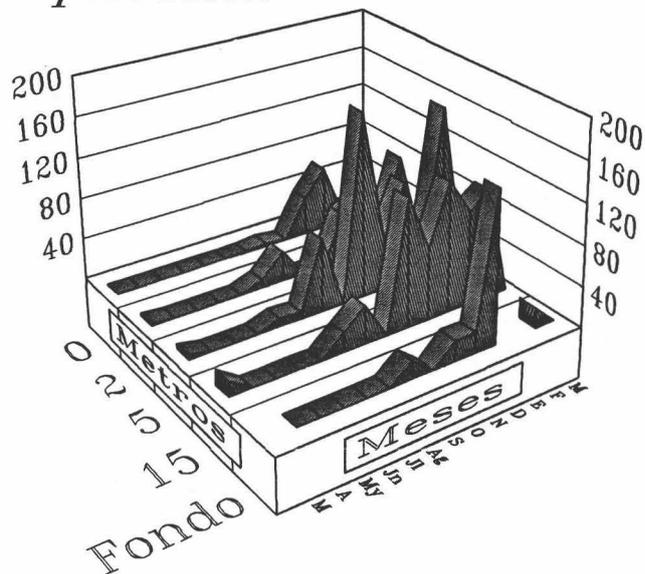
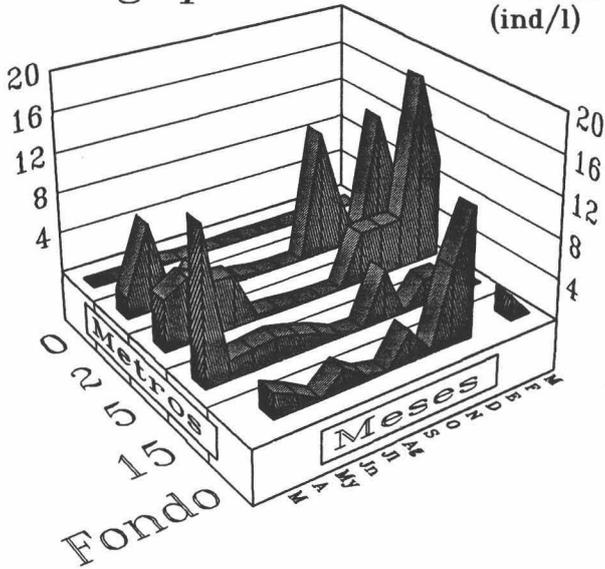
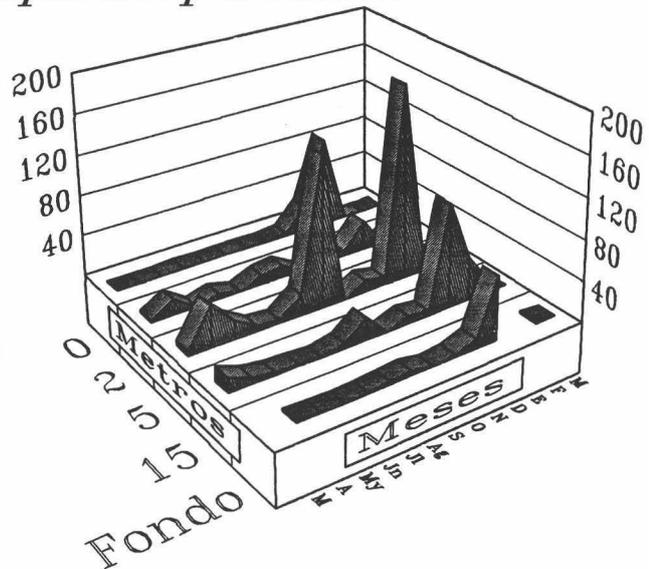


Fig. 19a. Rotíferos más representativos del embalse de Bermejales. Distribución espacio-temporal durante el ciclo anual (1988-1989).

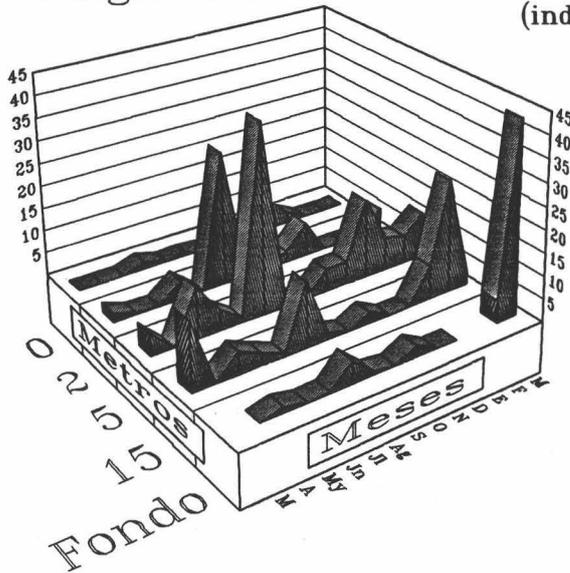
*Daphnia longispina*  
(ind/l)



*Ceriodaphnia pulchella*  
(ind/l)



*Bosmina longirostris*  
(ind/l)



*Tropocyclops prasinus*  
(ind/l)

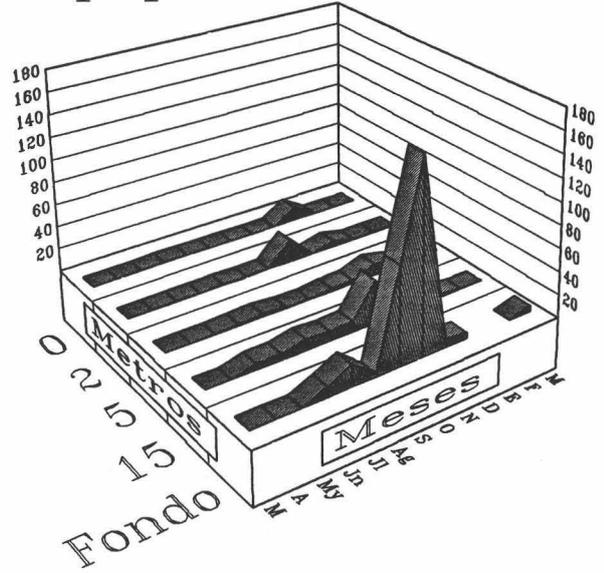


Fig. 19b. Crustáceos más representativos del embalse de Bermejales. Distribución espacio-temporal durante el ciclo anual (1988-1989).

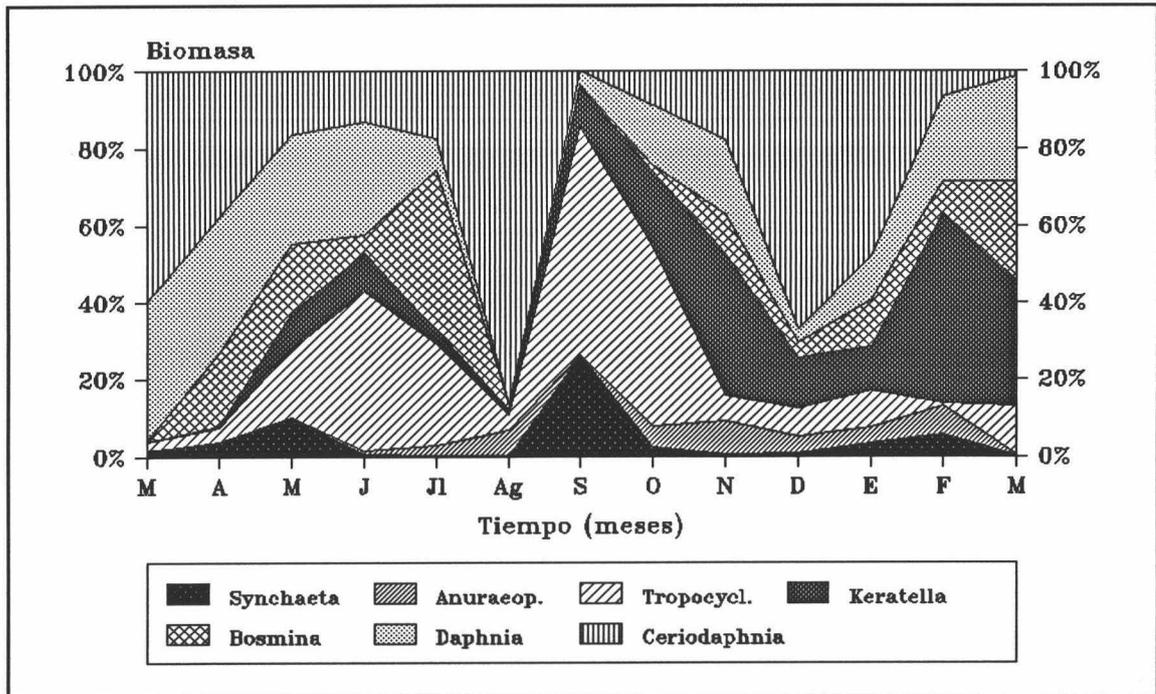
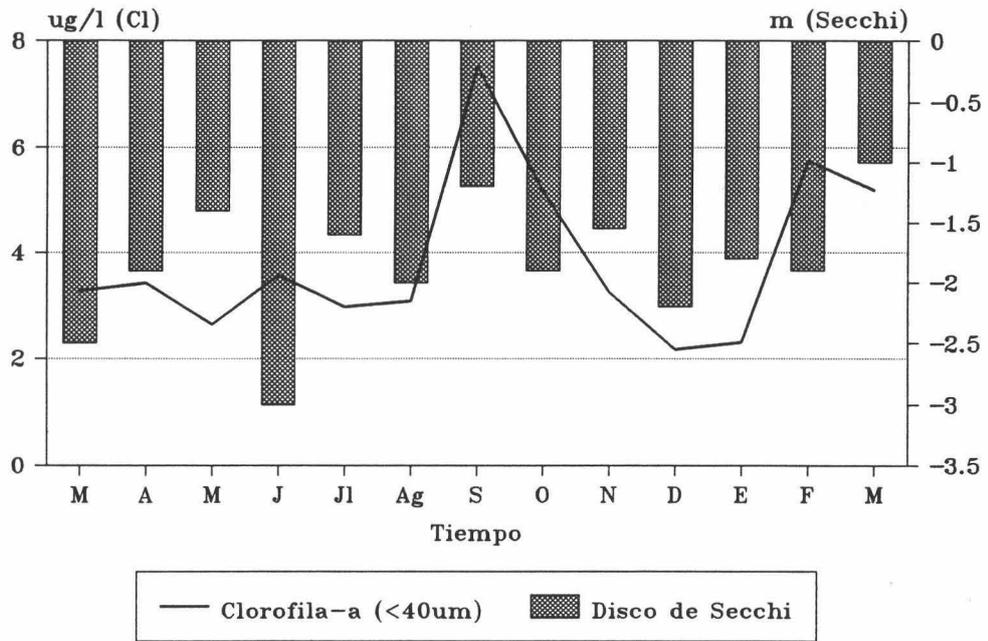


Fig. 20. Porcentajes de aparición de las especies zooplanctónicas a lo largo del ciclo anual en el embalse de Bermejales.

Finalmente durante el invierno, los rotíferos, principalmente *Keratella cochlearis* (403 ind/l), *Anuraeopsis fissa* (103 ind/l) y *Synchaeta oblonga* (236 ind/l), dominan en la comunidad (Fig. 21).

En resumen, la dinámica en este embalse es menos homogénea que en Quentar, sin que los cladóceros predominen durante la mayor parte del año, aunque son especialmente importantes durante la primavera y finales del otoño reduciendo la biomasa algal.



## Bermejales

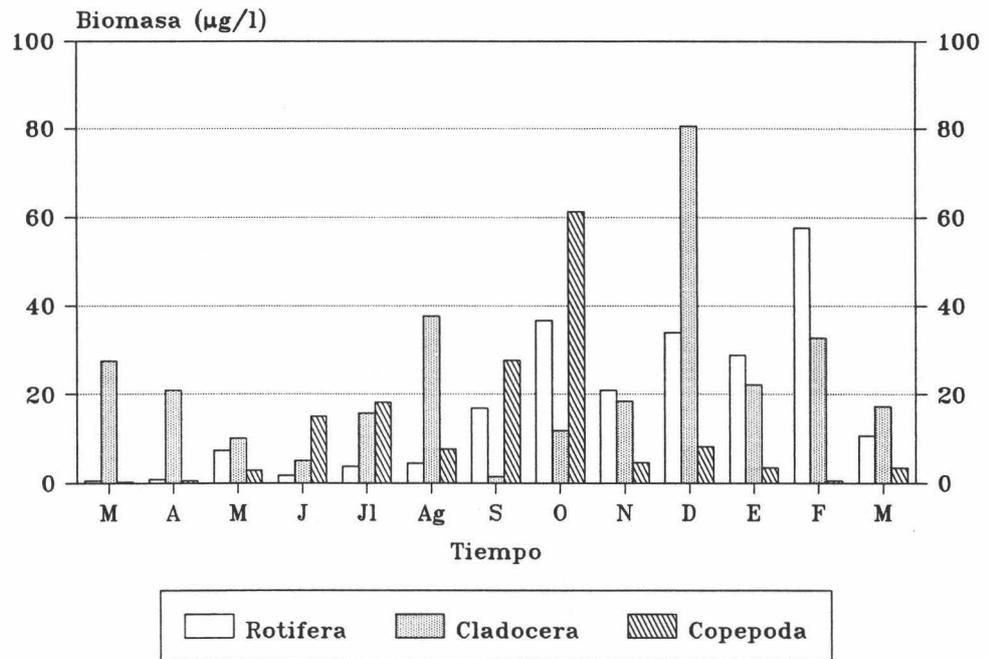


Fig. 21. Evolución de la transparencia, biomasa fitoplanctónica y los grupos zooplanctónicos en el embalse de Bermejales durante el ciclo anual (1988-1989).

### 3.1.1.2.3-Embalse de Canales

Las principales especies en este embalse fueron *Polyarthra* sp., *Asplanchna priodonta* y *Keratella quadrata* entre los rotíferos, *Daphnia ambigua*, *Bosmina longirostris* y *Ceriodaphnia* spp. entre los cladóceros, y *Acanthocyclops vernalis setiger* entre los copépodos (Figs. 22a y 22b).

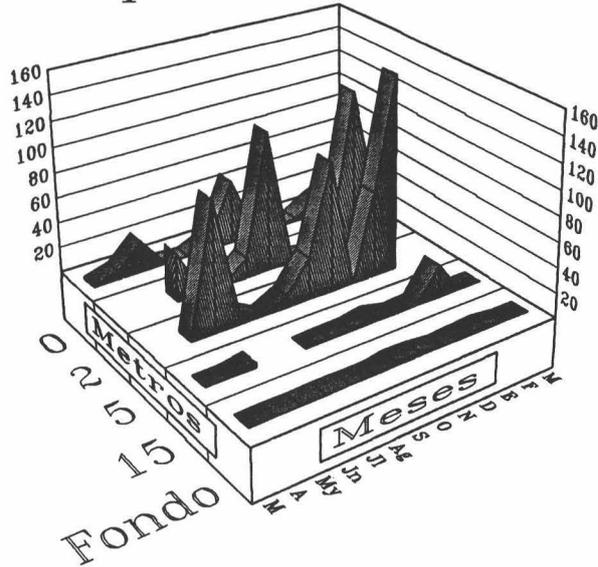
Presenta tres periodos claramente diferenciados, el primero durante la primavera con un predominio de los cladóceros, el segundo durante el verano y otoño con fluctuaciones poblacionales sin llegar a alcanzarse elevadas densidades, y el tercero durante el invierno con un fuerte dominio de los rotíferos (Fig. 23).

Al final del invierno existe una elevada biomasa de algas menores de 40  $\mu\text{m}$  (estimada como clorofila-a) que va seguida, en primavera, de un incremento del zooplancton de mayor tamaño (cladóceros) produciéndose una drástica reducción de dicha biomasa algal y un pequeño incremento de la transparencia del agua (Fig. 23). En este momento, *Daphnia ambigua* y *Bosmina longirostris* (Fig. 22b) dominan la comunidad, sin que apenas aparezcan rotíferos.

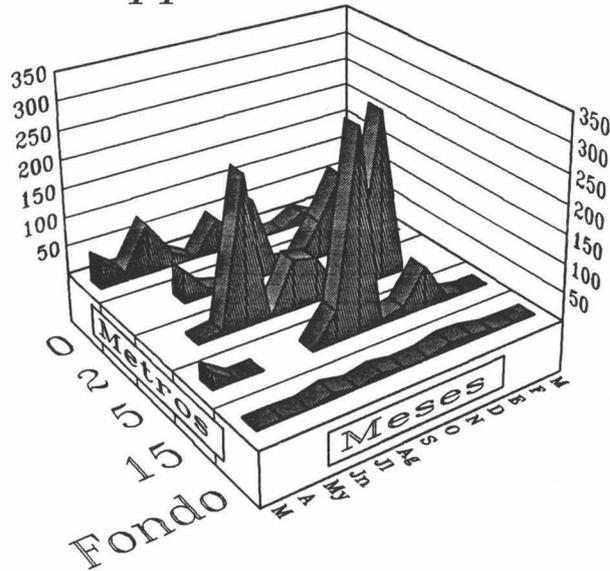
Posteriormente, esta falta de alimento se traduce en un brusco descenso de la comunidad de cladóceros, seguido de un incremento de la biomasa algal (Fig. 23). Al final de la primavera y durante el verano los rotíferos, de manera especial *Asplanchna priodonta* y *Polyarthra* sp. (Fig. 22a), adquieren mayor relevancia. Asimismo, en verano, el copépodo *Acanthocyclops vernalis* alcanza su máxima densidad (33 ind/l).

En invierno desaparecen los copépodos y los rotíferos alcanzan elevadas densidades, especialmente debidas a *Keratella quadrata* (Fig. 22a). Este fuerte incremento de los rotíferos va

*Asplanchna priodonta*  
(ind/l)



*Polyarthra* spp.  
(ind/l)



*Keratella quadrata*  
(ind/l)

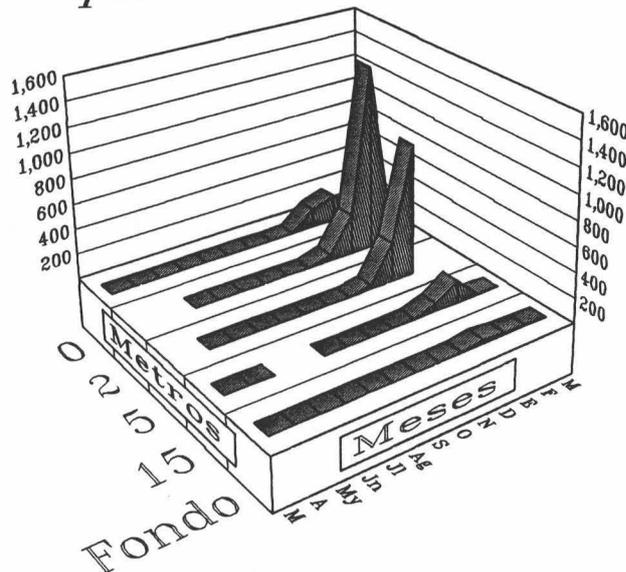
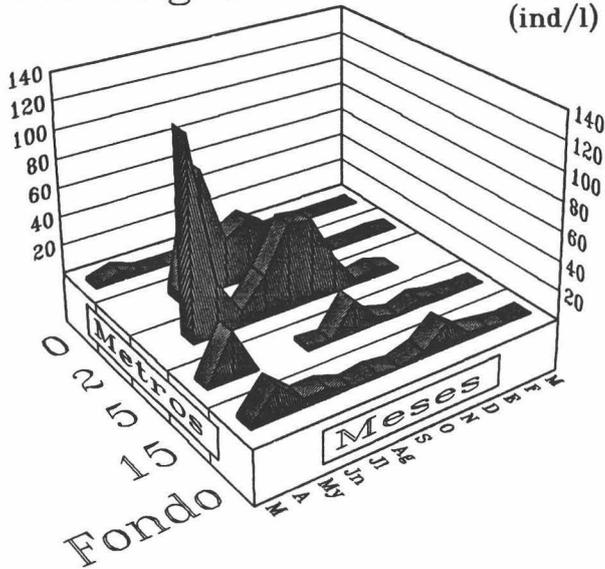
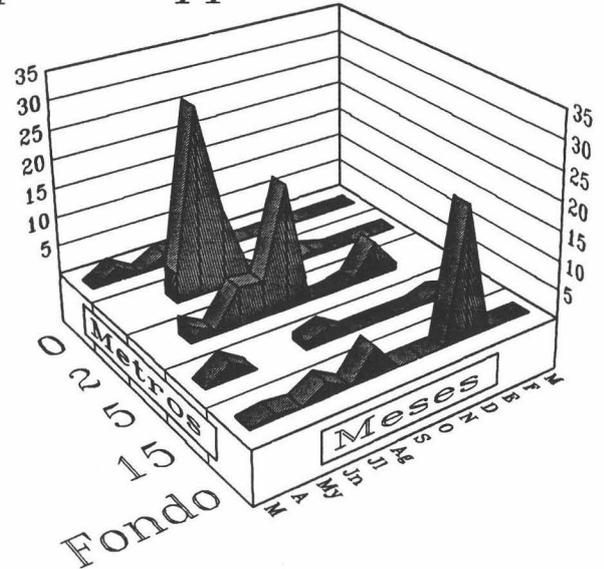


Fig. 22a. Rotíferos más representativos del embalse de Canales. Distribución espacio-temporal durante el ciclo anual (1988-1989).

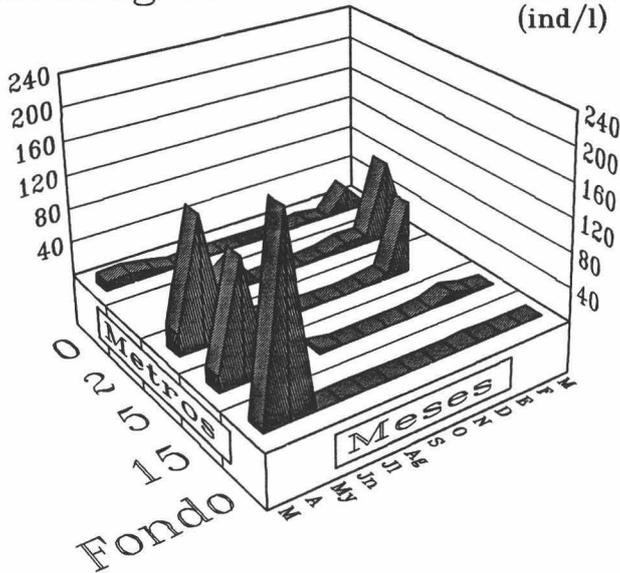
*Daphnia ambigua*  
(ind/l)



*Ceriodaphnia spp.*  
(ind/l)



*Bosmina longirostris*  
(ind/l)



*Acanthocyclops vernalis*  
(ind/l)

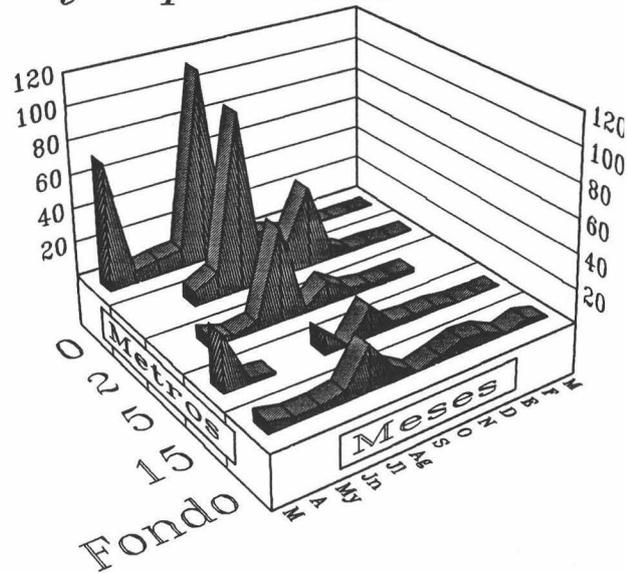
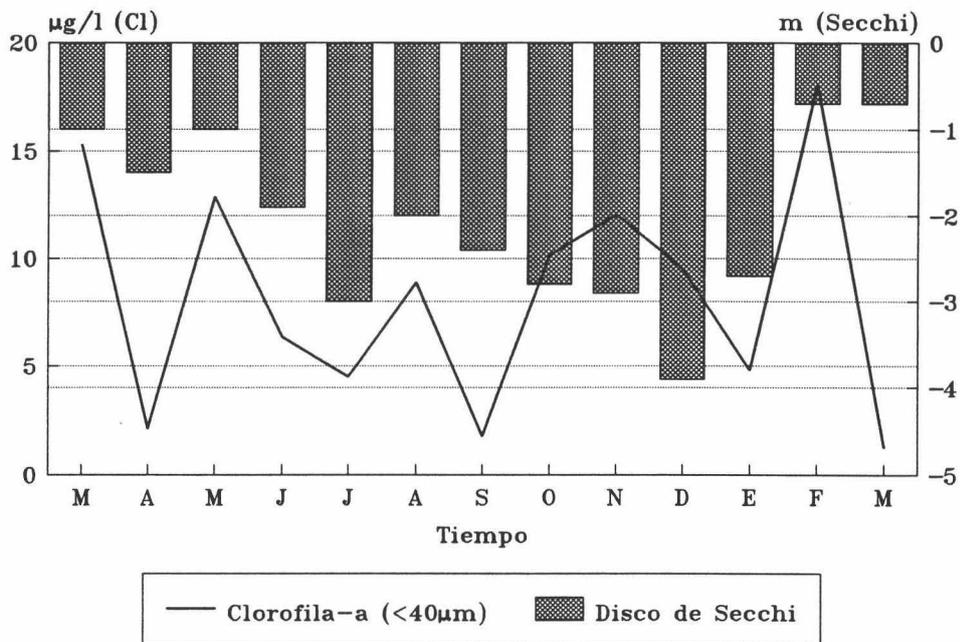


Fig. 22b. Crustáceos más representativos del embalse de Canales. Distribución espacio-temporal durante el ciclo de estudio (1988-1989).



### Canales

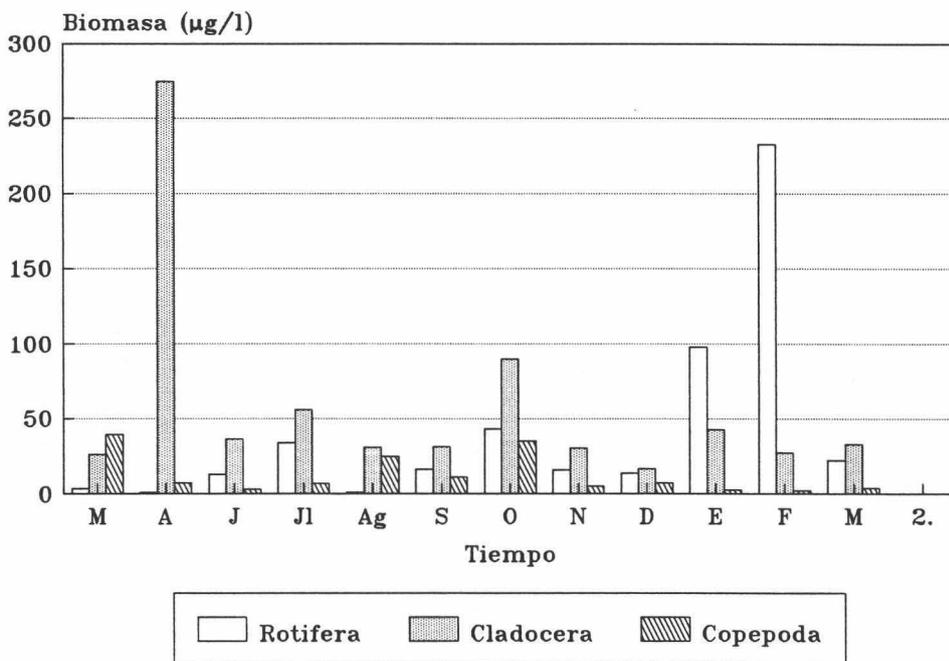


Fig. 23. Evolución de la transparencia, biomasa fitoplanctónica y los grupos zooplanctónicos en el embalse de Canales durante el ciclo anual (1988-1989).

acompañado por un aclaramiento del agua y una reducción de la biomasa algal (Fig. 23), mientras que los niveles de fosfatos en este periodo son los más elevados llegando a superar  $1 \mu\text{g-atP/l}$  (Fig. 15).

Un aspecto especialmente llamativo en este embalse, es la sucesión temporal entre especies congénéricas del cladócero *Ceriodaphnia*: *C. dubia* que se desarrolla durante la primavera es sustituida por *C. reticulata* en verano y ésta, a su vez, por *C. laticaudata* durante el invierno (Fig. 24). Esta última especie se localizó fundamentalmente en el fondo, y los individuos aparecieron fuertemente pigmentados de rojo, sugiriendo un posible déficit de oxígeno. Sin embargo, los niveles de oxígeno en el fondo en este momento no fueron bajos ( $8.3 \text{ mg/l}$ ).

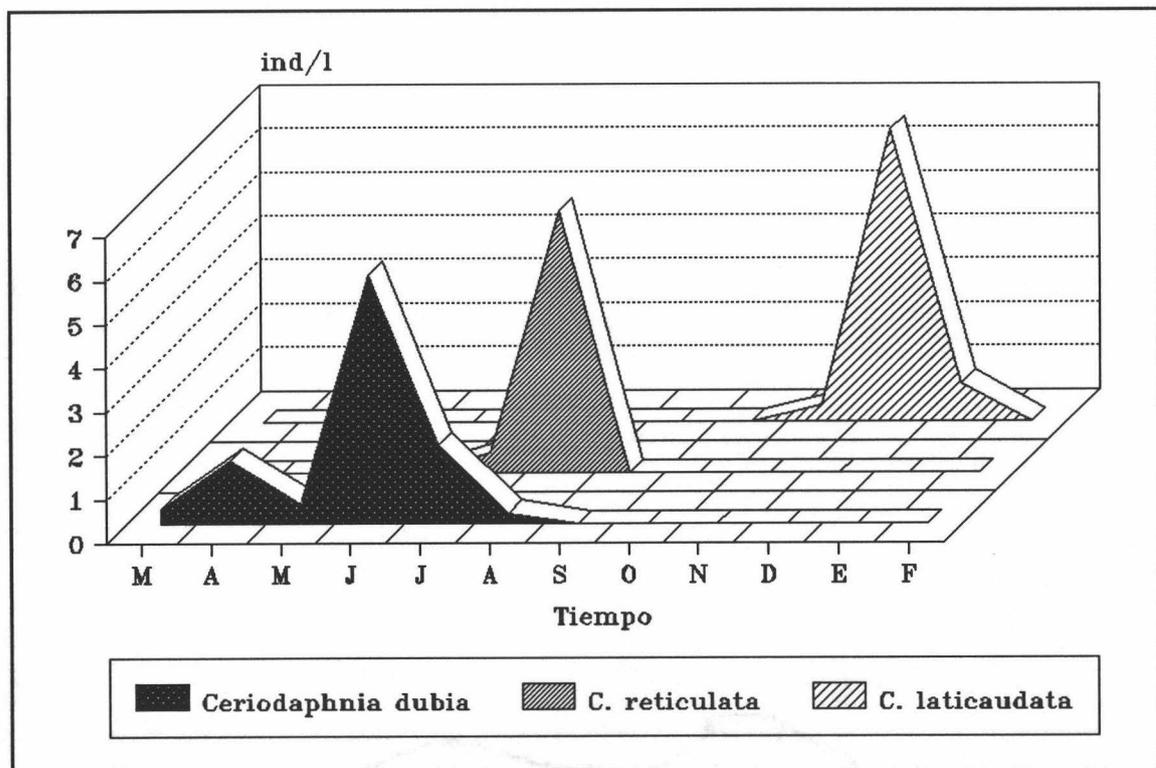


Fig. 24. Sucesión de las especies del género *Ceriodaphnia* en el embalse de Canales.

En resumen, se observaron fuertes fluctuaciones

poblacionales, que posiblemente estén relacionadas con la juventud de este embalse. Además, el zooplancton parece ejercer un cierto control sobre la biomasa algal en primavera e invierno que se traduce en ligeros incrementos de la claridad del agua.

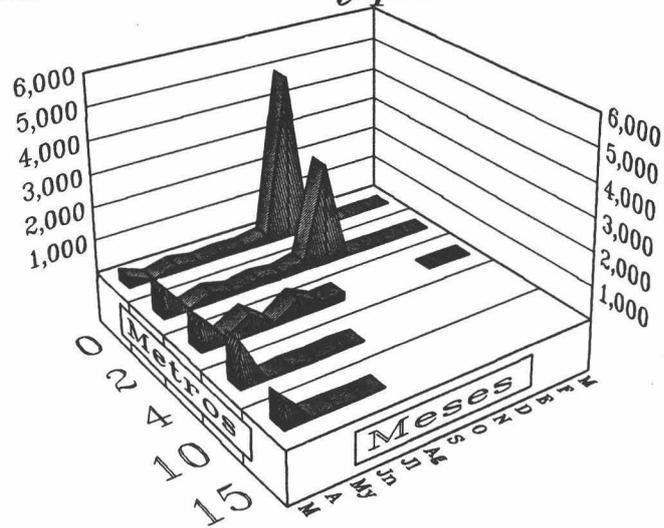
#### 3.1.1.2.4-Embalse de Cubillas

Las especies predominantes en este embalse fueron *Keratella cochlearis*, *Pompholyx sulcata*, *Brachionus calyciforus*, *Keratella quadrata*, *Polyarthra* spp. y *Filinia terminalis* entre los rotíferos, *Daphnia hyalina* y *Bosmina longirostris* entre los cladóceros, y *Megacyclops viridis viridis* y *Tropocyclops prasinus* entre los copépodos (Figs. 25a y 25b).

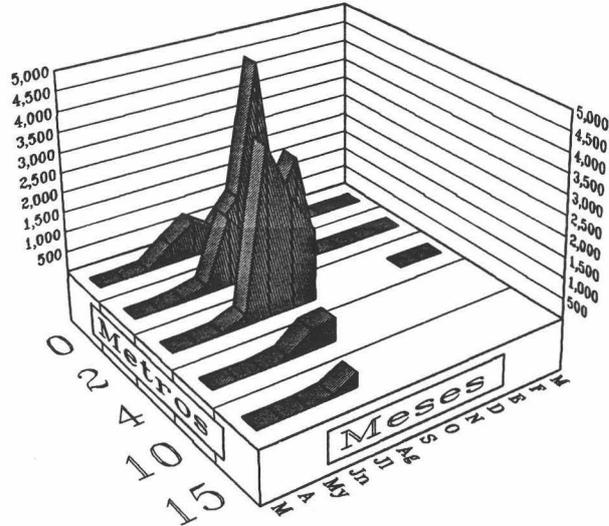
En este embalse, destaca el dominio de la comunidad de rotíferos, sin que los cladóceros lleguen a tener un fuerte papel en este ecosistema. Por otra parte, se observan valores muy bajos de transparencia del agua, y, además, no parecen estar relacionados con la biomasa de algas menores de 40  $\mu\text{m}$  (Fig. 26). Anteriormente (pág. 61) comentamos la influencia de los sólidos en suspensión sobre la claridad del agua, y que en Cubillas dichos sólidos son cuantitativamente elevados. Este hecho hace más difícil encontrar un aclaramiento del agua que pueda atribuirse a la filtración del zooplancton sobre el fitoplancton.

Respecto a la dinámica poblacional propiamente dicha, llama la atención la sucesión entre los fenotipos espinado (f. *typica*) y no espinado (f. *tecta*) de *Keratella cochlearis*. La forma *typica* domina en primavera (1057 ind/l) y otoño (3344 ind/l), mientras que la forma *tecta* lo hace en verano (1919 ind/l) aunque presenta otro máximo en otoño (2954 ind/l). Ambas formas desaparecen en invierno (Fig. 25a). A pesar de existir una cierta sucesión entre estos fenotipos, ambas formas coexisten (porcentaje de formas espinadas entre 11.7 y 99.5). La depredación sobre esta especie por parte de *Asplanchna* y *Tropocyclops* afecta a la distribución de estos morfotipos y, de hecho, pese a que tradicionalmente se

*Keratella cochlearis typica*  
(ind/l)



*Keratella cochlearis tecta*  
(ind/l)



*Keratella quadrata*  
(ind/l)

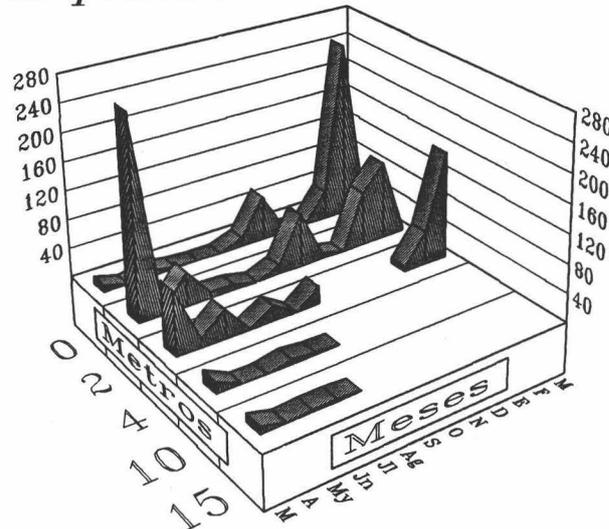
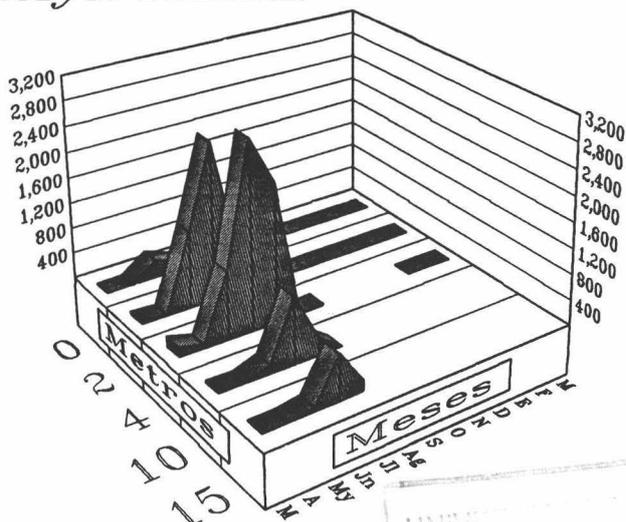
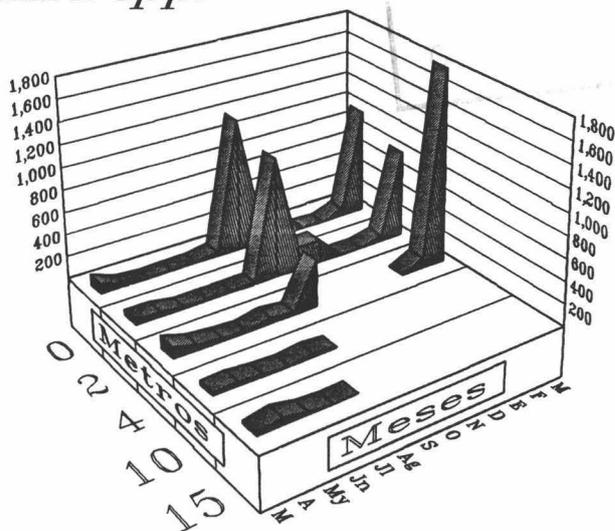


Fig. 25a. Rotíferos más representativos del embalse de Cubillas. Distribución espacio-temporal durante el ciclo anual (1988-1989)... (cont.)

*Pompholyx sulcata*  
(ind/l)



*Polyarthra* spp.  
(ind/l)



*Filinia terminalis*  
(ind/l)

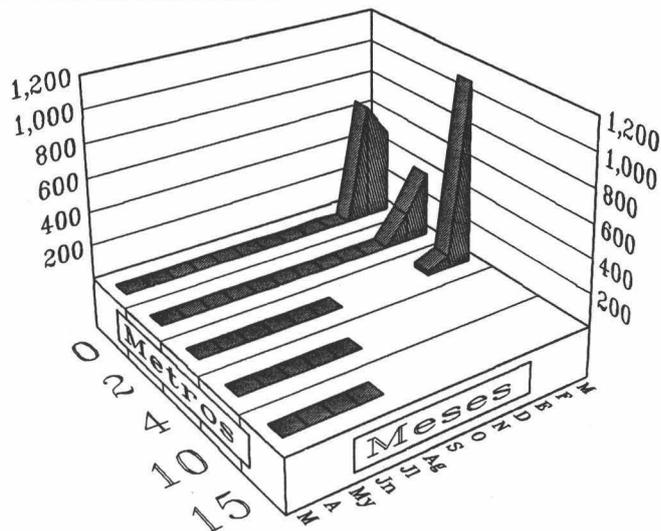
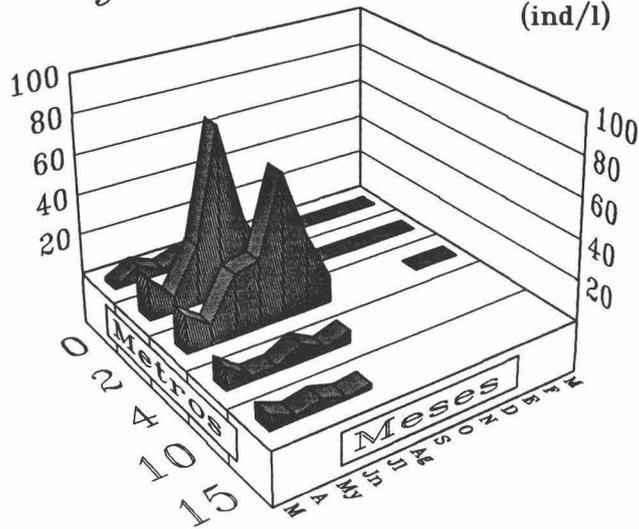
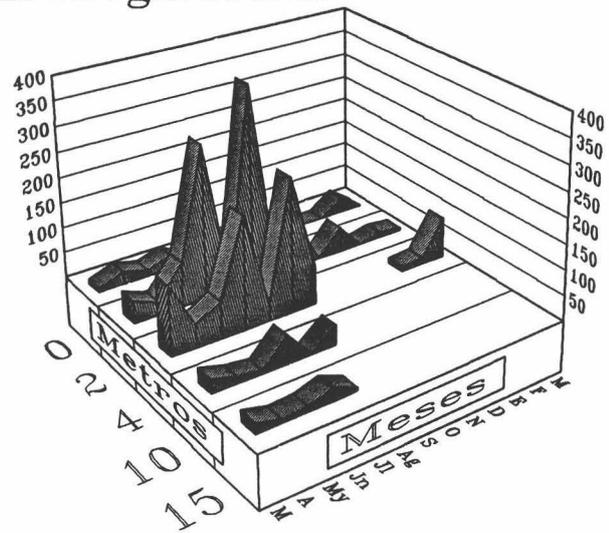


Fig. 25a (continuación). Rotíferos más representativos del embalse de Cubillas. Distribución espacio-temporal durante el ciclo anual (1988-1989).

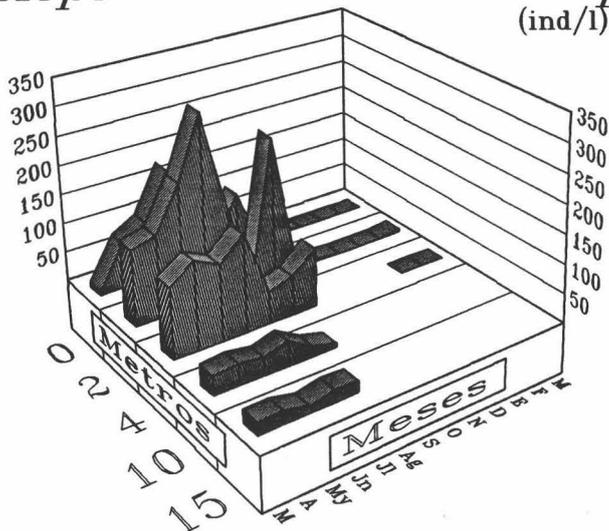
*Daphnia hyalina*  
(ind/l)



*Bosmina longirostris*  
(ind/l)



*Megacyclops viridis viridis*  
(ind/l)



*Tropocyclops prasinus*  
(ind/l)

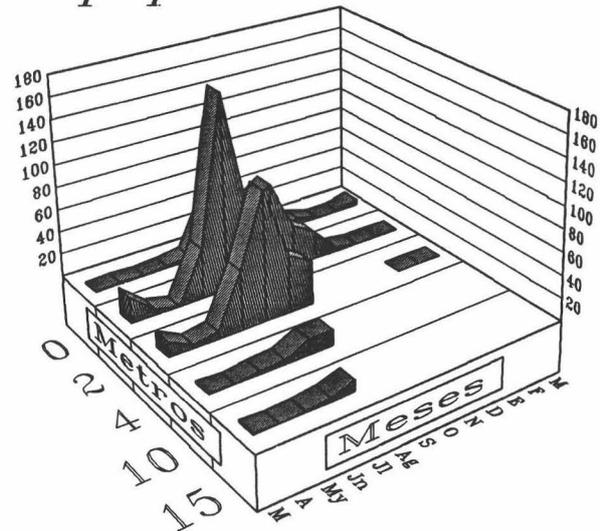
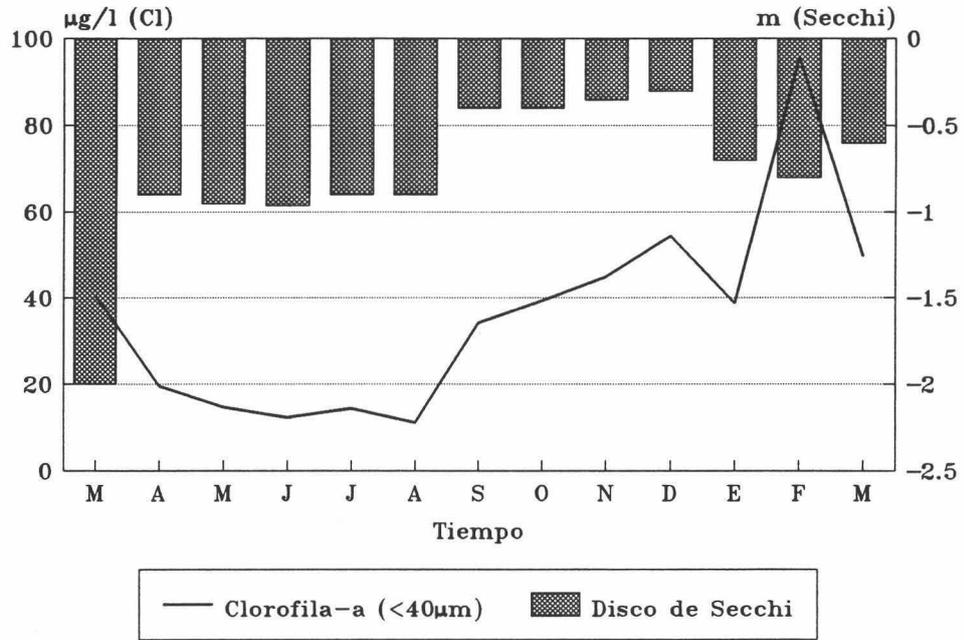


Fig. 25b. Crustáceos más representativos del embalse de Cubillas. Distribución espacio-temporal durante el ciclo anual (1988-1989).



### Cubillas

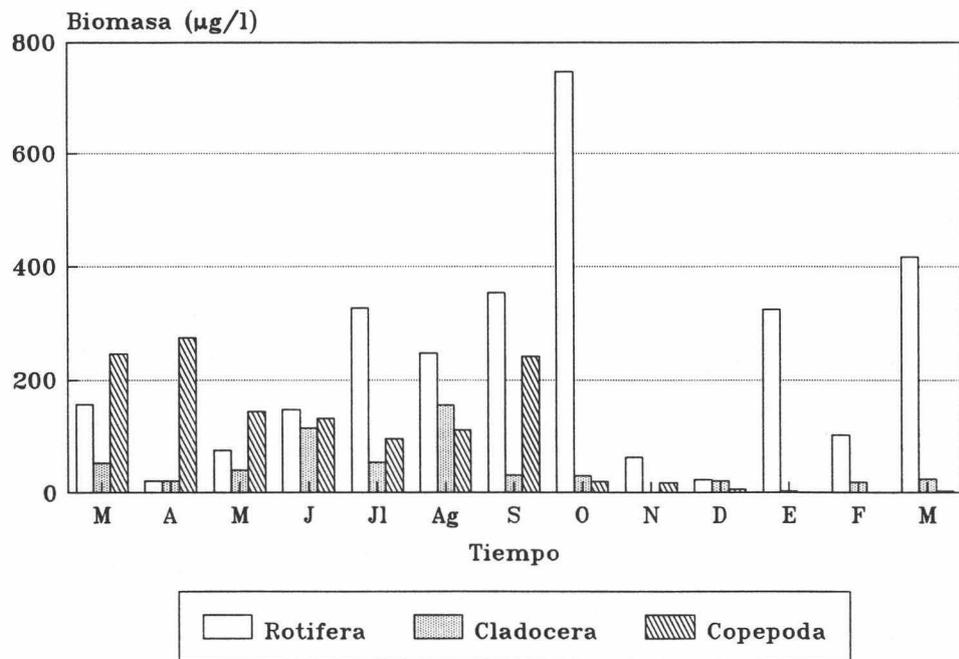


Fig. 26. Evolución de la transparencia, biomasa fitoplanctónica y los grupos zooplanctónicos en el embalse de Cubillas durante el ciclo anual (1988-1989).

ha considerado que los individuos espinados muestran una mayor protección frente a la depredación, aquellos individuos con espinas cortas ( $<15 \mu\text{m}$ ) muestran una mayor susceptibilidad a la depredación que los individuos no espinados (Conde-Porcuna et al. en prensa).

En verano, los crustáceos son especialmente importantes. Así pues, las poblaciones de *Daphnia*, *Bosmina*, *Megacyclops* y *Tropocyclops* alcanzan sus mayores abundancias (Fig. 25b). Especialmente destacan *Bosmina* y *Megacyclops* que superan los 100 ind/l. Entre los rotíferos, además de *Keratella cochlearis*, *Pompholyx sulcata* (Fig. 25a) fué el más relevante.

Por otra parte, destaca el brusco descenso de la abundancia zooplanctónica a partir de Octubre (Fig. 26) coincidiendo con los niveles de agua más bajos en el embalse (1.5 metros de profundidad máxima) y tiempos de residencia del agua muy reducidos (Fig. 3). A partir de este momento, *Daphnia*, los copépodos y la mayor parte de poblaciones de rotíferos desaparecen, de forma que sólo *Brachionus calyciflorus* alcanza densidades elevadas. Son los protozoos (ciliados) quienes adquieren relevancia en la comunidad en estas circunstancias. Durante este periodo, la concentración de clorofila aumentó considerablemente (Fig. 26), así como destacan los elevados niveles de nutrientes, especialmente de nitratos (Fig. 14). Al final del invierno, los rotíferos *Polyarthra* spp., *Keratella quadrata* y *Filinia terminalis* alcanzan sus máximas densidades (Fig. 25a).

En resumen, no se puede observar una fase de aclaramiento del agua en este embalse, el cual está dominado principalmente por el zooplancton de menor tamaño, destacando la aparición de protozoos durante la época de menores profundidades en el embalse, así como una influencia importante de los sólidos en suspensión sobre la penetración de la luz.

3.1.1.3-Caracterización trófica a partir de los parámetros físico-químicos y de la composición específica del zooplancton

El análisis físico-químico de los embalses revela el diferente estado trófico de los mismos. En este sentido, tanto el TSI, como el déficit relativo de oxígeno y la concentración de clorofila-a del fitoplancton menor de 40  $\mu\text{m}$ , establecen una gradación trófica de los embalses, de acuerdo con los criterios establecidos por la OCDE (1982), desde la oligotrofia a la hipereutrofia. En la Tabla 4 quedan reflejados estos parámetros que presentan sus valores más bajos en Quentar y los más elevados en Cubillas, pasando por Bermejales y Canales.

Además, hay que destacar el amplio y continuo rango de concentración de clorofila-a detectado para el conjunto de los embalses que oscila entre 0.8 y casi 100  $\mu\text{g/l}$ .

Tabla 4. Valores medios del TSI, déficit relativo de oxígeno (DO) y clorofila-a (CLO) en los cuatro embalses.

	TSI	DO	CLO
QUENTAR	42.5	0.93	1.7
BERMEJAL.	51.7	1.47	3.9
CANALES	51.7	2.25	8.6
CUBILLAS	65.4	5.79	32.9

Por otra parte, la composición de especies del zooplancton proporciona una valiosa información sobre el estado trófico de los embalses estudiados, ya que algunas de especies son consideradas como indicadoras de oligotrofia, mesotrofia o eutrofia (Pejler 1957, 1965, Pourriot 1965, Hutchinson 1967, Radwan 1976, Margalef et al. 1976, Armengol 1978, Stemberger 1979, Ruttner-Kolisko 1980, Braioni & Gelmini 1983, Gulati 1983, Balvay & Laurent 1989, Pejler & Berzins 1989).

En este sentido, en Cubillas aparecen un gran número de especies indicadoras de eutrofia (*Brachionus calyciflorus*, *Brachionus angularis*, *Keratella cochlearis tecta*, *Pompholyx*

*sulcata*, *Filinia longiseta*, *Synchaeta pectinata* y *Bosmina longirostris*), mientras que en Canales el número es menor (*Synchaeta pectinata*, *Trichocerca pusilla*, *Bosmina longirostris* y *Acanthocyclops vernalis setiger*). Por el contrario, especies indicadoras de oligotrofia sólo aparecen en Bermejales (*Ascomorpha ovalis*) y en Quentar (*Ascomorpha ovalis* y *Trichocerca similis*). A pesar de ello, en Quentar también se localizan dos especies consideradas como indicadoras de eutrofia, *Synchaeta pectinata* y *Bosmina longirostris*, de las que sólo la primera alcanza cierta relevancia numérica, y en Bermejales cuatro (*Synchaeta pectinata*, *Trichocerca pusilla*, *Anuraeopsis fissa* y *Bosmina longirostris*).

Según el número de especies indicadoras (Tabla 5), se establece un incremento del grado de eutrofia desde Quentar hasta Cubillas, pasando por Bermejales y Canales.

Estos datos confirman las observaciones previas de las características físico-químicas, y encuadrarían a Quentar como oligotrófico, Bermejales como mesotrófico, Canales como eutrófico y Cubillas como hipereutrófico.

Tabla 5. Número de especies indicadoras de Oligotrofia (O), Mesotrofia (M) y Eutrofia (E) en los cuatro embalses.

	O	M	E
QUENTAR	2	0	2
BERMEJAL.	1	0	4
CANALES	0	0	4
CUBILLAS	0	0	7

### 3.1.2-Biomasa zooplanctónica y disponibilidad de alimento en los cuatro embalses

El amplio rango trófico que cubren nuestros embalses, desde la oligotrofia a la hipereutrofia, representa una situación excepcional para conocer la influencia del estado trófico sobre la biomasa y estructura de tamaños de las comunidades del

zooplancton.

De esta forma, el incremento en el índice de estado trófico (TSI) se corresponde con un aumento continuo de la biomasa zooplanctónica en el conjunto de embalses (Fig. 27). Los valores más bajos de ambos parámetros se registran en Quentar, y los más elevados en Cubillas.

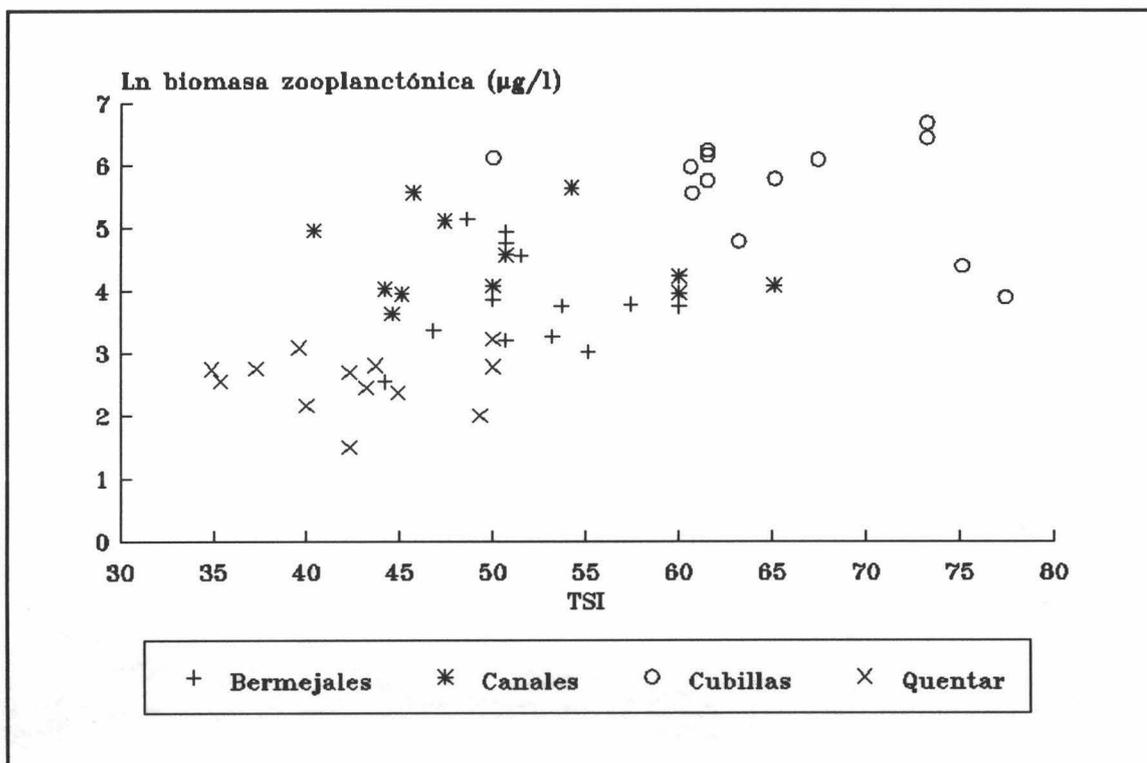


Fig. 27. Relación global entre el índice de estado trófico (TSI) y la biomasa de zooplancton de los cuatro embalses.

Tradicionalmente se estudia la relación existente entre el zooplancton y el fitoplancton total. Sin embargo, muchas algas presentan un tamaño demasiado elevado como para poder ser ingeridas por el zooplancton y, por consiguiente, no representan una fuente de alimento para el mismo. Por esta razón, nosotros hemos analizado dicha relación considerando únicamente la fracción de fitoplancton comestible ( $<40 \mu\text{m}$ ) que es la que representa el alimento disponible para el zooplancton y sobre la que la filtración de este último puede ejercer un efecto

depresor.

En nuestro caso, existe una relación positiva altamente significativa entre la biomasa zooplanctónica y la concentración de clorofila-a de dicha fracción de algas ingeribles, correspondiendo los valores más elevados a Cubillas y los más reducidos a Quentar (Fig. 28).

Sin embargo, el análisis de los grupos zooplanctónicos en función de este alimento revela que mientras que para los rotíferos esta relación positiva se mantiene, en el caso de *Daphnia* esta relación es negativa (Figs. 29a y 29b). Este hecho parece indicar que este cladócero puede jugar un papel importante como depresor del alimento algal.

Estos resultados apuntan un cambio en la estructura de tamaños del zooplancton dependiendo del estado trófico. Por esta razón, para examinar la importancia de esta relación, calculamos el cociente Biomasa/Abundancia para la comunidad zooplanctónica que representa el peso medio individual. El análisis de regresión entre dicho peso medio y el alimento algal muestra una relación negativa y significativa (Fig. 30) sugiriendo que la estructura de tamaños de la comunidad tiene un importante papel en la reducción del alimento disponible.

Es llamativo que la pendiente de esta relación se incremente al aumentar el estado trófico de los embalses (Fig. 30), de forma que la mayor disponibilidad de nutrientes existente en medios eutróficos en relación con los oligotróficos, permite una más rápida influencia del incremento en peso individual sobre la disminución de los niveles de clorofila-a disponible. Dichas pendientes son significativas para Bermejales y Cubillas, pero no para Canales y Quentar. La carencia de significación en Canales puede ser debida a la juventud de este medio que muestra fluctuaciones en el nivel del agua asociadas a su primer llenado en pruebas, que determinaron los tiempos de residencia del agua más bajos de los embalses estudiados (ver Introducción, pág. 32).

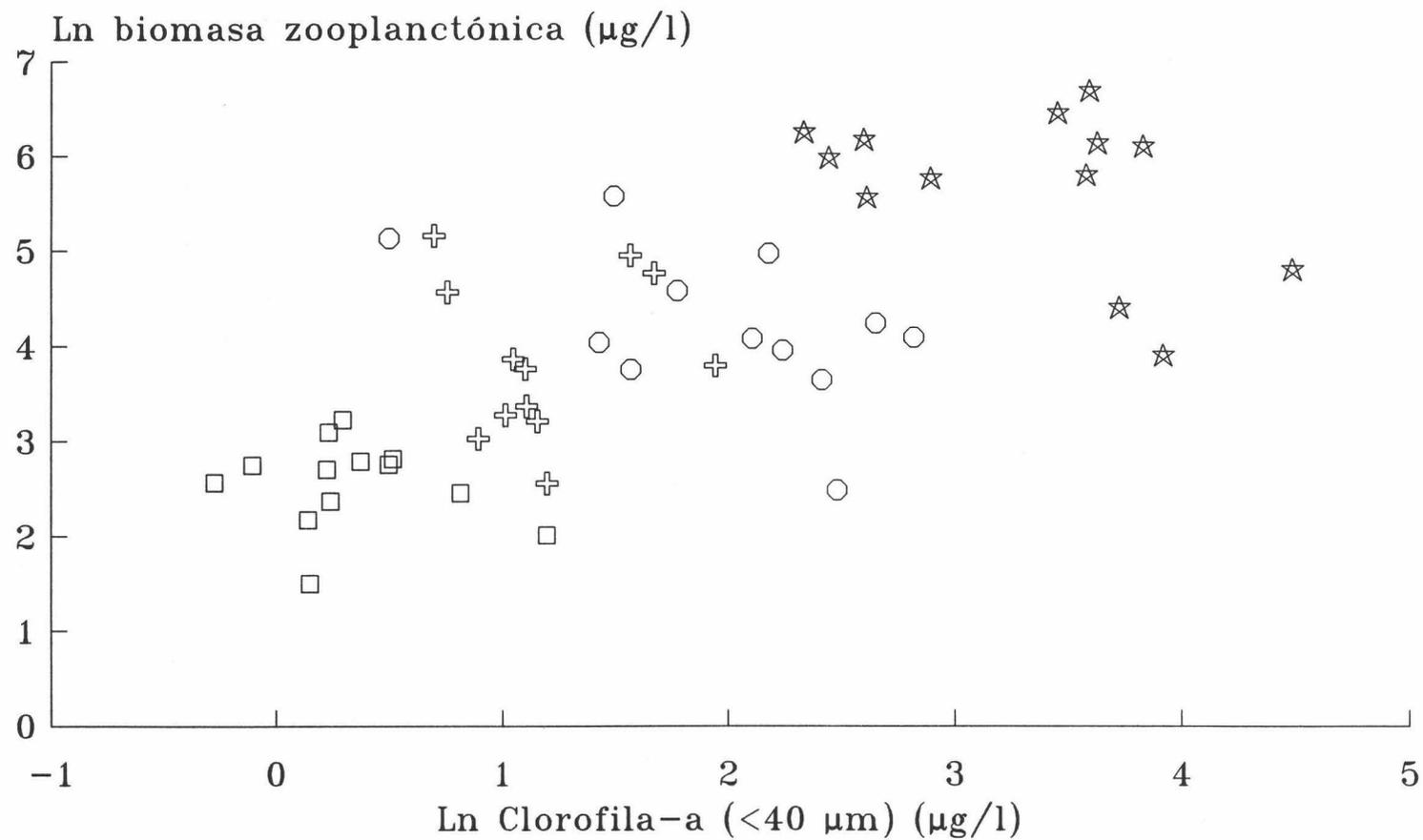


Fig. 28. Relación entre la biomasa zooplanctónica y el alimento disponible (clorofila-a) para el conjunto de los cuatro embalses.  $r=0.68$ ;  $p=0.000$ ; Ecuación de la recta:  $y=2.84+0.735Lnx$ .

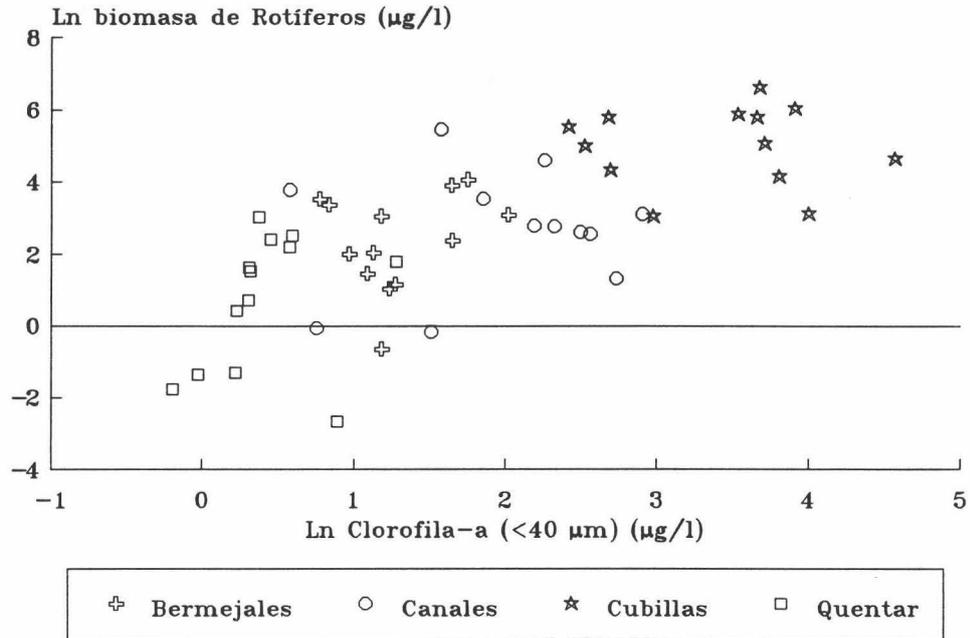


Fig. 29a. Relación entre la biomasa de rotíferos y la clorofila-a para el conjunto de los cuatro embalses.  $r=0.68$ ;  $p=0.000$ .

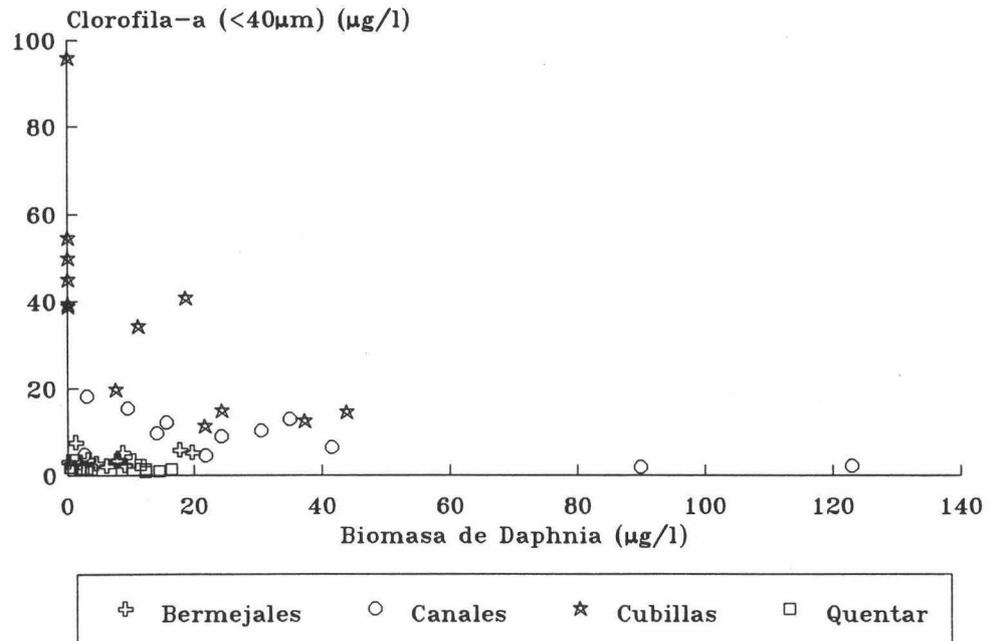


Fig. 29b. Relación entre la clorofila-a y la biomasa de Daphnia para el conjunto de los cuatro embalses. Transformando logarítmicamente:  $r=-0.74$ ;  $p=0.000$ .

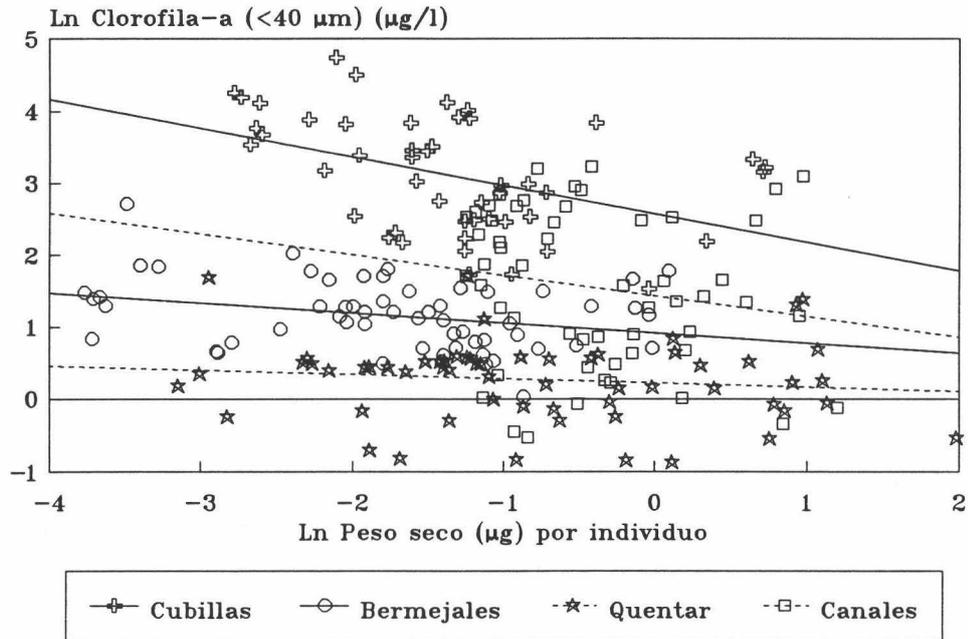


Fig. 30. Relación entre la clorofila-a y el peso medio individual (zooplankton) en los embalses estudiados. Correlación global:  $r=-0.2$ ,  $p=0.002$ ; Quentar:  $r=-0.12$ ,  $p=0.3$ ; Bermejales:  $r=-0.3$ ,  $p=0.02$ ; Canales:  $r=-0.18$ ,  $p=0.2$ ; Cubillas:  $r=-0.43$ ,  $p=0.002$ .

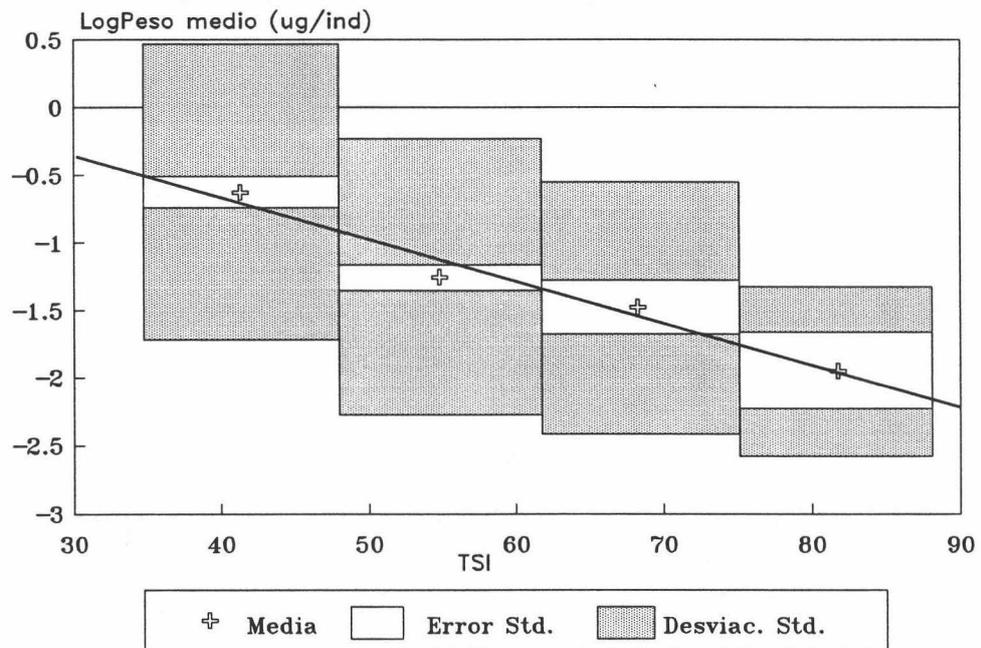


Fig. 31. Relación global entre el peso medio individual y el índice de estado trófico (TSI). Se representan los valores medios del peso medio en **cuatro** rangos diferentes de TSI (cada rectángulo define un rango).

En Quentar, por su parte, la biomasa algal debe estar principalmente controlada por los nutrientes dado su caracter oligotrófico.

Desde una perspectiva más globalizadora que la del alimento disponible, la relación negativa observada entre el TSI y el peso medio individual (Fig. 31) apoya estas observaciones.

Ya que diversos factores, como la biomasa zooplanctónica, el peso medio por individuo, el tiempo de residencia del agua y la temperatura, pueden no ser independientes en sus efectos sobre el fitoplancton comestible, se llevó a cabo un análisis múltiple para compensar las covarianzas. La regresión múltiple por pasos realizada, utilizando la concentración de la fracción de clorofila-a menor de 40  $\mu\text{m}$  como variable dependiente, muestra que la biomasa zooplanctónica esta positivamente relacionada con ella, mientras que el tiempo de residencia del agua y el peso medio por individuo lo estan negativamente (Tabla 6).

Así pués, un aumento en el tiempo de residencia del agua disminuye la biomasa de algas comestibles, de manera que la estabilidad del medio condiciona la biomasa de estas últimas. Por su parte, las relaciones encontradas tanto para la biomasa zooplanctónica como para el peso medio individual, no difieren de las detectadas en los análisis simples.

Considerando por separado cada embalse, observamos que el peso medio individual sólamente es significativo en Bermejales y Canales, es decir, en aquellos medios con un estado trófico moderado (Tabla 6). Así pués, en estos medios es donde únicamente parece existir un descenso en la biomasa algal en respuesta a un incremento en el tamaño medio de la comunidad. Sin embargo, en Canales, este efecto quedaba enmascarado, ya que anteriormente comentamos que no existe significación en la regresión simple entre el peso medio y la biomasa algal en este embalse.

Tabla 6. Regresión múltiple usando la temperatura, el tiempo de residencia del agua (TR), la biomasa zooplanctónica y el peso seco medio por animal (PS) como variables independientes y la clorofila-a (<40  $\mu\text{m}$ ) como variable dependiente.

	Conjunto de embalses N=209 $r^2=0.42$	Quentars N=52 $r^2=0.33$	Bermejales N=59 $r^2=0.20$	Canales N=55 $r^2=0.26$	Cubillas N=43 $r^2=0.58$
	<u>LnCl-a Beta</u>	<u>LnCl-a Beta</u>	<u>LnCl-a Beta</u>	<u>LnCl-a Beta</u>	<u>LnCl-a Beta</u>
Temp.	+0.05 <sup>ns</sup>	+0.38 <sup>ns</sup>	+0.20 <sup>ns</sup>	+0.38 <sup>ns</sup>	-0.28 <sup>ns</sup>
TR	-0.15*	-0.54*	+0.01 <sup>ns</sup>	-0.47*	-0.56***
Ln-Zoo	+0.65***	+0.43**	+0.38*	+0.39**	+0.20 <sup>ns</sup>
Ln-PS	-0.36***	-0.26 <sup>ns</sup>	-0.44**	-0.39**	-0.21 <sup>ns</sup>
	<u>Pendiente</u>	<u>Pendiente</u>	<u>Pendiente</u>	<u>Pendiente</u>	<u>Pendiente</u>
Temp.	+0.01	+0.04	+0.02	+0.07	-0.04
TR	-0.02	-0.18	+0.0004	-0.46	-0.06
Ln-Zoo	+0.37	+0.12	+0.12	+0.21	+0.14
Ln-PS	-0.42	-0.13	-0.21	-0.63	-0.19
Intercep. regresión	-2.7596	-0.512	-0.573	-1.208	+2.372

ns= no significativo, \*P<0.05, \*\*P<0.01, \*\*\*P<0.001

En la presente memoria, pretendemos profundizar en el estudio de las interacciones zooplancton-fitoplancton y la repercusión que tienen en la competencia interespecífica del zooplancton. Por consiguiente, es necesario elegir un medio apropiado en el que puedan contemplarse estos procesos realizando un seguimiento intensivo de la dinámica del zooplancton.

En este sentido, diversos trabajos manifiestan que los medios mesotróficos son los más indicados para observar el efecto depresor que el zooplancton provoca sobre el fitoplancton (Gulati 1983, Carney & Elser 1990, Elser et al. 1990).

Nuestros resultados de la dinámica anual confirman que Bermejales, que se clasifica claramente como mesotrófico, es el embalse en el cual la estructura de tamaños de la comunidad tiene mayor influencia sobre el alimento algal disponible, de forma que este medio se perfila como más idóneo para continuar nuestro estudio.

Además, y para confirmar la importancia del zooplancton y especialmente del de mayor tamaño (*Daphnia* en particular) sobre la disponibilidad de alimento algal, se analizaron las relaciones entre las distintas especies del embalse de Bermejales y la concentración de clorofila-a de acuerdo con los datos del ciclo anual.

Los resultados mostraron que sólo *Daphnia*, *Ceriodaphnia* y *Tropocyclops* estaban negativamente relacionadas con la biomasa algal (Tabla 7), mientras que el resto de las especies no se relacionaron significativamente con la anterior salvo los rotíferos *Synchaeta oblonga* y *Ascomorpha ovalis* que estuvieron positivamente correlacionadas (Tabla 7). Estos resultados remarcan las ideas anteriores, ya que son precisamente las especies de mayor tamaño (cladóceros y copépodos) las que parecen reducir el alimento algal disponible.

Según estas ideas, Bermejales debe ser el embalse de

elección.

Tabla 7. Correlaciones entre la clorofila-a (<40  $\mu\text{m}$ ) y las especies zooplanctónicas en el embalse de Bermejales (1988-1989). Algunas variables han sido transformadas logarítmicamente cuando presentaban coeficientes más elevados que los datos naturales.

	Clorofila-a <40 $\mu\text{m}$ Ciclo anual N=59
Log <i>Daphnia</i>	-0.34**
Log <i>Ceriodaphnia</i>	-0.31*
Log <i>Bosmina</i>	-0.05 <sup>ns</sup>
Log <i>Anuraeopsis</i>	-0.21 <sup>ns</sup>
<i>Ascomorpha</i>	+0.38**
Log <i>Keratella</i>	-0.01 <sup>ns</sup>
<i>Synchaeta oblonga</i>	+0.57***
<i>Tropocyclops</i>	-0.36**

ns= no significativo, \*P<0.05, \*\*P<0.01, \*\*\*P<0.001

### 3.2-INTERACCIONES ZOOPLANCTON-FITOPLANCTON EN EL EMBALSE DE BERMEJALES. DESARROLLO DE LAS POBLACIONES ZOOPLANCTONICAS

La evidencia del impacto del zooplancton sobre el fitoplancton es una parte esencial en el entendimiento de la competencia interespecífica del zooplancton. En este sentido, generalmente los estudios realizados sobre interacciones competitivas en el zooplancton no especifican, o lo hacen vagamente, los detalles de la influencia del alimento algal sobre el desarrollo del zooplancton y la capacidad de este último de controlar dichas fuentes de alimento, aspectos que pretendemos analizar seguidamente.

Ya que las pérdidas algales debidas a la filtración del zooplancton fluctúan considerablemente sobre una escala de tiempo estacional es necesario elegir un periodo de tiempo adecuado para efectuar un seguimiento intensivo de las poblaciones y observar un control algal por parte del zooplancton que pueda dar lugar a una limitación del alimento que induzca a su vez la aparición de procesos competitivos.

En este sentido, el modelo general de sucesión en medios pelágicos del "Plankton Ecology Group" (Sommer *et al.* 1986) en, establece que las poblaciones algales que aparecen al principio de la primavera estimulan el desarrollo del zooplancton, el cual reduce la biomasa algal durante la primavera y principios del verano provocando un aclaramiento del agua y una limitación del alimento algal que incrementa el potencial para la competencia entre los filtradores. El descenso algal debido al "grazing" durante esta época es el más fuerte de toda la dinámica anual. Por ello, la primavera parece la mejor época para realizar un estudio intensivo de las interacciones que tienen lugar.

De hecho, en el embalse de Bermejales, como previamente hemos expuesto, los cladóceros (*Daphnia* y *Ceriodaphnia*) dominaron claramente en la comunidad zooplanctónica durante la primavera (Fig. 20), y estuvieron negativamente relacionados con la biomasa

de algas comestibles. Por consiguiente, a continuación se analiza la fase de primavera (entre el 5 de Abril y el 1 de Junio) en dicho embalse con intervalos de muestreo de tres días.

### 3.2.1-Alimento algal disponible: Relación con la transparencia del agua

Ya que, en general, el tamaño máximo de las algas comestibles oscila entre 30 y 45  $\mu\text{m}$  (Kerfoot et al. 1988), para diferenciar las fracciones no ingerible e ingerible, la biomasa algal fué dividida inicialmente en las fracciones de tamaño  $>40 \mu\text{m}$  y  $<40 \mu\text{m}$ , respectivamente. La primera de ellas esta constituida por los géneros *Ceratium* y *Peridinium*, mientras que la segunda lo esta, fundamentalmente, por *Cryptomonas*, *Cyclotella*, *Rhodomonas*, *Oocystis*, *Chlorella* y *Gymnodinium* (Pérez Martínez 1992).

Por otro lado, diversos autores consideran que la mayor parte de los rotíferos no consumen algas con un tamaño superior a 12  $\mu\text{m}$  (Edmonson 1965, Pourriot 1977). Por esta razón, dentro de la fracción algal  $<40 \mu\text{m}$  se separaron las fracciones mayor y menor de 12  $\mu\text{m}$ . Así pues se analizaron las fracciones algales comestibles  $<12 \mu\text{m}$  y 12-40  $\mu\text{m}$ , y la incomedible  $>40 \mu\text{m}$ . Dichas clases de tamaño serán consideradas a partir de ahora como fracciones pequeña (P), mediana (M) y grande (G), respectivamente.

En nuestro estudio, las concentraciones más elevadas fueron registradas por la fracción G (6.4-15  $\mu\text{g/l}$ ), mientras que, por su parte, las fracciones M y P no llegan a alcanzar niveles de 5  $\mu\text{g/l}$  cada una (Fig. 32). Estas tres fracciones no mostraron correlaciones significativas entre si durante el periodo de estudio, lo cual indica una variabilidad independiente (Tabla 8).

Tabla 8. Relaciones entre las distintas fracciones de tamaño de clorofila-a. G>40  $\mu\text{m}$ , M=12-40  $\mu\text{m}$ , P<12  $\mu\text{m}$ .

N=33	Clorofila G	Clorofila M	Clorofila P
Clorofila G	1.0000	+0.01 <sup>ns</sup>	+0.16 <sup>ns</sup>
Clorofila M	+0.01 <sup>ns</sup>	1.0000	-0.26 <sup>ns</sup>
Clorofila P	+0.16 <sup>ns</sup>	-0.26 <sup>ns</sup>	1.0000

ns= no significativo.

Durante este periodo, se observa una fase de aclaramiento del agua en la cual la profundidad de vision del disco de Secchi aumenta de 1.1 a más de 3 metros en 21 días (Fig. 33), para posteriormente, a partir de mediados de Mayo, disminuir la claridad del agua.

Dicha transparencia del agua esta negativamente relacionada con la biomasa de algas total, si bien, separando las distintas clases de tamaños de algas, únicamente la fracción M presenta una relación significativa (Tabla 9a). Sin embargo, cuando se lleva

N=33	Transparencia
Clorofila total	-0.58***
Clorofila G (>40 $\mu\text{m}$ )	-0.34 <sup>ns</sup>
Clorofila M (12-40 $\mu\text{m}$ )	-0.47**
Clorofila P (<12 $\mu\text{m}$ )	-0.21 <sup>ns</sup>
Clorofila M+P (<40 $\mu\text{m}$ )	-0.58***

Tabla 9a. Correlaciones de Pearson entre las distintas fracciones de clorofila y la transparencia del agua. ns=no significativa, \*\*P<0.01, \*\*\*P<0.001

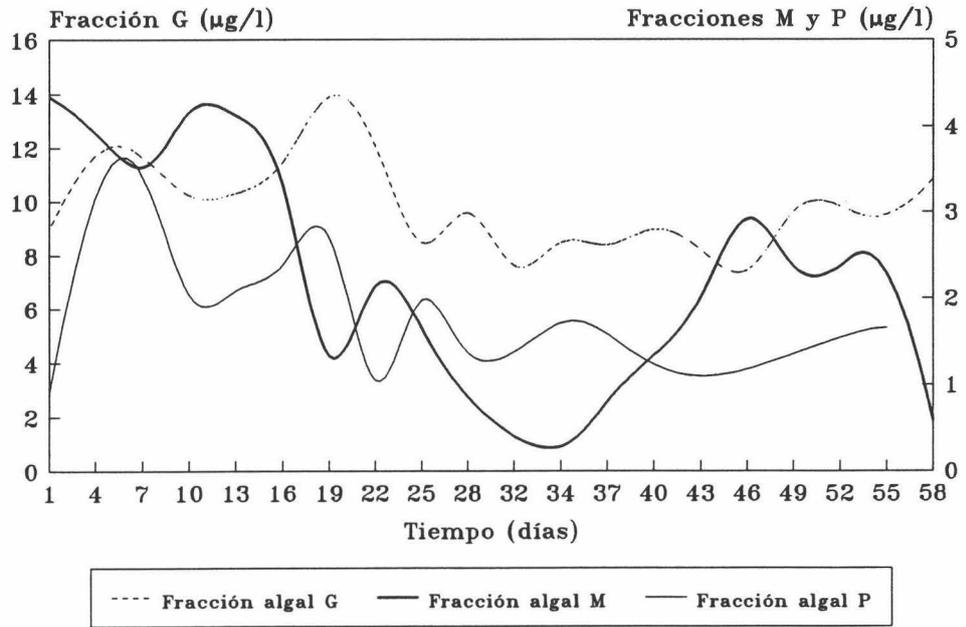


Fig. 32. Evolución de las distintas fracciones de tamaño algal (estimadas como clorofila-a) durante la primavera (Abril y Mayo) de 1991 en el embalse de Bermejales.

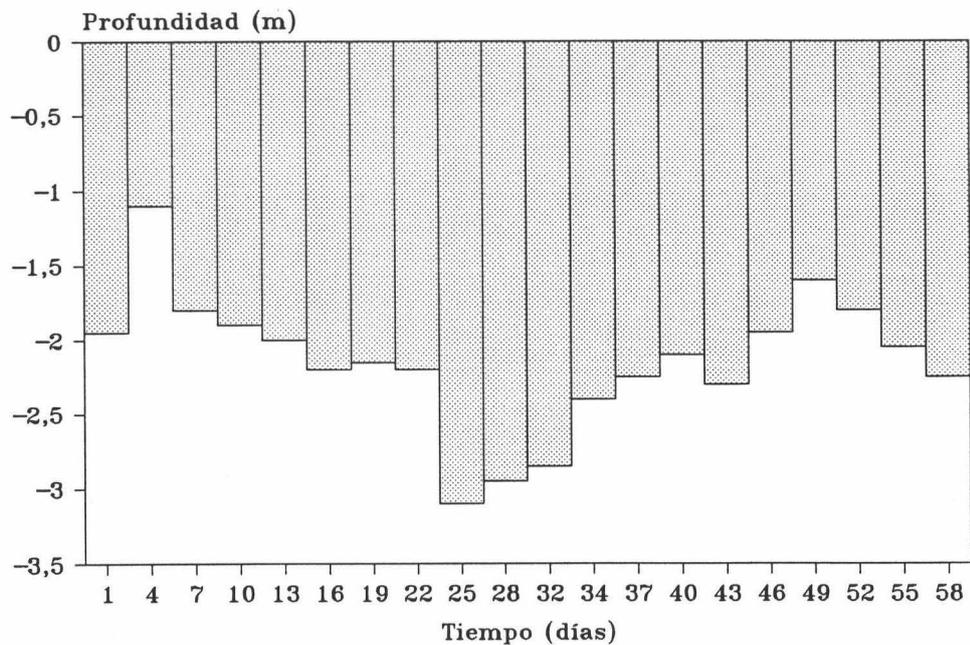


Fig. 33. Evolución de la transparencia del agua durante la primavera (Abril y Mayo) de 1991 en el embalse de Bermejales.

a cabo una regresión múltiple para compensar las covarianzas entre las distintas fracciones de clorofila-a, se observa que las fracciones M y P están significativamente relacionadas con la transparencia, mientras que la fracción G sigue sin mostrar significación (Tabla 9b). Por lo tanto, la fracción de algas menores de 40  $\mu\text{m}$  (fracciones M y P) es la principal responsable de las fluctuaciones de la transparencia del agua, explicando un 34% de la variabilidad de esta última.

Tabla 9b. Regresión múltiple utilizando las distintas fracciones de tamaño de algas como variables independientes y la transparencia del agua como variable dependiente.

N=33 $r^2=0.42$ a=3.148	Transparencia		
	<u>Beta</u>	<u>B</u>	<u>Incremento de <math>r^2</math></u>
Clorofila G ( $>40 \mu\text{m}$ )	-0.28 <sup>ns</sup>	-0.047	0.08
Clorofila M ( $12-40 \mu\text{m}$ )	-0.55***	-0.134	0.22
Clorofila P ( $<12 \mu\text{m}$ )	-0.31*	-0.106	0.12

ns=no significativa, \* $P<0.05$ , \*\*\* $P<0.001$ .

a= intercepción de la recta; B=pendiente

Un aspecto interesante a destacar es que cuando se comparan los periodos anterior y posterior al máximo aclaramiento del agua, se observa que los valores medios de biomasa algal de la fracción M, así como para la fracción menor de 40  $\mu\text{m}$  en su conjunto, son significativamente mayores en el primer periodo (Tabla 10). Ello indica que después del aclaramiento del agua, el alimento algal disponible para el zooplancton es menor que en el periodo anterior.

Tabla 10. Concentraciones (ug/l) de las distintas fracciones de clorofila-a en el periodo 1 (5 de Abril-6 de Mayo) y en el 2 (8 de Mayo-1 de Junio). En negrita se destacan las diferencias significativas entre ambos periodos (ANOVA).

	<u>1</u>		<u>2</u>		<u>ANOVA</u>
	<u>Media</u>	<u>SD</u>	<u>Media</u>	<u>SD</u>	<u>p</u>
Clorofila total	15.5	3.9	12.7	3.4	<b>0.03</b>
Clorofila G	10.6	3.3	9.0	4.1	0.19
Clorofila M	3.1	1.9	1.7	1.5	<b>0.02</b>
Clorofila P	1.8	1.5	1.3	1.1	0.38
Clorofila M+P	4.9	2.1	3.0	1.6	<b>0.005</b>

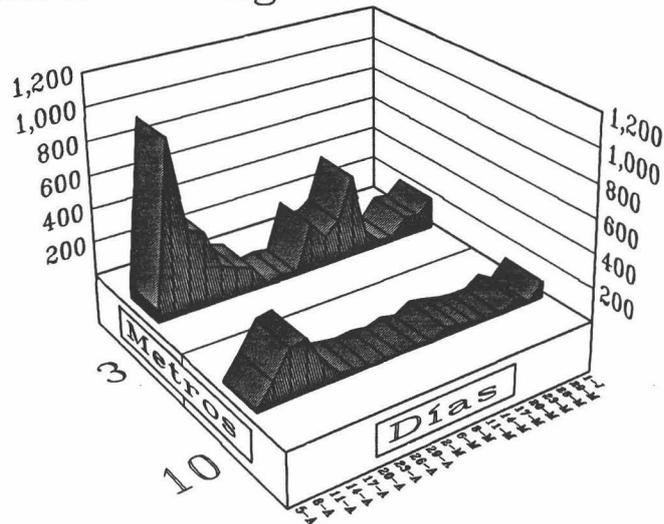
### 3.2.2-Poblaciones zooplanctónicas

#### 3.2.2.1-Rotíferos

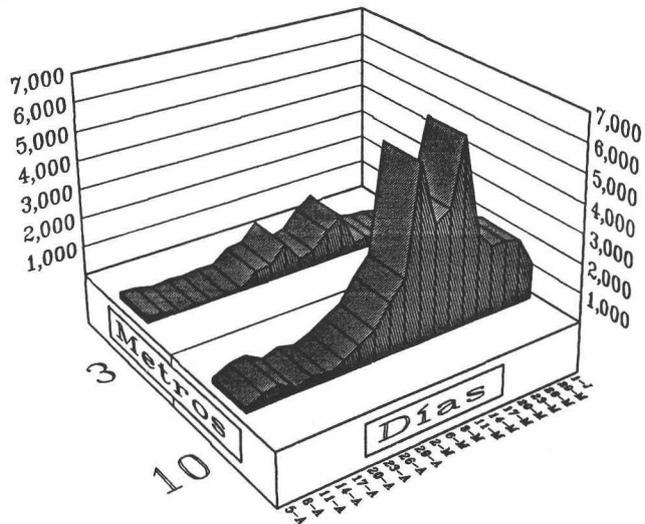
*Keratella cochlearis f. typica* (100  $\mu\text{m}$  de longitud promedio en los ejemplares fijados, sin contar la espina) fué el rotífero predominante durante este periodo de estudio, llegando a alcanzar densidades de 5000 ind/l a mediados de Mayo (Fig. 34a), después de la fase de aclaramiento del agua. Esta especie se localizó preferentemente a 10 metros donde alcanzo densidades significativamente superiores a las registradas a 3 metros (Tabla 11).

*Anuraeopsis fissa* (90  $\mu\text{m}$  de longitud promedio en los ejemplares fijados) tambien alcanzó relevancia en nuestro estudio con densidades próximas a 1000 ind/l (Fig. 34a), que al igual que en el caso anterior se registraron durante el mes de Mayo. *A. fissa*, no mostro una localización preferente en las profundidades

*Synchaeta oblonga*  
(ind/l)



*Keratella cochlearis*  
(ind/l)



*Anuraeopsis fissa*  
(ind/l)

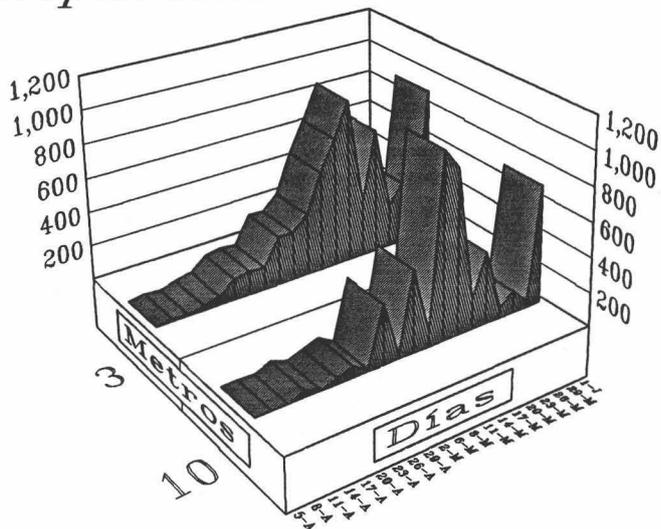


Fig. 34a. Rotíferos más representativos del embalse de Bermejales durante la primavera (Abril y Mayo) de 1991.

muestreadas (Tabla 11).

*Synchaeta oblonga* (80  $\mu\text{m}$  de longitud promedio en los ejemplares fijados), por su parte, registro su abundancia máxima a primeros de Abril con valores de 1000 ind/l (Fig. 34a), y una clara tendencia a localizarse a 3 metros de profundidad (Tabla 11) al contrario que *K. cochlearis*.

*Conochilus unicornis*, *Synchaeta pectinata* y *Polyarthra spp.* tambien aparecieron en este periodo pero sin llegar a alcanzar densidades importantes (<60 ind/l).

Tabla 11. Abundancias medias (ind/l) de los rotíferos a 3 y 10 metros. Las diferencias significativas entre ambas profundidades se señalan en negrita (ANOVA).

	<u>3 metros</u>		<u>10 metros</u>		<u>ANOVA</u>
	<u>Media</u>	<u>SD</u>	<u>Media</u>	<u>SD</u>	<u>p</u>
<i>Keratella</i>	374	401	1959	1864	<b>0.001</b>
<i>Anuraeopsis</i>	323	307	231	327	0.366
<i>Synchaeta</i>	219	242	61	89	<b>0.009</b>

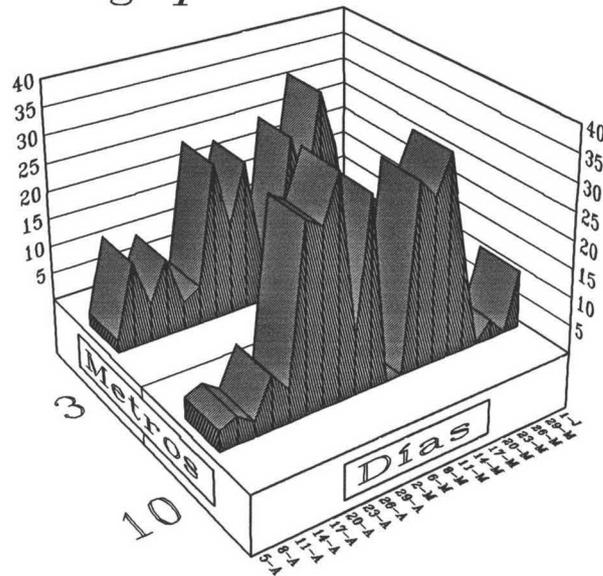
### 3.2.2.2-Crustáceos

*Tropocyclops prasinus* (300-800  $\mu\text{m}$ , incluyendo copepoditos y adultos) presentó sus mayores densidades a principios de Abril y finales de mayo (Fig. 34b) con valores de biomasa de hasta 70  $\mu\text{g/l}$ .

*Bosmina longirostris* (225-590  $\mu\text{m}$ ) alcanza cierta abundancia al principio y final de esta primavera de estudio pero apenas alcanza densidades de 20 ind/l en esos momentos.

*Ceriodaphnia pulchella* (312-870  $\mu\text{m}$ ) apenas estuvo presente,

*Daphnia longispina*  
(ind/l)



*Tropocyclops prasinus*  
(ind/l)

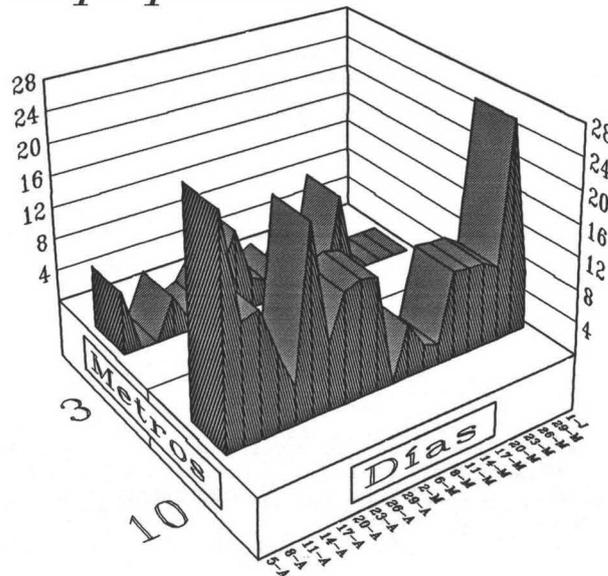


Fig. 34b. Crustáceos más representativos del embalse de Bermejales durante la primavera (Abril y Mayo) de 1991.

excepto tras la fase de aclaramiento donde alcanza un máximo de abundancia de 31 ind/l.

#### 3.2.2.2.1-Daphnia longispina

El cladóceros *Daphnia* es especialmente importante en los estudios de interacciones tróficas e interespecíficas ya que es el que presenta una mayor efectividad en la utilización del alimento (Gilbert 1988b). Por esta razón, requiere especial atención.

Esta especie estuvo presente durante todo el ciclo de estudio, siendo el cladóceros más importante, tanto en términos de abundancia como de biomasa, que en valores absolutos presenta dos máximos (Fig. 34b). En el primero de ellos se alcanza una densidad (29 ind/l) similar a la del segundo (32 ind/l), si bien la máxima biomasa alcanzada es un 39% mayor en el primer máximo (131  $\mu\text{g/l}$ ) que en el segundo (94  $\mu\text{g/l}$ ), lo que indica una diferente estructura de tamaños, según el periodo considerado.

Diversos factores (depredación por peces, concentración del alimento, inhibición de la alimentación por algas interferentes y temperatura) pueden afectar la estructura de tamaños de los cladóceros en las comunidades naturales zooplanctónicas, lo que tiene, a su vez, gran importancia sobre la comunidad planctónica dado que los individuos de mayor tamaño son los más eficientes en las interacciones competitivas (Gilbert 1988b). Por esta razón, es importante conocer dicha estructura de tamaños en la población de *Daphnia* en cada momento.

Ya que los cladóceros no presentan estadios de vida diferenciados, al contrario que los copépodos, a la hora de estudiar esta estructura de tamaños, así como para la realización de estudios de producción, se establecen diferentes clases de tamaño de forma arbitraria. En nuestro caso, la población fué dividida en cinco clases de tamaño: 1) <0.726 mm; 2) 0.726-0.976; 3) 0.977-1.227; 4) 1.228-1.478; 5) 1.478-1.725 mm.

Por otra parte, para poder realizar cálculos de producción y conocer las edades de los individuos dentro de cada clase de tamaño, es necesario estimar la duración del desarrollo postembrionario, el cual depende de la temperatura y del alimento.

Por ello, se cultivaron en el laboratorio individuos de *Daphnia longispina*, a partir de los cuales se estableció la curva de crecimiento de este cladóceros (Fig. 35), tal y como se detalla en el capítulo de Material y Métodos (págs. 43-46). A partir de esta curva es posible determinar, para un tamaño dado, una edad fisiológica concreta, siendo la edad 1 la edad adulta que en nuestro caso corresponde a un tamaño de 1.167 mm.

Sin embargo, para una misma edad fisiológica podemos encontrar distintas edades reales en días de los individuos, dependiendo de la temperatura y de la concentración del alimento. En nuestro caso, hemos calculado la edad real en días a partir de la temperatura, asumiendo una concentración constante de alimento (Material y Métodos, pág. 45).

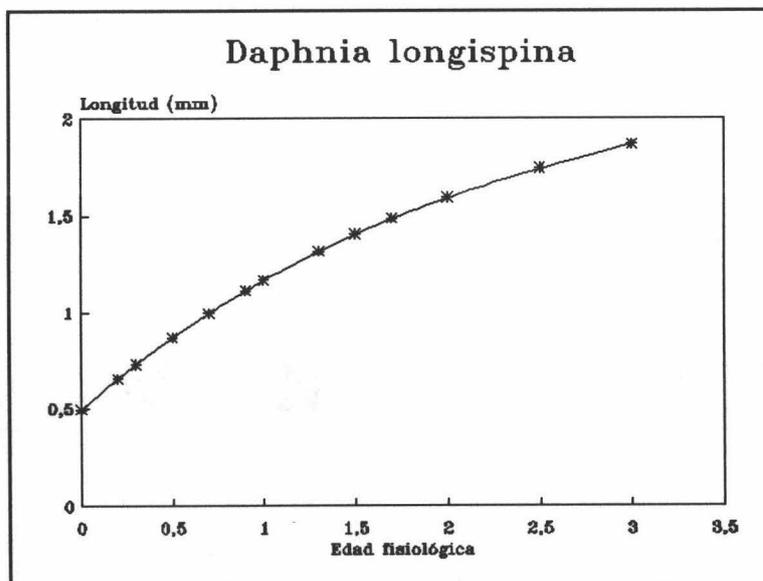


Fig. 35. Relación entre la longitud y la edad fisiológica de *Daphnia longispina* del embalse de Bermejales.

Los resultados muestran que el primer máximo de *Daphnia* estuvo dominado por las clases de tamaño 3 y 4, mientras que las formas juveniles (clases 1 y 2) fueron más comunes en el segundo, en el cual los individuos de la clase 5 estuvieron ausentes (Fig. 36a). Las mayores densidades de los grandes dáfnidos fueron alcanzadas a 10 metros de profundidad.

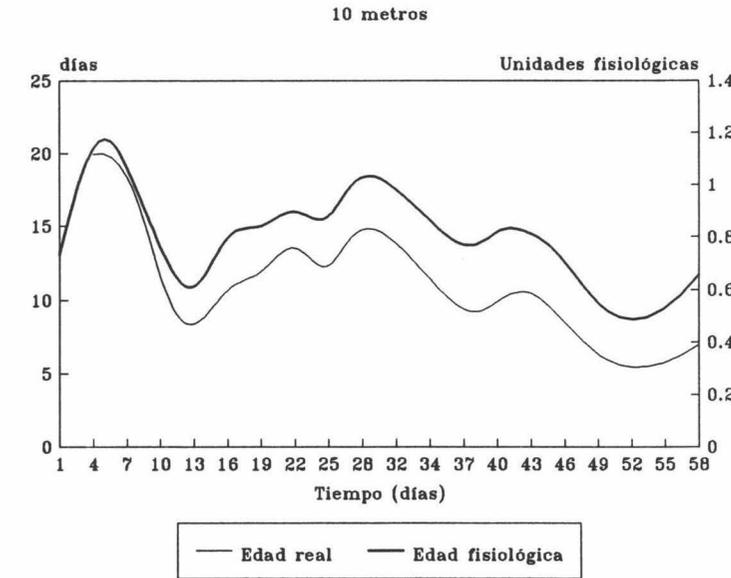
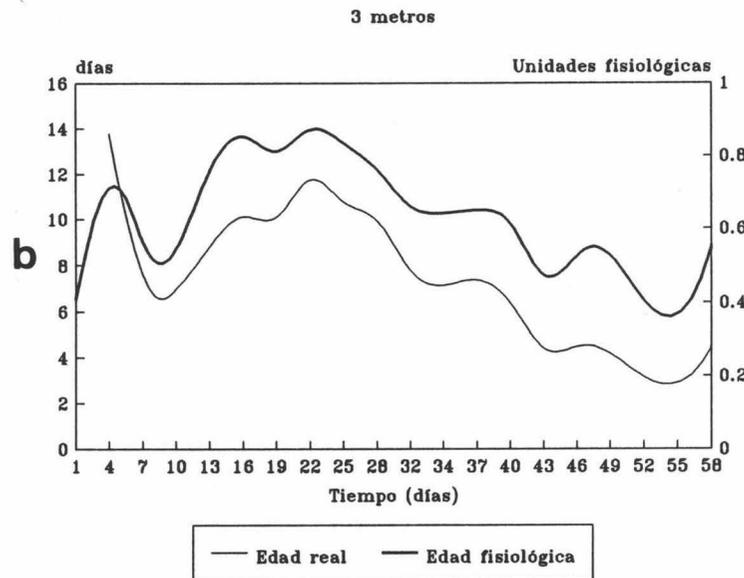
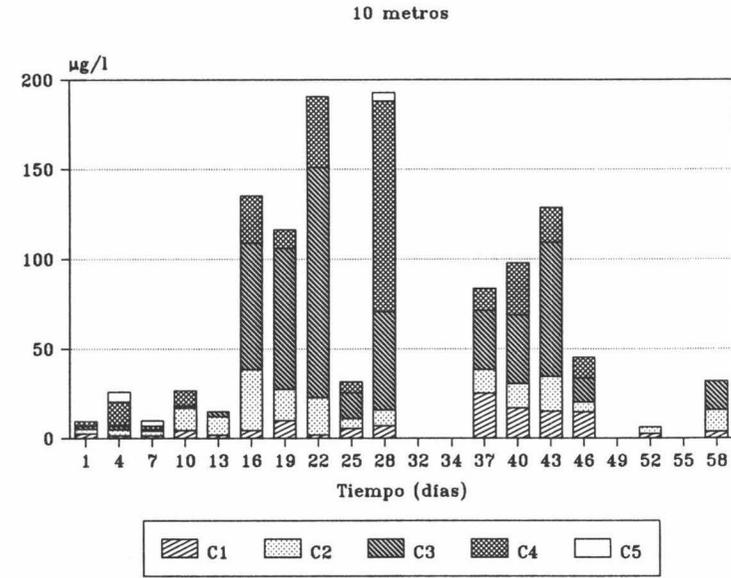
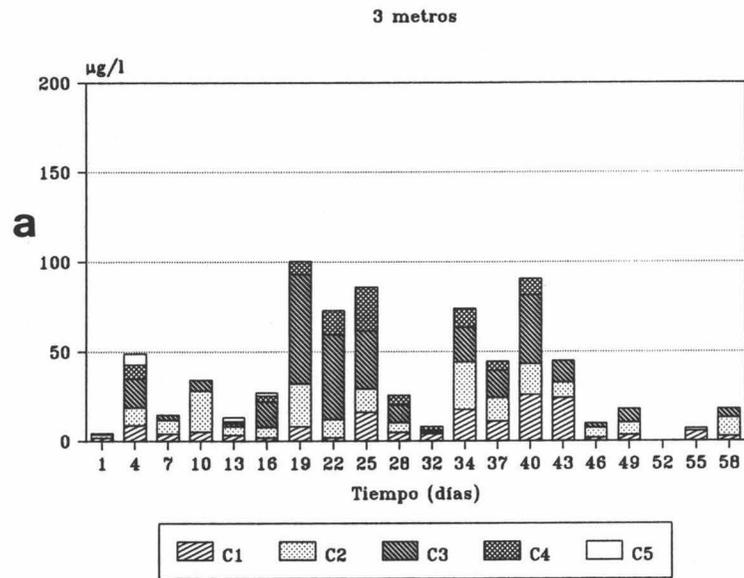


Fig. 36. a) Distribución espacio-temporal de la biomasa de *Daphnia longispina* por clases de tamaño.  
 b) Distribución espacio-temporal de las edades fisiológica y real de *D. longispina*. La población de este cladóceros presenta una edad media (fisiológica) superior hasta el día 32 (Mayo) que la que presenta el resto del estudio (ANOVA:  $F=8.47$ ,  $p=0.006$ ).

Calculando la edad media (tanto fisiológica como real) de la población de *Daphnia*, observamos que los individuos presentes durante el primer máximo de *Daphnia* (Abril) son significativamente más viejos que aquellos presentes en el segundo periodo (Mayo) (Fig. 36b).

### 3.2.3-Efectos del alimento algal sobre el desarrollo del zooplancton herbívoro

El desarrollo de las poblaciones zooplanctónicas depende de la calidad y cantidad del alimento presente en el medio.

Una dieta apta para el zooplancton queda relegada en la fecundidad y producción del mismo. Por esta razón es necesario analizar estos últimos parámetros en función de las fracciones de alimento disponibles en el medio, el cual es el único camino para poder demostrar limitaciones del alimento sobre las poblaciones zooplanctónicas en medios naturales.

Para los análisis de la fecundidad y natalidad, únicamente se han considerado aquellos casos en los que las densidades de rotíferos y cladóceros fueron superiores a 100 ind/l y 10 ind/l respectivamente, ya que si las estimas poblacionales son bajas, las relaciones estadísticas derivadas de ellas podrían estar fuertemente alteradas por errores de muestreo, y, por consiguiente, las tasas de natalidad serían incorrectas (MacIsaac y Gilbert 1990).

Además, el desarrollo de los cladóceros es más lento que para los rotíferos y, de hecho, los mejores ajustes realizados con las tasas de *Daphnia longispina* se han obtenido con un desfase de tres días en relación a la temperatura y el alimento.

### 3.2.3.1-Rotíferos: Estudio de la natalidad y la producción

Sobre la natalidad y la producción del zooplancton influyen directamente la temperatura y el alimento disponible. Una alta concentración de un alimento de buena calidad se traduce en una mayor natalidad.

Las tasas de natalidad promedio de *Keratella cochlearis*, *Synchaeta oblonga* y *Anuraeopsis fissa* fueron 0.062, 0.139 y 0.221 por día, respectivamente. Así pues, *A. fissa* muestra el máximo valor, aunque la tasa de natalidad puntual más elevada la presenta *Synchaeta oblonga* (0.81 por día) a principios de Abril.

Ya que las tasas de natalidad están calculadas en función de la temperatura (pág. 42), de manera que altas temperaturas disminuyen la duración del desarrollo de los huevos, habría que esperar que las relaciones entre natalidad y temperatura fueran positivas. Sin embargo, mientras que para *Synchaeta* y *Anuraeopsis* existen relaciones positivas, la natalidad de *Keratella* mostró una relación negativa y significativa con la temperatura (Tabla 12). El estudio de la fecundidad (huevos/hembra) muestra que dicha relación negativa se mantiene (Tabla 12).

Las tasas de natalidad y de fecundidad de *Keratella cochlearis*, *Anuraeopsis fissa* y *Synchaeta oblonga* no mostraron correlaciones significativas ni con las fracciones M y P, ni con la fracción menor de 40  $\mu\text{m}$  en su conjunto (Tabla 12). Este hecho podría llevar, erróneamente, a la conclusión de que el fitoplancton no influiría en el desarrollo poblacional de los rotíferos.

Sin embargo, la disponibilidad real de alimento en un medio no depende solo de la abundancia de ese alimento, sino también de la cantidad de consumidores que acceden a él. Por esta razón, la concentración de clorofila-a por unidad de biomasa del zooplancton herbívoro sería un índice más adecuado para

Tabla 12. Relaciones de la natalidad (b) y fecundidad (E) de los rotíferos con la temperatura y con las distintas fracciones de clorofila. uZ= Unidad de biomasa zooplanctónica.

	<u>Keratella</u>		<u>Anuraeopsis</u>		<u>Synchaeta</u>	
	<u>b</u>	<u>E</u>	<u>b</u>	<u>E</u>	<u>b</u>	<u>E</u>
Temp.	-0.63***	-0.72***	+0.55*	+0.16ns	+0.80***	+0.75**
Clorof.M	+0.15ns	+0.19ns	+0.12ns	+0.22ns	-0.21ns	-0.18ns
Clorof.P	+0.02ns	-0.01ns	-0.04ns	+0.06ns	-0.38ns	-0.38ns
Clorof.M+P	+0.22ns	+0.23ns	+0.06ns	+0.31ns	-0.49ns	-0.46ns
Clorof.M/uZ	+0.35ns	+0.39*	+0.84***	+0.74***	+0.21ns	+0.24ns
Clorof.P/uZ	+0.17ns	+0.13ns	+0.25ns	+0.34ns	-0.28ns	-0.30ns
Clor.M+P/uZ	+0.37*	+0.39*	+0.83***	+0.81***	-0.07ns	-0.06ns

ns= no significativo, \*P<0.05, \*\*P<0.01, \*\*\*P<0.001

establecer relaciones.

Los resultados son especialmente llamativos en el caso de *Anuraeopsis* donde se observa una relación altamente significativa entre el alimento algal disponible y la natalidad y fecundidad de este rotífero (Tabla 12, Fig. 37). Considerando por separado las fracciones algales M y P se detecta que la primera mantiene esa fuerte significación, mientras que la segunda no es significativa (Tabla 12). Por consiguiente, la fracción de clorofila cuyo tamaño esta comprendido entre 12 y 40  $\mu\text{m}$  tiene una influencia muy superior con respecto a la que pueda tener la fracción de tamaño inferior a 12  $\mu\text{m}$ .

En el caso de *Keratella*, los resultados no son tan evidentes si bien llega a observarse una relación positiva y significativa entre la fecundidad y la fracción M pero no con la P (Tabla 12), con lo que también parece ser la fracción con tamaño superior a las 12  $\mu\text{m}$  la más directamente responsable de la natalidad de

*Keratella*.

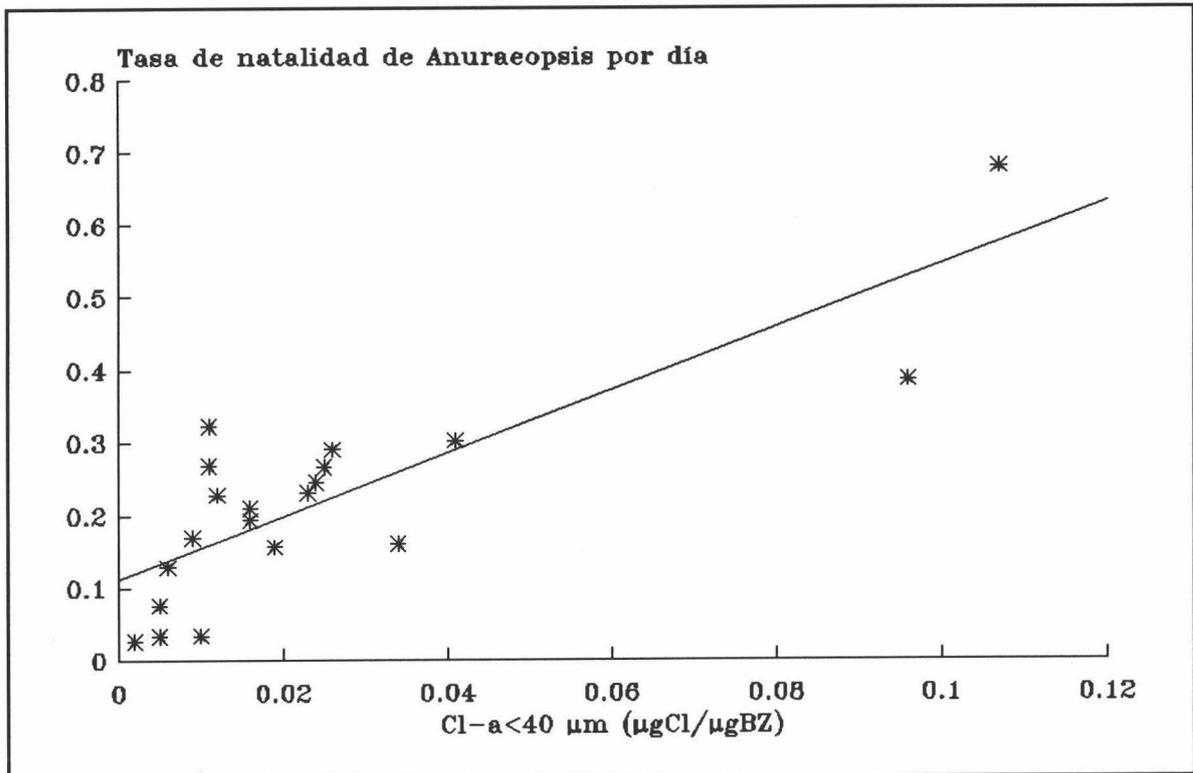


Fig. 37. Relación entre la tasa de natalidad de *Anuraeopsis fissa* y la concentración de clorofila-a menor de 40 μm (ug) por unidad de biomasa de zooplancton (ug).

Finalmente, para *Synchaeta* no se encontraron relaciones significativas con ninguna clase de tamaño de alimento algal (Tabla 12).

A pesar de estos resultados, puede ocurrir que existan fenómenos de interacción entre la temperatura y las fracciones de alimento algal que afecten a la variabilidad de las mismas, por lo que es aconsejable llevar a cabo un análisis múltiple para compensar estas covarianzas.

En nuestro caso empleamos una regresión múltiple "forward stepwise" que utiliza el F-test que es considerado el más exacto a la hora de examinar los coeficientes de regresión (Edwards 1985). En esta regresión únicamente van siendo seleccionadas

aquellas variables que incrementan significativamente la suma de los cuadrados de la regresión que ya este definida por las variables que las han precedido.

Realizando este análisis con la fecundidad de los rotíferos como variable dependiente y la temperatura, fracción M y fracción P como variables independientes, se observa que para *Keratella* y *Synchaeta* sólo la temperatura muestra significación (Tabla 13). En el caso de *Anuraeopsis*, las fracciones M y P de clorofila fueron significativas, si bien el coeficiente de correlación parcial de la primera es superior al de la segunda (Tabla 13). Por consiguiente, ambas fracciones de clorofila repercuten en la fecundidad de *Anuraeopsis*, aunque la fracción M es la que mayor importancia tiene sobre la misma. La falta de significación para *Keratella* y *Synchaeta* sugiere la utilización de otras fuentes de alimento no algales (materia orgánica particulada y bacterias).

Tabla 13. Regresiones múltiples "forward stepwise" usando la fecundidad (E) de los rotíferos como variables dependientes y la temperatura y las fracciones M y P de clorofila por unidad de biomasa de zooplancton como independientes.

	E- <i>Keratella</i> N=26		E- <i>Anuraeopsis</i> N=17		E- <i>Synchaeta</i> N=14	
	<u>Beta</u>	<u>F</u>	<u>Beta</u>	<u>F</u>	<u>Beta</u>	<u>F</u>
Temperatura	-0.67***	19.5	-----		+0.73**	13.8
Clorof.M/uZ	-----		+0.75***	19.5	-----	
Clorof.P/uZ	-----		+0.34*	5.0	-----	

\*P<0.05, \*\*P<0.01, \*\*\*P<0.001

La producción secundaria puede proporcionar una visión complementaria al estudio de la natalidad de los rotíferos. Dicha producción se ha calculado mediante la "sumación del incremento en el crecimiento" (ver Material y Métodos), que aplicada a los rotíferos, asume que la producción de la población es igual a la

producción de huevos, despreciando el aumento de biomasa que se produce entre el neonato y el adulto.

Los patrones de producción son muy diferentes a en las dos profundidades muestreadas, si bien tanto en un caso como en otro la producción tras el aclaramiento del agua es inferior a la del periodo anterior (Fig. 38). A tres metros domina la producción de *A. fissa*, especialmente después del aclaramiento del agua, llegando a alcanzar valores de producción de 20  $\mu\text{g}/\text{l}\cdot\text{día}$  (Fig. 38). Por el contrario, a 10 metros de profundidad, la producción de rotíferos es fundamentalmente debida a *K. cochlearis* que llega a superar los 50  $\mu\text{g}/\text{l}\cdot\text{día}$  coincidiendo con el máximo aclaramiento del agua (Fig. 38). *Synchaeta oblonga* presenta las tasas más bajas de producción, sin llegar a alcanzar 5  $\mu\text{g}/\text{l}\cdot\text{día}$ .

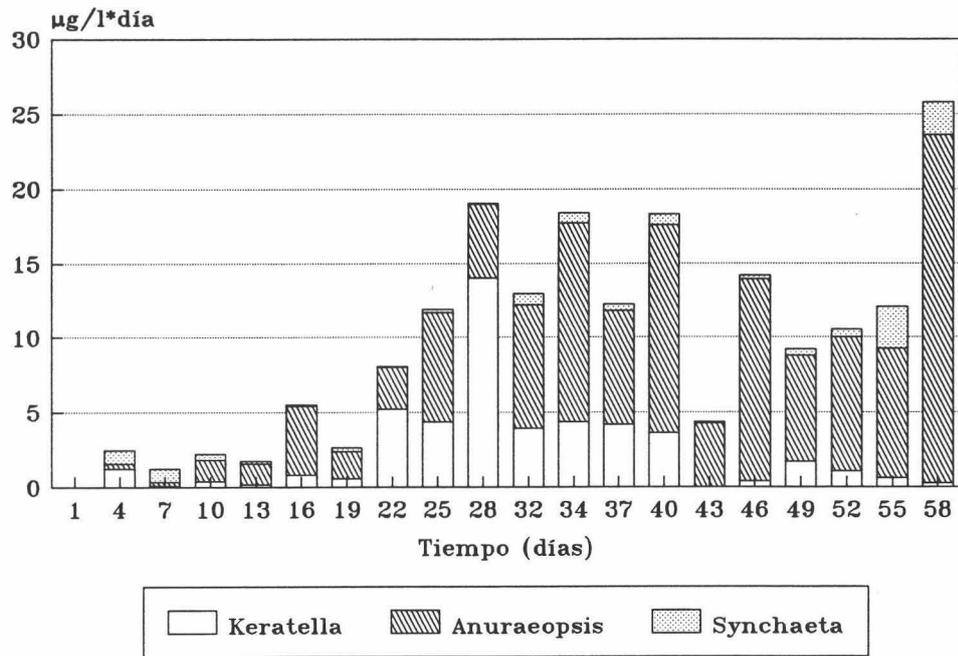
En el caso de los rotíferos, ya que la producción esta basada a partir de número de huevos, el cociente P/B por día (productividad) proporciona una información parecida a la tasa de natalidad. El valor medio de este cociente más elevado lo presenta *Anuraeopsis* y el menor *Keratella* (Tabla 14).

Tabla 14. Valores del cociente P/B diario para las principales especies de rotíferos.

	P/B por día
<i>Anuraeopsis fissa</i>	0.194
<i>Synchaeta oblonga</i>	0.104
<i>Keratella cochlearis</i>	0.048

Realizando una regresión múltiple "forward stepwise" usando las fracciones de alimento algal y la temperatura como variables independientes, y la relación P/B diaria como variable dependiente, observamos que para *Keratella* y *Synchaeta* sólo la temperatura es incluida en la regresión, mientras que para *Anuraeopsis* tanto la temperatura como las fracciones algales M

### 3 metros



### 10 metros

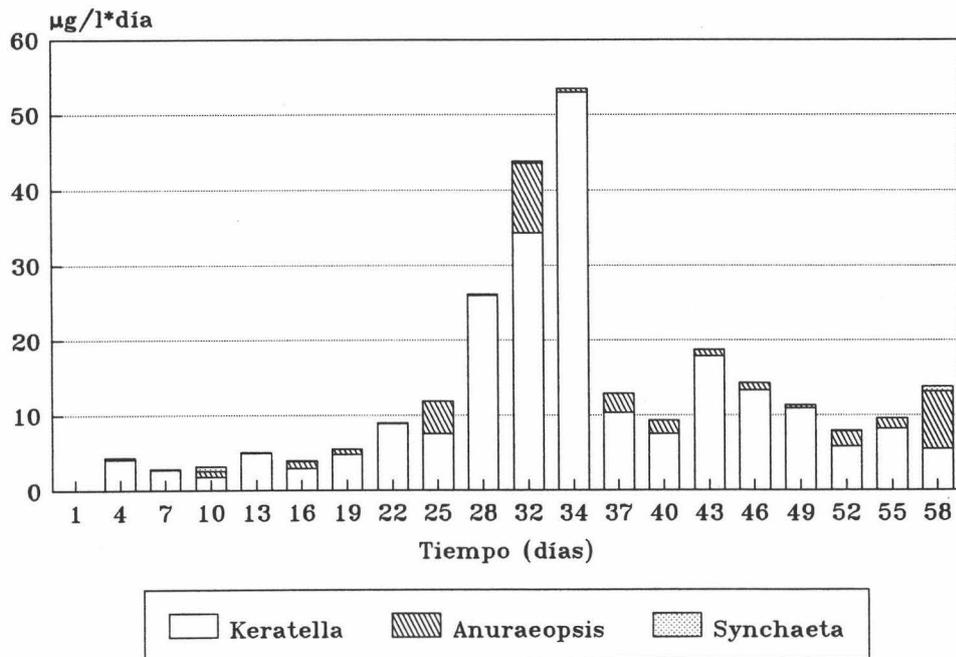


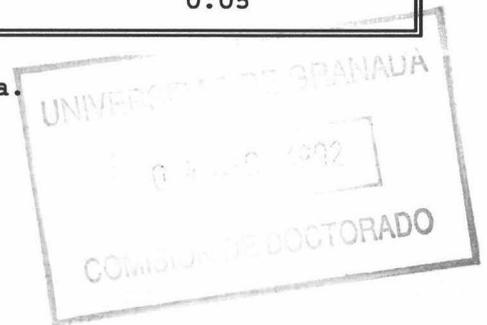
Fig. 38. Producción de las especies de rotíferos más relevantes a 3 y 10 metros de profundidad durante la primavera de 1991 en el embalse de Bermejales.

y P estimulan positivamente su productividad siendo el coeficiente de correlación parcial de la fracción M ligeramente superior al de la fracción P (Tabla 15). Estos resultados corroboran las observaciones realizadas con la fecundidad y la natalidad, como no podría ser de otro modo.

Tabla 15. Regresión múltiple utilizando el cociente P/B de *Anuraeopsis fissa* como variable dependiente, y la temperatura y las fracciones de tamaño algales comestibles M y P como variables independientes.

N=32	P/B de <i>Anuraeopsis fissa</i>	
	r <sup>2</sup> =0.45 a=-0.8	
	<u>Beta</u>	<u>B</u>
Temperatura	0.55***	0.06
Clorofila-a M (12-40 μm)	0.49**	0.05
Clorofila-a P (<12 μm)	0.46**	0.05

\*\*P<0.01, \*\*\*P<0.001. a=intercepción de la recta.  
B=pendiente.



### 2.3.2-*Daphnia longispina*: Estudio de la natalidad y la producción. Selección del alimento algal

*Daphnia longispina* es el único cladóceros en nuestro estudio con una abundancia suficiente para poder hacer buenas estimaciones de sus parámetros poblacionales y el que tiene mayor repercusión en la comunidad planctónica, y por esta razón nos centramos en él.

En los análisis llevados a cabo, se logran mejores ajustes cuando el alimento y la temperatura se consideran con un desfase de tres días en relación a la natalidad y fecundidad de *Daphnia*.

La tasa de natalidad de *Daphnia* osciló entre 0 y 0.472 por día, mostrando una relación inversa con la temperatura al igual que la fecundidad (Tabla 16), lo cual sugiere que esta población se encuentra aclimatada a las temperaturas más frías del periodo de estudio. La diferencia de profundidad entre muestras no afecta este resultado, ya que en una regresión múltiple "forward stepwise" se ha observado que mientras la temperatura alcanza un valor de F significativo, la variable de profundidad no presenta un valor de F significativo que le permita entrar en la regresión.

Por su parte, la densidad poblacional de *Daphnia* no influye en su natalidad y fecundidad (Tabla 16), sugiriendo que la reproducción de este rotífero es independiente de las fluctuaciones poblacionales.

Tabla 16. Coeficientes de correlación de la natalidad (b) y fecundidad (E) de *Daphnia* con la temperatura y las clases de tamaño de clorofila con un desfase de tres días.

	<u>Daphnia longispina</u>		
	<u>b</u>	<u>E</u>	<u>N</u>
Temperatura	-0.70**	-0.55*	15
Clorofila M	+0.55*	+0.57*	17
Clorofila P	-0.43 <sup>ns</sup>	-0.26 <sup>ns</sup>	16
Clorofila M+P	+0.07 <sup>ns</sup>	+0.27 <sup>ns</sup>	16
<sub>e</sub> Clorofila M	+0.69**	+0.89***	17
<sub>e</sub> Clorofila P	-0.35 <sup>ns</sup>	-0.24 <sup>ns</sup>	16
<sub>e</sub> Clorofila M+P	-0.08 <sup>ns</sup>	+0.14 <sup>ns</sup>	16
Densidad de <u>Daphnia</u>	-0.30 <sup>ns</sup>	-0.30 <sup>ns</sup>	17

ns= no significativo, \*P<0.05, \*\*P<0.01, \*\*\*P<0.001

N= número de casos.

En cuanto al alimento algal, al estudiar la relación entre la fracción algal menor de  $40\ \mu\text{m}$  y las tasas de natalidad de *Daphnia*, observamos que no existen relaciones significativas ni con la natalidad ni con la fecundidad (Tabla 16). Sin embargo, La fracción M muestra una relación positiva y significativa tanto con la natalidad como con la fecundidad, mientras que la fracción P no presenta significación (Tabla 16). Si dicha relación se ajusta exponencialmente y no linealmente, la significación de la fracción M mejora considerablemente, mientras que la fracción P sigue sin ser significativa (Tabla 16, Fig. 39). En concreto, la fracción M explica un 80% de la variabilidad de la fecundidad de *Daphnia* (Tabla 16).

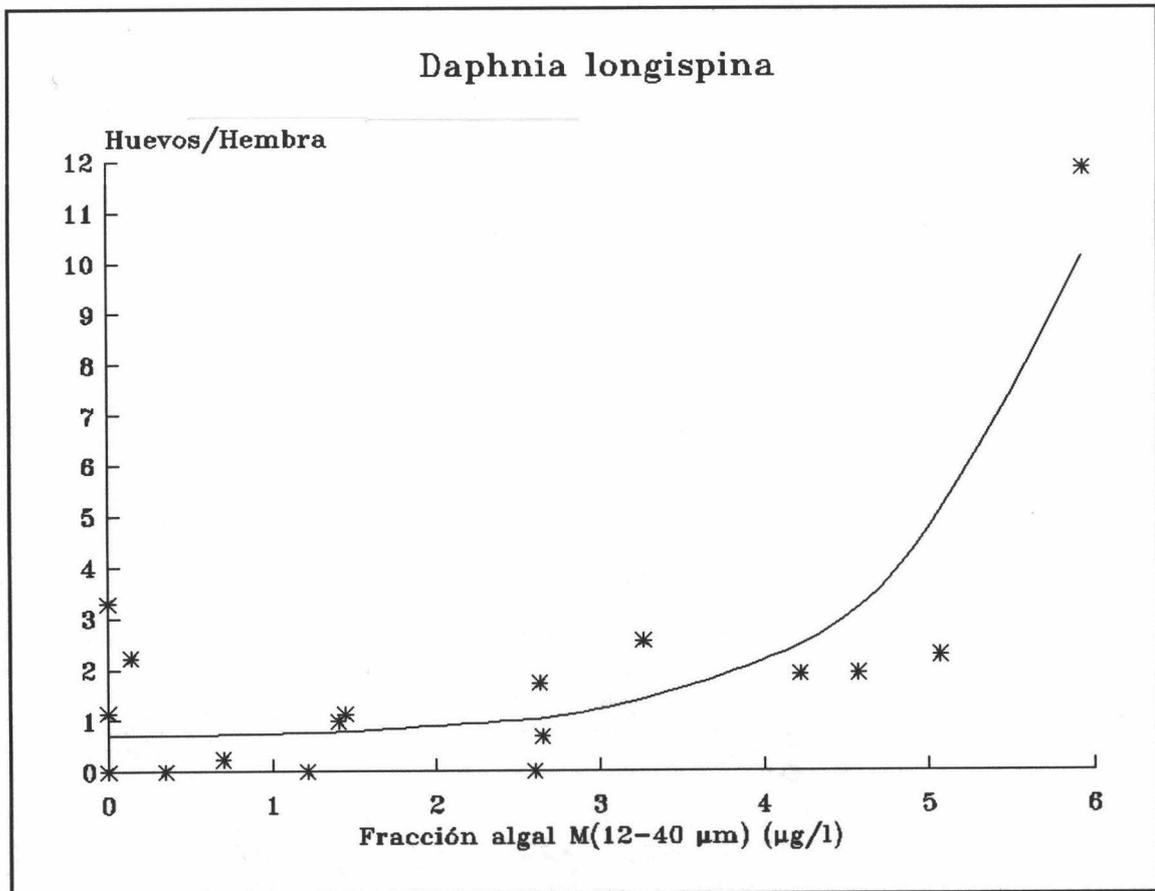


Fig. 39. Relación entre la fecundidad de *Daphnia longispina* y la concentración de clorofila-a de la fracción de algas M (12-40  $\mu\text{m}$ ) (3 días de desfase).

Para eliminar la variabilidad que pudieran tener en comun las fracciones de alimento algal, la temperatura y la densidad de *Daphnia*, se calcularon los coeficientes de correlación parcial de estas variables en relación con la natalidad y la fecundidad. Los resultados muestran que la natalidad únicamente es estimulada por las bajas temperaturas y elevadas concentraciones de la fracción algal M (12-40  $\mu\text{m}$ ), mientras que la fecundidad sólomente es estimulada por esta última (Tabla 17).

La importancia de la fracción M de fitoplancton sobre la población de *Daphnia* queda corroborada al observar la dinámica de ambos parámetros. Si bien no existieron relaciones significativas entre la población de *Daphnia* y las fracciones M

Tabla 17. Correlaciones parciales de la temperatura, las distintas fracciones algales (clorofila-a) y la densidad de *Daphnia* con la tasa de natalidad (b) y fecundidad (E) de este cladóceros.

N=15	b- <i>Daphnia</i>	E- <i>Daphnia</i>
Temperatura	-0.52**	-0.23 <sup>ns</sup>
eClorofila-a M (12-40 $\mu\text{m}$ )	+0.36*	+0.76***
Clorofila-a P (<12 $\mu\text{m}$ )	-0.23 <sup>ns</sup>	-0.18 <sup>ns</sup>
Densidad de <i>Daphnia</i>	-0.28 <sup>ns</sup>	-0.05 <sup>ns</sup>

ns= no significativo; \* P<0.05; \*\* P<0.01; \*\*\* P<0.001

y P, el declinar de la población de *Daphnia* a mediados del ciclo, coincide con una drástica caída en los niveles de la fracción M de clorofila (Fig. 40).

Por otra parte, el tamaño de los individuos de *Daphnia* al nacer también proporciona información sobre las condiciones de alimentación de este cladóceros. Sin embargo, en el medio natural es muy difícil poder determinar el tamaño de los neonatos de

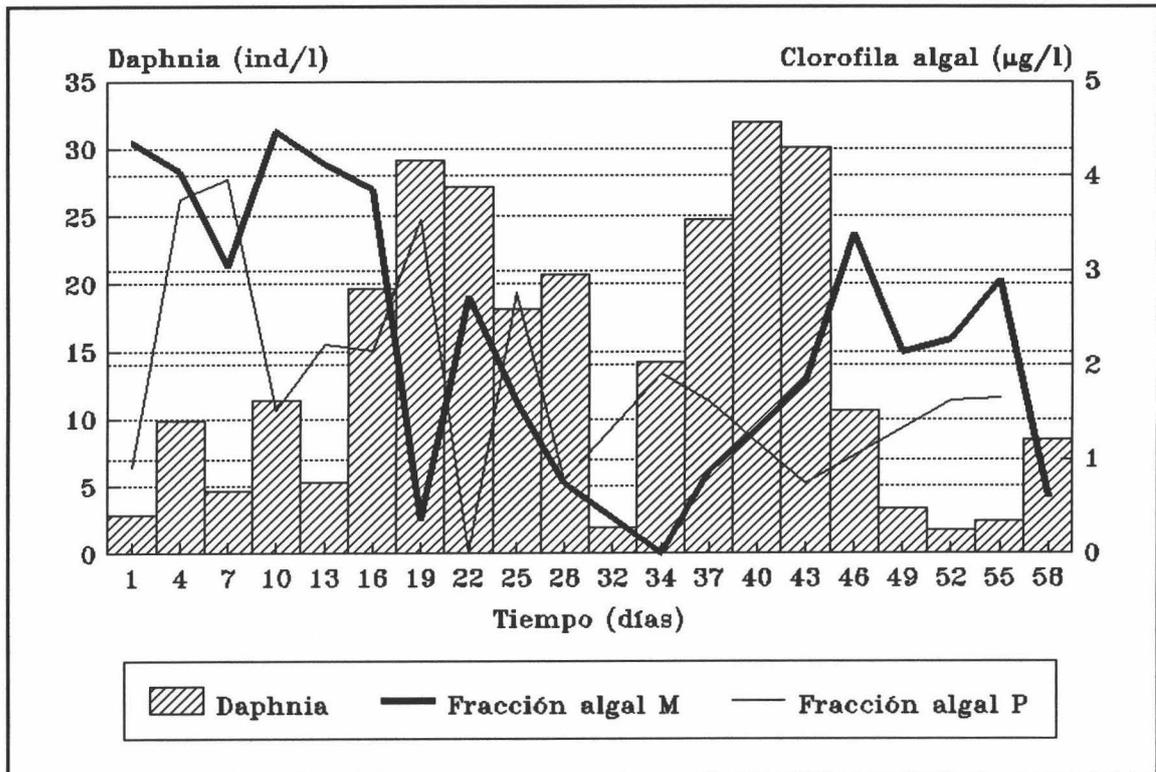


Fig. 40. Evolución de *Daphnia longispina* y de las fracciones comestibles algales M y P durante el estudio primaveral.

*Daphnia*, pero, a pesar de ello, fueron estimados a partir del tamaño mínimo que presentaron los individuos en cada muestra. De igual forma que con el análisis de la fecundidad, solo se emplearon aquellas muestras con una densidad superior a 10 ind/l que permiten realizar un número suficiente de mediciones (aprox. 50 individuos).

En este caso, los mejores resultados se obtuvieron con un desfase de 9 días, y, ya que en el caso de la fecundidad se consiguieron con 3 días, parece que el desarrollo embrionario tiene una duración aproximada de 6 días. De hecho, para el rango de temperaturas consideradas, según la expresión recogida en Bottrell et al. (1976) (pág. 42) la duración del desarrollo embrionario oscilaría entre 4.4 y 6.4 días.

Nuestro análisis muestra que un incremento en la concentración del alimento algal (<40 µm) se traduce 9 días más

tarde en un mayor tamaño de los neonatos de *D. longispina* (Fig. 41). Asimismo, el tamaño de los neonatos es significativamente más elevado antes del aclaramiento del agua, cuando existen mayores concentraciones de alimento algal, que en el periodo posterior (Tabla 18).

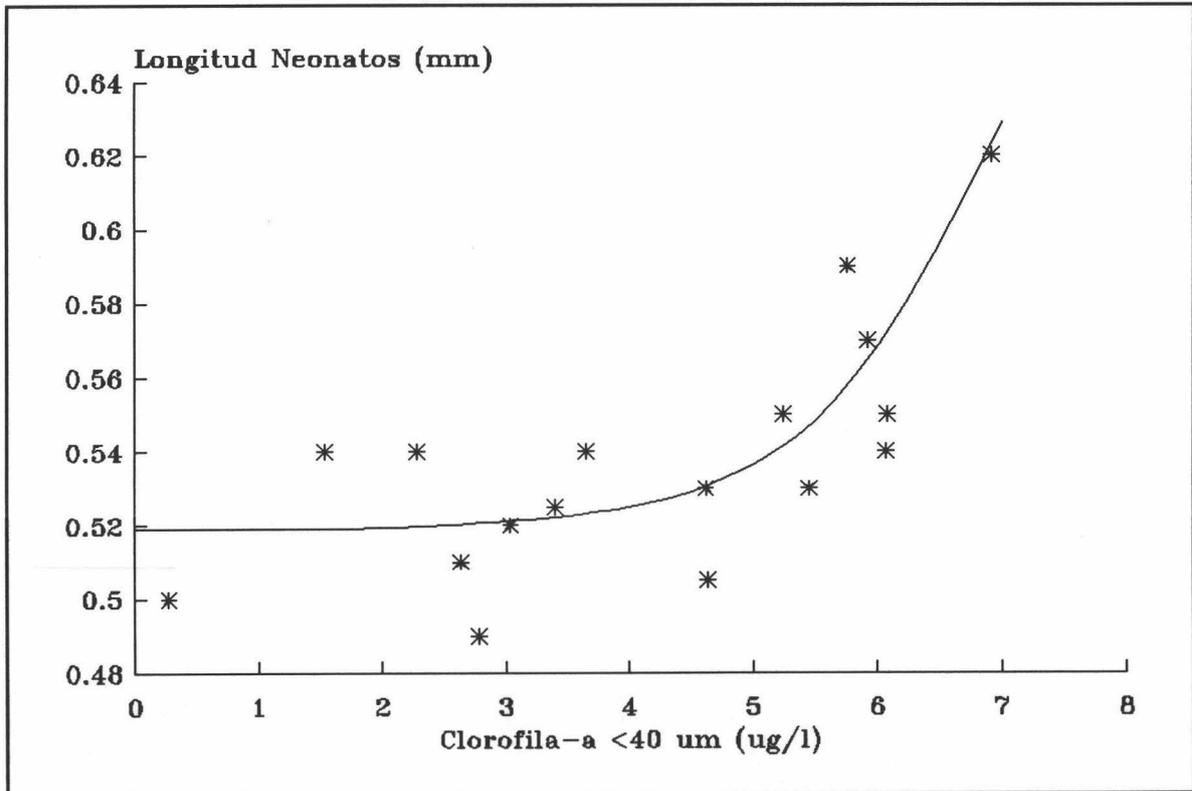


Fig. 41. Relación entre el alimento algal disponible (<40 um) y el tamaño estimado de los neonatos de *Daphnia longispina* en el embalse de Bermejales (9 días de desfase).

Si consideramos por separado las fracciones algales M y P, observamos que, aunque las dos muestran una relación significativa, la fracción M explica una mayor parte de la variabilidad del tamaño de los neonatos que la fracción P (Tabla 19).

Tabla 18. Analisis de la varianza (ANOVA) entre la media del tamaño de los neonatos de *Daphnia longispina* antes (1) y después (2) del aclaramiento del agua.

	1		2		ANOVA	
	<u>M</u>	<u>SD</u>	<u>M</u>	<u>SD</u>	<u>F</u>	<u>p</u>
Tamaño de neonatos ( <i>D. longispina</i> )	0.554	0.033	0.522	0.022	6.06	0.02

M=media; SD= Desviación estandar.

Tabla 19. Regresión múltiple con las fracciones algales M (12-40 um) y P (<12 um) como variables independientes, y el tamaño de los neonatos de *Daphnia* como dependiente.

N=16	<u>Tamaño-neonatos</u>	
	<u>Beta</u>	<u>Incremento de r<sup>2</sup></u>
eFracción algal M	+0.73**	0.31
eFracción algal P	+0.51*	0.23
		<u>0.54</u>

$$y = 0.509 + 0.00018 * e^M + 0.002 * e^P$$

Por último, el estudio de la producción secundaria puede reforzar todas estas observaciones. De este modo, si representamos la evolución de los valores de producción de huevos y de las distintas clases de tamaño de *Daphnia*, llama la atención que la práctica desaparición de este cladóceros durante la fase de aclaramiento del agua va precedida de la máxima producción de huevos de todo el estudio (Fig. 42) que supera los 10  $\mu\text{g}/\text{l} \cdot \text{día}$ . Esta producción de huevos representa más del 25% de la producción

total de *Daphnia* en ese momento, coincidiendo con muy bajos valores de producción del primer estadio juvenil (clase de tamaño 1).

Estos resultados sugieren que la falta de alimento existente durante el aclaramiento del agua impide el desarrollo de la formas juveniles que se van generando a partir de la alta producción de huevos provocando su muerte, y, en consecuencia, impidiendo el mantenimiento de la población.

La importancia del alimento sobre la producción de *Daphnia* es reforzada cuando analizamos la variación de los valores de producción entre los distintos días de muestreo. En este sentido, altas concentraciones de alimento estimulan significativamente el incremento de la producción de la población de *Daphnia* (Tabla 20). Asimismo, estimula el incremento de la producción de huevos y de las clases de tamaño 3 y 4 (Tabla 20).

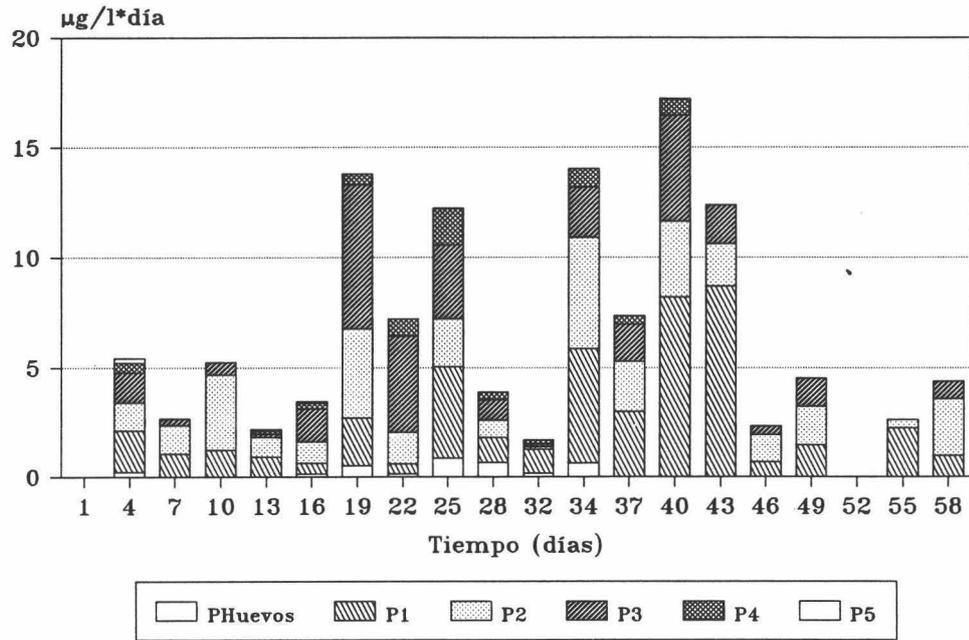
Tabla 20. Correlaciones entre el incremento de la producción (IP) de huevos (H), de las clases de tamaño (1-5) y del total de la población (D) de *Daphnia longispina*, con la concentración de algas comestibles (M y P) existente tres días antes.

N=31	IPH	IP1	IP2	IP3	IP4	IP5	IPD
LogMP	0.40*	0.10 <sup>ns</sup>	0.11 <sup>ns</sup>	0.33*	0.48**	0.11 <sup>ns</sup>	0.36*

ns=no significativo, \*P<0.05, \*\*P<0.01.

La evolución de la producción de *Daphnia longispina*, muestra que durante el primer máximo de esta especie la producción de las clases de tamaño mayores es menor que en el segundo, y en este último, la producción de la clase 1 es claramente la más importante (Fig. 42). La producción máxima de este cladóceros en el primer máximo es ligeramente inferior (13.6  $\mu\text{g}/\text{l}\cdot\text{día}$ ) a la del segundo (15.6  $\mu\text{g}/\text{l}\cdot\text{día}$ ).

### 3 metros



### 10 metros

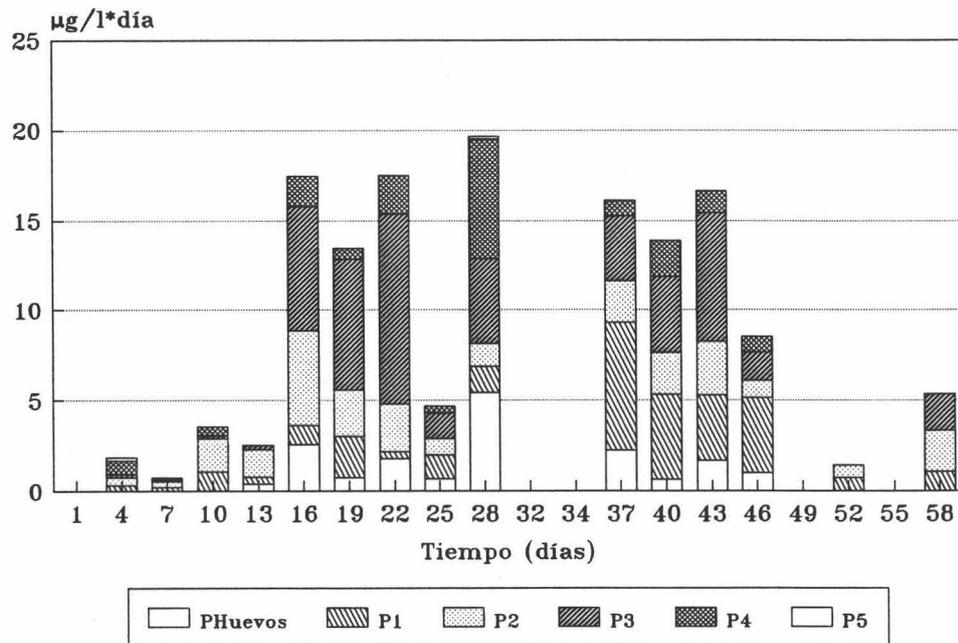


Fig. 42. Producción de huevos y de las distintas clases de tamaño de *Daphnia longispina* a 3 y 10 metros de profundidad durante la primavera (Abril y Mayo) de 1991 en el embalse de Bermejales.

Anteriormente (págs. 99-103) hemos comentado que tras el aclaramiento del agua el alimento algal es significativamente menor que en el periodo anterior, de forma que la mayor producción de la clase 1 durante el mes de Mayo puede ser debida a que la concentración de alimento no es lo suficientemente elevada como para permitir un buen desarrollo hacia las clases de mayor tamaño.

En cuanto a los valores del cociente P/B diario, disminuyen al aumentar el tamaño de *Daphnia* (Tabla 21), de manera que las clases más grandes son menos productivas que las formas juveniles. El cociente P/B de *Daphnia* para el periodo de estudio (54 días) fué de 5.751, siendo antes del máximo aclaramiento del agua (28 días) de 2.541, y con posterioridad al mismo (26 días) de 3.21. Así pues, durante el primer máximo de *Daphnia* la productividad fué menor que durante el segundo.

Tabla 21. Valores del cociente P/B diario para las distintas clases de tamaño de *Daphnia* y para el conjunto de la población.

	P/B por día
Clase 1	0.171
Clase 2	0.105
Clase 3	0.062
Clase 4	0.028
Clase 5	0.004
Población de <i>Daphnia</i>	0.107

En resumen, queda patente la importancia del alimento en el desarrollo de *Daphnia*, y, en particular, es la fracción comprendida entre 12 y 40  $\mu\text{m}$  la principalmente responsable del crecimiento de la población de *Daphnia*. Según Pérez-Martínez

(1992) este rango de tamaño algal incluye esencialmente a *Cryptomonas erosa* y las células más grandes de *Cyclotella ocellata*.

La mayor influencia de estas algas, puede ser debida a una mayor calidad de este alimento de mayor tamaño, o bien a una alimentación selectiva de *Daphnia* por estas partículas mayores. Así pues, es de gran importancia estudiar la posible selección de tamaños por parte de este cladóceros.

#### 2.3.2.1-Selección del alimento algal

Para observar si *Daphnia longispina* muestra una alimentación selectiva en el embalse de Bermejales, que explique la mayor influencia de las algas comestibles más grandes en el desarrollo de esta población, se llevó a cabo durante la primavera de 1992 un análisis de clorofila-a presente en el contenido intestinal de *Daphnia*, y de la clorofila-a presente en el medio diferenciando distintas fracciones de tamaño algal, con el fin de detectar si *Daphnia* presenta alguna preferencia por alguna de estas fracciones algales.

Se estudiaron cuatro fracciones de tamaño de clorofila: 1) 0-5  $\mu\text{m}$ ; 2) 5-10  $\mu\text{m}$ ; 3) 10-40  $\mu\text{m}$ ; 4) >40  $\mu\text{m}$ , que se denominarán fracciones 1, 2, 3 y 4 respectivamente. De esta forma se observará la relación con las algas no ingeribles (>40  $\mu\text{m}$ ) e ingeribles de distintos tamaños.

Para conocer la importancia que tuvieron las distintas fracciones algales sobre la dieta de *Daphnia*, se llevo a cabo un estudio comparativo entre el contenido pigmentario intestinal de *Daphnia* (CPI) y las concentraciones de las distintas fracciones de tamaño algales presentes en el embalse. En este sentido, diversos autores han demostrado que cuanto mayor es la concentración de alimento, mayor es la tasa de ingestión (Lampert

y Muck 1985, Lei y col. 1990, Dam y Peterson 1991). Por ello, si no existe selección del alimento por parte de *Daphnia*, las distintas fracciones algales del medio tendrían la misma repercusión en el CPI de *Daphnia*.

Los valores obtenidos en nuestro estudio para el CPI de *Daphnia* oscilaron entre 0.0007 y 0.042 ng de clorofila por ug de peso seco de *Daphnia*, siendo el rango de variación de la concentración de clorofila-a de la fracción algal comestible (<40  $\mu\text{m}$ ) entre 1.1 y 17.7  $\mu\text{g/l}$ .

En el análisis comparativo entre el CPI de *Daphnia* las fracciones algales del medio, el primero muestra una relación positiva altamente significativa con la fracción algal 2 (10-40  $\mu\text{m}$ ) (Fig. 43, Tabla 22). Además, esta positiva y negativamente relacionado con las fracciones 1 (>40  $\mu\text{m}$ ) y 3 (5-10  $\mu\text{m}$ ), respectivamente (Tabla 22). Llama, pues, la atención que algas con un tamaño ingerible (fracción 3) influya negativamente sobre la alimentación de *Daphnia* mientras que otras con un tamaño teóricamente no ingerible (fracción 1) lo hace positivamente.

Tabla 22. Correlaciones entre el contenido pigmentario intestinal (CPI) de *Daphnia* y las distintas fracciones de tamaño de clorofila presentes en el embalses.

	CPI de <i>Daphnia</i>	Log-CPI de <i>Daphnia</i>
Clorofila 1 (>40 $\mu\text{m}$ )	+0.50*	+0.32 <sup>ns</sup>
Clorofila 2 (10-40 $\mu\text{m}$ )	+0.86***	+0.59**
LogClorofila 3 (5-10 $\mu\text{m}$ )	-0.85***	-0.53*
LogClorofila 4 (<5 $\mu\text{m}$ )	+0.43 <sup>ns</sup>	+0.54*

ns= no significativo, \*P<0.05, \*\*P<0.01, \*\*\*P<0.001

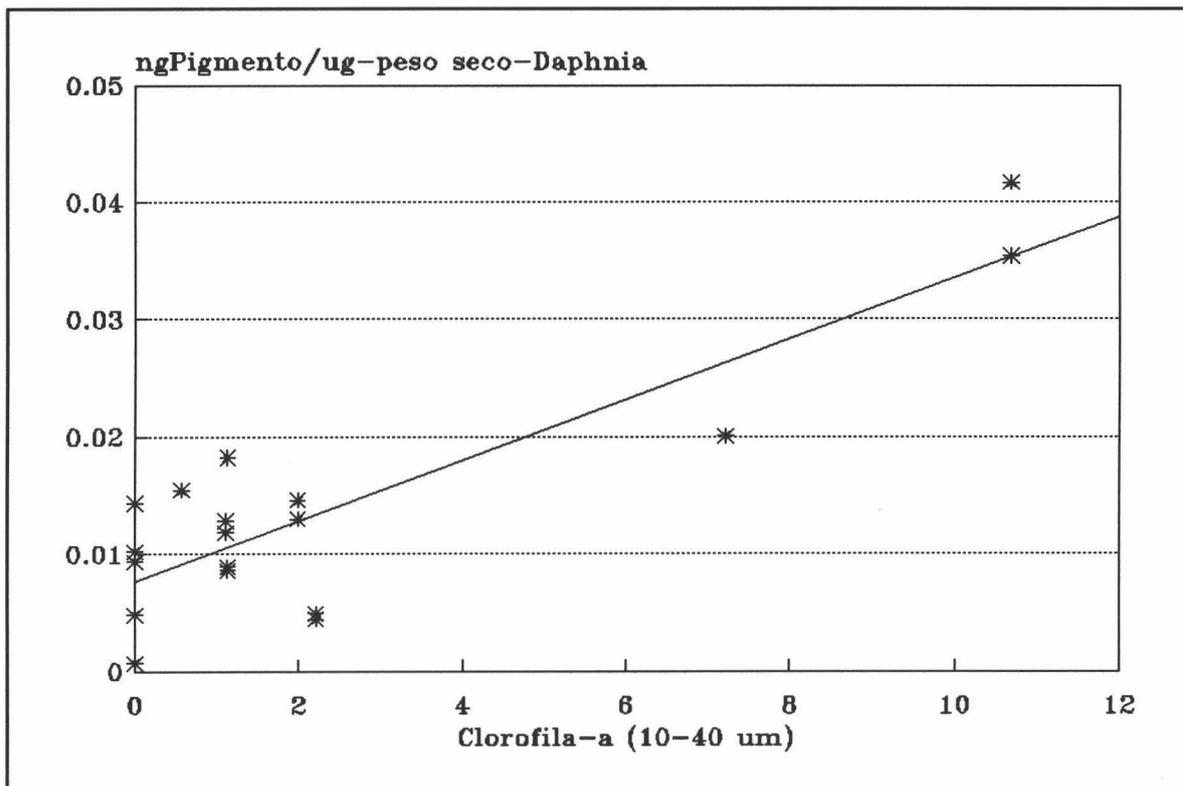


Fig. 43. Relación entre el contenido pigmentario intestinal (CPI) de *Daphnia longispina* y la concentración de clorofila-a de la fracción algal 2 (10-40 μm).

En el caso de la fracción 4 (<5 μm) existe una relación positiva si se transforma logarítmicamente el CPI de *Daphnia*, (Tabla 22).

Ya que pueden existir relaciones entre las distintas fracciones algales, se realizaron análisis múltiples para compensar las covarianzas. Una regresión "forward stepwise" con el CPI de *Daphnia* como variable dependiente y las distintas clases de tamaño algal del medio como independientes revela que las fracciones 2 (10-40 μm) y 4 (<5 μm) están positivamente relacionadas, mientras que la fracción 1 (>40 μm) lo está negativamente (Tabla 23a). El mayor coeficiente de correlación parcial lo presenta la fracción 2, la cual explica el 75% de la variabilidad del CPI de *Daphnia* (Tabla 23a).

Tabla 23a. Regresión múltiple "forward stepwise" usando el contenido pigmentario (CPI) de *Daphnia* como variable dependiente y las fracciones de clorofila como independientes

N=18 gl=3, 14 p<0.001	<u>CPI de <i>Daphnia</i></u>		
	<u>Beta</u>	<u>F</u>	<u>Incremento de r<sup>2</sup></u>
Clorofila 1 (>40 $\mu\text{m}$ )	-0.39*	8.4	0.07
Clorofila 2 (10-40 $\mu\text{m}$ )	+1.05***	47.1	0.75
LogClorofila 3 (5-10 $\mu\text{m}$ )	-----	-----	-----
LogClorofila 4 (<5 $\mu\text{m}$ )	+0.41**	6.0	0.07
			<u>r<sup>2</sup>=0.89</u>

\*P<0.05, \*\*P<0.01, \*\*\*P<0.001. El valor de F de la clorofila de la fracción algal 3 no es significativo (0.65). gl= grados de libertad.

La ecuación de esta regresión múltiple queda expresada por:

$$\text{CPI (ngPig}/\mu\text{g ps)} = 0.0136 + 0.0032 \cdot \text{Cl-2}(\mu\text{g/l}) + 0.0018 \cdot \text{Cl-4}(\mu\text{g/l}) - 0.0007 \cdot \text{Cl-1}(\mu\text{g/l})$$

siendo CPI el contenido pigmentario intestinal de *Daphnia*, y Cl-2 (10-40  $\mu\text{m}$ ), Cl-4 (<5  $\mu\text{m}$ ) y Cl-1 (>40  $\mu\text{m}$ ) las concentraciones de clorofila-a de las distintas fracciones algales presentes en el embalse. La fracción 3 (5-10  $\mu\text{m}$ ) no alcanza un valor de F significativo que le permita entrar en esta regresión.

Si la regresión se lleva a cabo transformando logarítmicamente el CPI de *Daphnia*, ya que la fracción 4 presenta mejor correlación con esta transformación (Tabla 22), las fracciones 2, 3 y 4 muestran significación positiva y la fracción 1 negativa (Tabla 23b). En este caso, la explicación de la

fracción 2 es menor que en la regresión anterior (35%), pero sigue siendo la más elevada de las variables independientes (Tabla 23b).

Hay que destacar el hecho de que pese a presentar la fracción 1 (>40  $\mu\text{m}$ ) una correlación positiva con el CPI de *Daphnia* (Tabla 22), al eliminar la variabilidad que tiene en comun con las restantes fracciones algales, esta relación pasa a ser negativa y significativa (Tablas 23a y 23b).

Tabla 23b. Regresión múltiple "forward stepwise" usando el contenido pigmentario intestinal (CPI) de *Daphnia*, transformado logarítmicamente, como variable dependiente y las fracciones de tamaño algal como independientes.

	<u>Log-CPI de <i>Daphnia</i></u>		
	<u>Beta</u>	<u>F</u>	<u>Incremento de <math>r^2</math></u>
N=18 gl=4, 13 p<0.001			
Clorofila 1 (>40 $\mu\text{m}$ )	-1.14**	4.9	0.12
Clorofila 2 (10-40 $\mu\text{m}$ )	+2.05***	8.6	0.35
LogClorofila 3 (5-10 $\mu\text{m}$ )	+1.03**	9.5	0.14
LogClorofila 4 (<5 $\mu\text{m}$ )	+0.93***	6.3	0.19
			$r^2=0.80$

\*\*P<0.01, \*\*\*P<0.001

En resumen, nuestros resultados sugieren que las algas mayores de 40  $\mu\text{m}$  (*Ceratium* y *Peridinium*) interfieren con la alimentación *Daphnia*, mientras que aquellas con un tamaño

inferior son consumidas. Además, las algas con un tamaño comprendido entre 10 y 40  $\mu\text{m}$ , fundamentalmente *Cryptomonas erosa* y *Cyclotella ocellata* (Pérez Martínez 1992), son seleccionadas sobre el resto por este cladóceros, siendo estas algas comestibles de mayor tamaño las que mayor incidencia muestran en el desarrollo de *Daphnia* (págs. 117-127).

#### 3.2.4-Efectos de la alimentación del zooplancton sobre la densidad algal. Limitación del alimento y aclaramiento del agua

Anteriormente, hemos visto como las algas estimulan el desarrollo de las poblaciones zooplanctónicas en el embalse de Bermejales, pero el impacto de la filtración de estas últimas sobre las primeras puede provocar un descenso considerable de la biomasa algal que se traduce en un aclaramiento del agua (Lampert 1978). Esta reducción de las fuentes de alimento tiene gran importancia ya que puede conducir a interacciones de tipo competitivo entre las especies del zooplancton.

Según esto hemos podido observar como el primer máximo de *Daphnia*, en el que dominaron las formas de mayor tamaño (clases 3 y 4), está seguido por una fase de aclaramiento del agua en la cual la transparencia se incremento de 1.1 a 3.1 metros de profundidad en 21 días, y la concentración de la fracción algal menor de 40  $\mu\text{m}$  experimentó un notable descenso (Fig. 44).

Este descenso, provoca la reducción de la abundancia de *Daphnia* (págs. 120-121), que es seguida por un aumento de las poblaciones de rotíferos, fundamentalmente *K. cochlearis* y *A. fissa* disminuyendo progresivamente la claridad del agua.

El segundo máximo de *Daphnia*, a diferencia del anterior, no coincide con un aumento de la transparencia del agua ni con una reducción en los valores de la fracción de clorofila comestible (Fig. 44), si bien, en este caso, la población de *Daphnia* estuvo

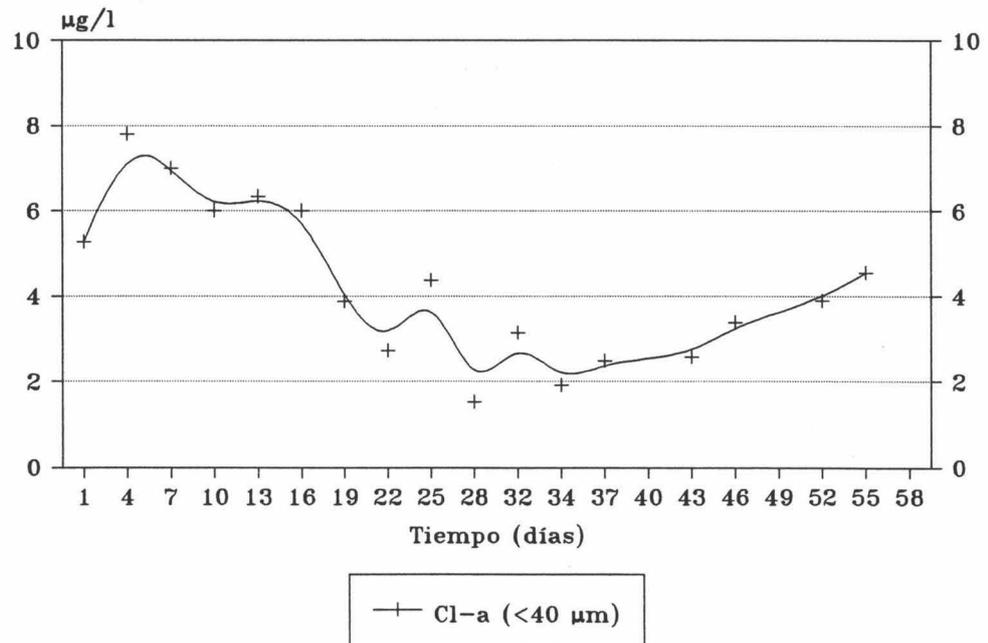
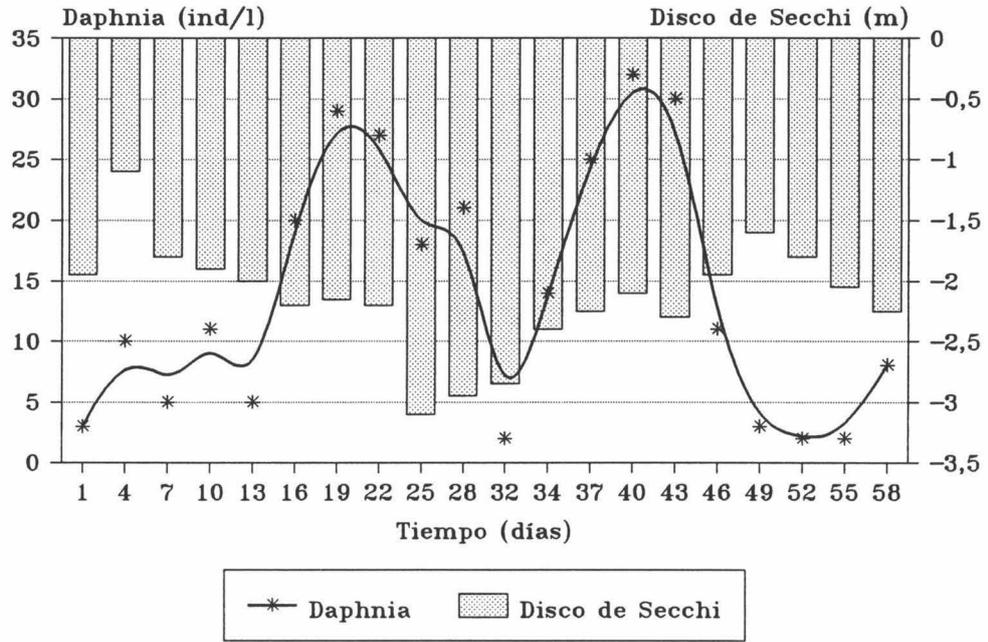


Fig. 44. Distribución de la transparencia del agua, la biomasa de *Daphnia longispina* y la concentración de clorofila-a comestible durante la primavera (Abril y Mayo) de 1991 en el embalse de Bermejales.

dominada por formas juveniles (clases 1 y 2).

Estas observaciones sugieren la posibilidad de que el alimento algal y, por consiguiente, la transparencia del agua, esten fundamentalmente controladas por los dáfnidos de mayor tamaño.

Para comprobar este hecho, se emplearon análisis de regresion en los cuales se estudió la relación de cada una de las especies zooplanctónicas y de las distintas clases de tamaño de *Daphnia* con los niveles de la fracción comestible algal, de manera que correlaciones negativas indicarán un efecto depresor sobre la biomasa fitoplanctónica comestible.

En este sentido, la biomasa de *Daphnia* esta negativamente correlacionada con esta fracción algal, y las relaciones entre las distintas clases de tamaño de este cladócero con los niveles de clorofila-a revelan que la concentración de alimento esta significativamente afectada por la clase 4 (1.228-1.478 mm) (Tabla 24).

En cuanto a las especies de rotíferos, *Keratella cochlearis* y *Anuraeopsis fissa* tambien están inversamente relacionadas con el alimento presente en el medio, pero *Synchaeta oblonga* muestra una relación positiva que sugiere que la presencia de esta especie requiere altas concentraciones de alimento (Tabla 24).

Por su parte, la temperatura no muestra una relación significativa con la biomasa fitoplanctónica comestible (Tabla 24).

Sin embargo, dado que puede haber fenómenos de interacción entre las distintas especies zooplanctónicas que afecten a la variabilidad de las mismas, se llevó a cabo un análisis múltiple para compensar estas covarianzas. En este sentido, primeramente llevamos a cabo una regresión múltiple "standard" en donde la variable dependiente fué la concentración de alimento algal

Tabla 24. Correlaciones de la clorofila-a (<40  $\mu\text{m}$ ) con estimas de la biomasa zoo-planctónica y la temperatura. Algunas variables fueron transformadas logarítmicamente cuando mostraron mayores coeficientes de correlación que los datos naturales.

N=35	LogClo-a<40 $\mu\text{m}$
<i>Daphnia</i>	-0.43**
Clase 1 de Daph.	-0.23 <sup>ns</sup>
Clase 2 de Daph.	-0.02 <sup>ns</sup>
Clase 3 de Daph.	-0.29 <sup>ns</sup>
Clase 4 de Daph.	-0.60***
Clase 5 de Daph.	+0.05 <sup>ns</sup>
LogRotíferos	-0.39*
<i>Anuraeopsis</i>	-0.39*
Log <i>Keratella</i>	-0.34*
Log <i>Synchaeta</i>	+0.35*
<i>Tropocyclops</i>	-0.03 <sup>ns</sup>
Copepoditos(Trop.)	-0.03 <sup>ns</sup>
LogNauplios(Trop.)	+0.16 <sup>ns</sup>
LogZooplancton	-0.39*
Temperatura	-0.23 <sup>ns</sup>

\*P<0.05, \*\*P<0.01, \*\*\*P<0.001,  
ns= no significativa (P>0.05).

mientras que se utilizaron como variables independientes las especies zooplanctónicas y la temperatura. El resultado de este análisis revela que sólo *Daphnia* y la temperatura estuvieron significativamente relacionadas (Tabla 25a), si bien el coeficiente de correlación parcial de *Daphnia* es superior al de

la temperatura, con lo que *Daphnia* explica una mayor parte de la variabilidad de la biomasa algal comestible.

Esta significación esta basada en el t-test, sin embargo el F-test es más exacto a la hora de examinar los coeficientes de regresión (Edwards 1985). Por esta razón, a continuación se llevo a cabo una regresión "forward stepwise", del mismo modo que se hizo para el estudio de la fecundidad, en la cual solamente son seleccionadas aquellas variables con un valor de F significativo que incrementan significativamente la suma de los cuadrados de la regresión. En este segundo análisis, muestran relaciones significativas *Daphnia*, la temperatura y *Keratella* (Tabla 25a), pero *Daphnia* seguía explicando la mayor parte de la variabilidad de la clorofila (19%).

Tabla 25a. Regresiones múltiples (standard y "forward stepwise") con la clorofila como variable dependiente y las especies zooplanctónicas y la temperatura como independientes. Algunas variables han sido transformadas logarítmicamente cuando presentan coeficientes más elevados que los datos naturales.

N=35	LogClo-a(<40 $\mu$ m) (regr. stepwise) $r^2=0.47$		LogClo-a(<40 $\mu$ m) (regr. standard) $r^2=0.52$
	<u>Beta</u>	<u>F</u>	<u>Beta</u>
<i>Daphnia</i>	-0.58**	7.7	-0.55***
Log <i>Keratella</i>	-0.34*	6.4	-0.33 <sup>ns</sup>
Log <i>Synchaeta</i>	-----		+0.12 <sup>ns</sup>
<i>Anuraeopsis</i>	-----		-0.07 <sup>ns</sup>
<i>Tropocyclops</i>	-----		+0.23 <sup>ns</sup>
Temperatura	-0.51**	8.8	-0.42*

ns= no significativo, \*P<0.05, \*\*P<0.01, \*\*\*P<0.001

Cuando en estos análisis se consideraron las distintas clases de tamaño de *Daphnia* por separado, y se diferenciaron los copepoditos y nauplios de *Tropocyclops*, la regresión múltiple "standard" muestra que únicamente la clase 4 de *Daphnia* estuvo significativamente relacionada con el alimento algal (Tabla 25b).

Tabla 25b. Regresiones múltiples (standard y "forward stepwise") con la clorofila-a (<40  $\mu\text{m}$ ) como variable dependiente y como independientes la temperatura y los grupos zooplanctónicos, diferenciando las clases de tamaño de *Daphnia* y los estadios de copepodito y nauplio en *Tropocyclops*. Algunas variables fueron transformadas logarítmicamente cuando mostraron coeficientes de correlación parciales más elevados que los datos naturales.

N=35	LogClo-a<40 $\mu\text{m}$ (regr. standard) $r^2=0.73$	LogClo-a<40 $\mu\text{m}$ (regr. stepwise) $r^2=0.63$	
	<u>Beta</u>	<u>Beta</u>	<u>F</u>
Clase 1 de Daph.	+0.06 <sup>ns</sup>	-----	
Clase 2 de Daph.	+0.15 <sup>ns</sup>	-----	
Clase 3 de Daph.	-0.17 <sup>ns</sup>	-----	
Clase 4 de Daph.	-0.77***	-0.73***	18.5
Clase 5 de Daph.	+0.14 <sup>ns</sup>	-----	
<i>Anuraeopsis</i>	-0.15 <sup>ns</sup>	-0.31*	14.2
Log <i>Keratella</i>	-0.41 <sup>ns</sup>	-----	
Log <i>Synchaeta</i>	-0.13 <sup>ns</sup>	-----	
Copepoditos(Trop.)	+0.12 <sup>ns</sup>	-----	
LogNauplios(Trop.)	+0.37 <sup>ns</sup>	-----	
Temperatura	-0.12 <sup>ns</sup>	-0.32*	6.2

\* $P < 0.05$ , \*\*\* $P < 0.001$ , ns= no significativo ( $P > 0.05$ ).

En la regresión "forward stepwise", presentan relaciones significativas con el alimento la clase 4 de *Daphnia*, *Anuraeopsis* y la temperatura, pero el coeficiente de correlación de la primera variable es mayor que para las otras dos, y, por consiguiente, explica mayormente la variabilidad de la concentración de clorofila-a del fitoplancton comestible (36%) (Tabla 25b).

Anteriormente comentamos la relación existente entre la fracción algal comestible ( $<40 \mu\text{m}$ ) y la claridad del agua, de forma que ya que las grandes *Daphnia* disminuyen los niveles de fitoplancton, aumentan, a su vez, la transparencia del agua. Así pues, se ha podido observar una correlación positiva y significativa entre la profundidad de visión del disco de Secchi y la abundancia de las *Daphnia* de la clase 4 ( $r=0.32$ ,  $p<0.05$ ). Esta relación se hace aún más patente si se lleva a cabo con un desfase de tres días entre ambos parámetros, y considerando únicamente los individuos de *Daphnia* más grandes presentes a 3 metros, que serán los que mayor repercusión tengan sobre la claridad del agua (Fig. 45). Realizando una regresión múltiple "forward stepwise" con las distintas clases de tamaño de *Daphnia* como variables independientes, la clase 4 es la única con un valor de F significativo ( $F=13.9$ ;  $gl=1, 17$ ;  $p<0.01$ ) que le permite entrar en la regresión.

En resumen, la concentración de alimento estuvo principalmente controlada por la biomasa de *Daphnia*, principalmente por aquellos individuos de *Daphnia* de mayor tamaño (1.227-1.478 mm). Este efecto depresor de *Daphnia* puede conducir las interacciones competitivas con otras especies.

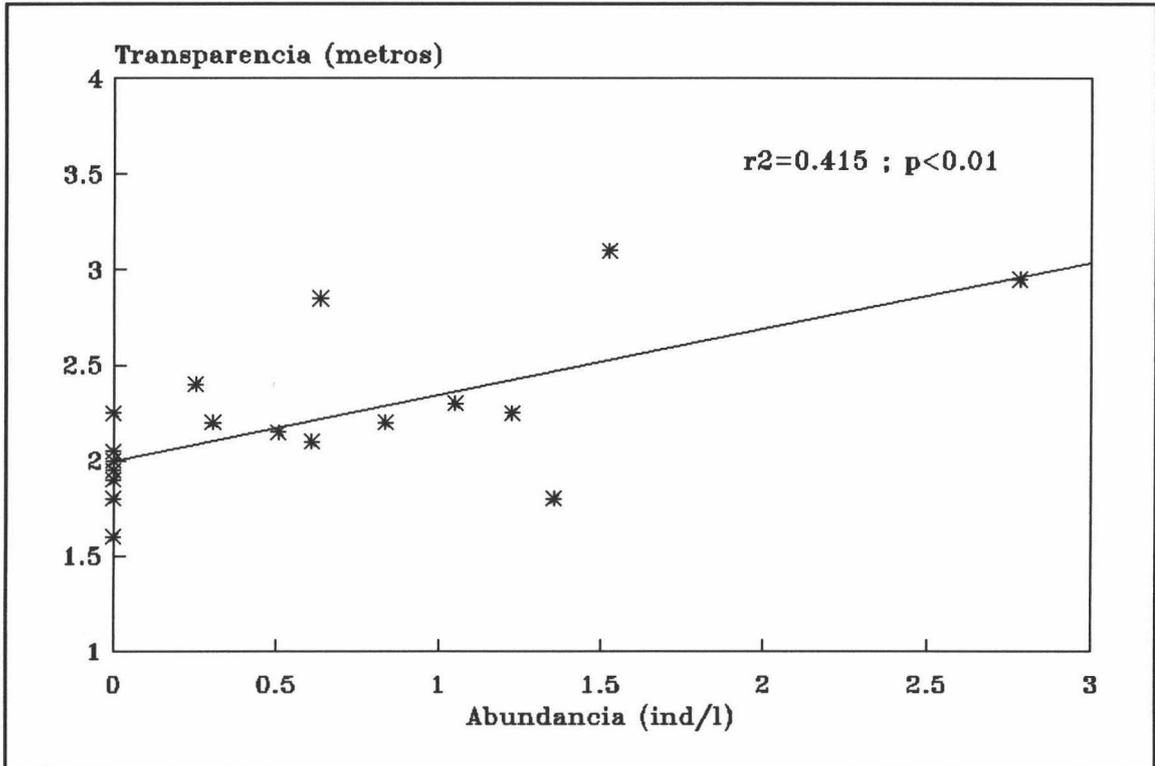


Fig. 45. Relación entre los individuos de mayor tamaño de *Daphnia longispina* (>1.23 mm) y la transparencia del agua.

### 3.3-INTERACCIONES COMPETITIVAS DE LAS POBLACIONES ZOOPLANCTONICAS EN EL EMBALSE DE BERMEJALES

La competencia interespecífica es frecuentemente visualizada como configuradora de la composición de especies y de la estructura de tamaños de las comunidades naturales.

En nuestro estudio hemos observado una segregación temporal entre las poblaciones de *Daphnia* y *Bosmina* (Fig. 46) que podría sugerir una interacción de tipo competitivo, si bien no existe una correlación negativa significativa entre ambas poblaciones ( $p > 0.05$ ).

Por otra parte, los cladóceros y los rotíferos compiten indirectamente por las fuentes alimenticias compartidas, ya que los nichos alimenticios de los rotíferos están incluidos dentro de los de los cladóceros (Gilbert 1988b), proceso se conoce como competencia explotativa. Además, los grandes cladóceros ( $> 1.2$  mm) pueden imponer una mortalidad apreciable sobre los rotíferos mediante la interferencia mecánica o interferencia competitiva, en la que los rotíferos susceptibles quedan atrapados en la cámara branquial de los cladóceros y posteriormente son expulsados dañados o muertos (Gilbert 1988b).

De este modo, en nuestro estudio, las poblaciones de rotíferos alcanzaron su mayor importancia durante el segundo máximo de *Daphnia*, cuando las formas juveniles eran más relevantes en esta población (Fig. 47). Este hecho sugiere una posible interacción competitiva entre los grandes dáfnidos y los rotíferos, que bien pudiera ser por medio de la competencia explotativa o por interferencia mecánica.

La cuantificación de estos dos mecanismos en la supresión de los rotíferos por los cladóceros presenta muchas dificultades porque ambos procesos no son fácilmente separables cuando operan conjuntamente.

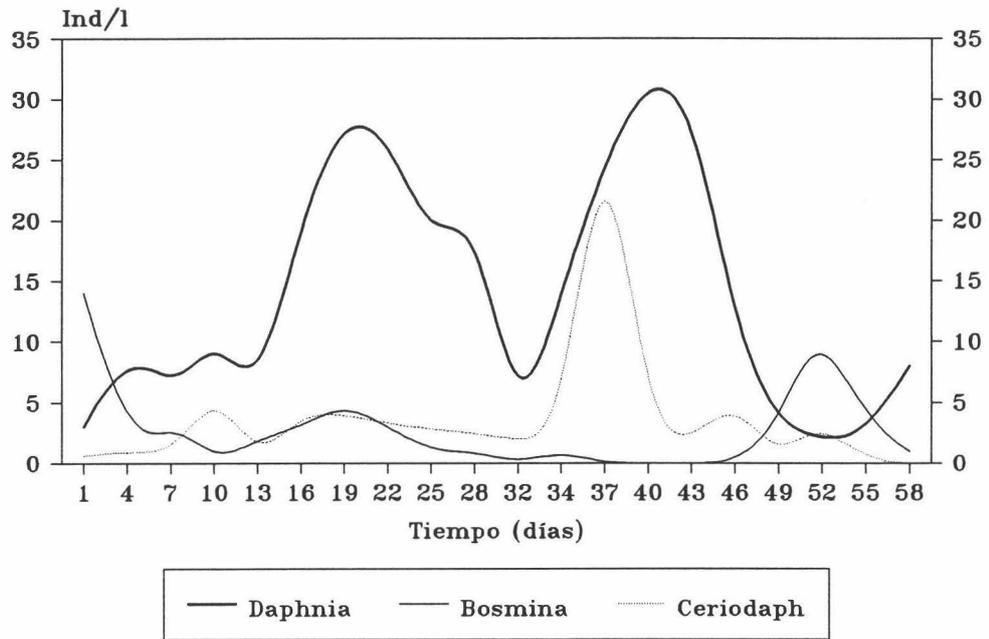


Fig. 46. Evolución de las especies de cladóceros durante la primavera (Abril y Mayo) de 1991 en el embalse de Bermejales.

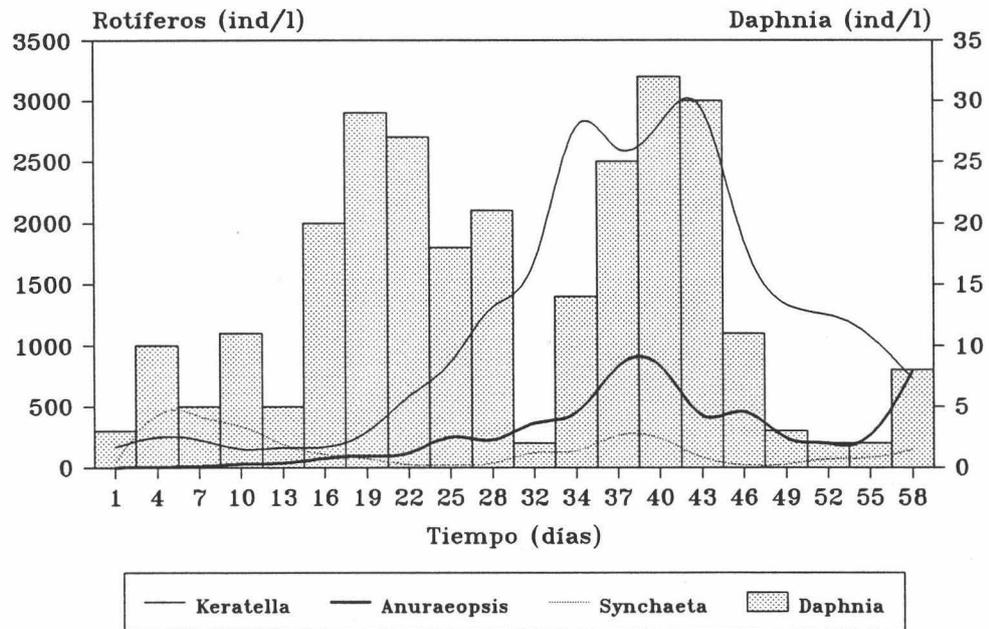


Fig. 47. Evolución de las especies de rotíferos y de Daphnia longispina durante la primavera (Abril y Mayo) de 1991 en el embalse de Bermejales.

### 3.3.1-Competencia explotativa

La manifestación más evidente de la competencia explotativa resulta de una disminución del potencial de crecimiento de una población como consecuencia de la limitación de alimento que provoca otra población.

Previamente, hemos comentado el efecto depresor que los individuos de la clase 4 de *Daphnia longispina* (1.227-1.478 mm) ejercen sobre la fracción algal comestible (<40  $\mu\text{m}$ ). Asimismo, esta fracción comestible de fitoplancton tiene una gran influencia positiva sobre las tasas de natalidad y fecundidad de *Anuraeopsis fissa*, por lo que la filtración de *Daphnia* reduce a su vez la natalidad de *Anuraeopsis*. De hecho, se ha podido comprobar una relación negativa y significativa entre la natalidad de *A. fissa* y la abundancia de los individuos *Daphnia* de la clase 4, así como con la biomasa total de *Daphnia* (Tabla 26), que manifiesta el efecto negativo que *Daphnia* tiene sobre el crecimiento poblacional de *Anuraeopsis*.

Tabla 26. Correlaciones entre las tasas de natalidad de los rotíferos (b) y las abundancias poblacionales.

	b- <i>Keratella</i> N=28	b- <i>Anuraeopsis</i> N=19	b- <i>Synchaeta</i> N=15
<i>Keratella</i>	-0.31 <sup>ns</sup>	-0.64**	-0.20 <sup>ns</sup>
<i>Anuraeopsis</i>	-0.60***	-0.39 <sup>ns</sup>	+0.29 <sup>ns</sup>
<i>Synchaeta</i>	+0.32 <sup>ns</sup>	+0.03 <sup>ns</sup>	-0.26 <sup>ns</sup>
<i>Daphnia</i>	+0.34 <sup>ns</sup>	-0.52*	-0.23 <sup>ns</sup>
Clase 4- <i>Daphnia</i>	+0.40 <sup>ns</sup>	-0.47*	-0.31 <sup>ns</sup>
LogClase 4- <i>Daphnia</i>	+0.41*	-0.47*	-0.51*
Copepoditos ( <i>Tropocyclops</i> )	+0.27 <sup>ns</sup>	-0.59**	-0.63*

ns= no significativo, \*P<0.05, \*\*P<0.01, \*\*\*P<0.001

Por el contrario, en el caso de *Keratella cochlearis*, pese a existir una relación positiva entre la fracción algal menor de 40  $\mu\text{m}$  y la natalidad de esta especie, no es tan marcada como en el caso de *Anuraeopsis* (pág. 112), posiblemente por la utilización de otra fuente alimentaria, además del fitoplancton, por parte de *Keratella*. Posiblemente por esta razón no se ha observado una relación negativa entre la natalidad y la abundancia de los grandes dáfnidos (Tabla 26).

Respecto a la natalidad de *Synchaeta oblonga*, se observa una relación negativa significativa con los grandes dáfnidos, pero no con el conjunto de la población de *Daphnia* (Tabla 26), de manera que en este caso, solo los grandes dáfnidos tienen un efecto negativo sobre la reproducción de este rotífero.

Independientemente del efecto de *Daphnia*, también parecen existir fenómenos competitivos entre las poblaciones de rotíferos, ya que se ha podido evidenciar una relación negativa significativa tanto entre la natalidad de *Keratella* y abundancia de *Anuraeopsis*, como entre la natalidad de *Anuraeopsis* y la abundancia de *Keratella* (Tabla 26). Este hecho sugiere una competencia por un mismo recurso entre estas especies.

### 3.3.2-Interferencia mecánica y depredación

Los grandes dáfnidos (>1.2 mm) también pueden afectar a los rotíferos a través de la interferencia mecánica, siendo este un efecto directo de *Daphnia* sobre los rotíferos, a diferencia del de la competencia explotativa que es indirecto.

En este sentido, la abundancia de *Synchaeta oblonga* muestra una fuerte relación negativa con los individuos de la clase 4 de *Daphnia* (Fig. 48), que son los que superan los 1.2 mm de longitud. Cuando los grandes dáfnidos fueron abundantes la población de *S. oblonga* es escasa o nula, de manera que aunque

*Daphnia* no afecta negativamente el crecimiento poblacional de este rotífero, si reduce la densidad del mismo.

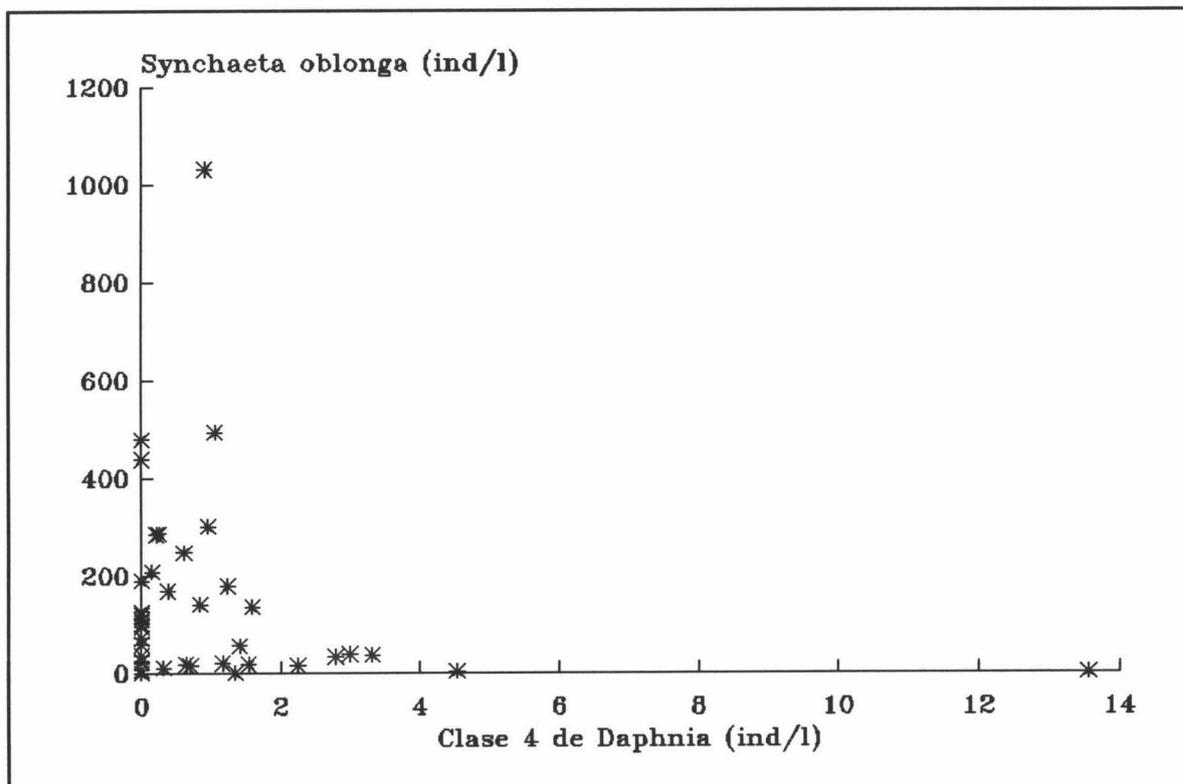


Fig. 48. Relación entre la densidad de *Synchaeta oblonga* y la de los individuos de la clase 4 de *Daphnia longispina* en el embalse de Bermejales.

Por su parte, ni *K. cochlearis* ni *A. fissa* presentan relaciones significativas con estos dáfnidos, lo cual parece indicar que la interferencia mecánica no afecta a estos rotíferos en nuestro estudio.

A pesar de ello, como la habilidad de *Daphnia* para interferir sobre *Anuraeopsis fissa* no ha sido estudiada en trabajos previos, mientras que si se ha analizado para *S. oblonga* y *K. cohlearis*, realizamos un experimento de laboratorio con el fin de comprobar si la interferencia mecánica afecta a *A. fissa*. La explicación pormenorizada del diseño experimental esta recogida en el capítulo de Material y Métodos (pág. 46).

En dicha experiencia, se compararon las densidades poblacionales de *Anuraeopsis* en presencia y en ausencia de *Daphnia* (1.5-1.7 mm). El resultado revela que las diferencias en las medias poblacionales de *Anuraeopsis* entre el tratamiento control sin *Daphnia* y el tratamiento experimental con *Daphnia* no son significativamente diferentes (Tabla 27). Para evitar que la competencia explotativa afectará a los resultados, ésta se minimizó utilizando altas densidades de alimento (*Chlamydomonas* sp.) y cortos periodos de incubación.

Tabla 27. Abundancia de *Anuraeopsis* en un experimento para describir los efectos de *Daphnia*, y análisis de la varianza (ANOVA) referido a las densidades finales de *Anuraeopsis*. En cada tratamiento fueron empleadas tres réplicas.

Densidad inicial de <i>Anuraeopsis</i>		Densidad final de <i>Anuraeopsis</i> (sin <i>Daphnia</i> )		Densidad final de <i>Anuraeopsis</i> (con <i>Daphnia</i> )		ANOVA	
<u>N</u>	<u>SD</u>	<u>N</u>	<u>SD</u>	<u>N</u>	<u>SD</u>	<u>F</u>	<u>p</u>
67.5	9.2	114.7	18.5	104.7	23.5	0.33	0.6

N=Número medio de *Anuraeopsis*; SD=Desviación estandar.

Según las diferencias en el crecimiento poblacional de *A. fissa* entre uno y otro tratamiento, se calculó la tasa de mortalidad debida a la interferencia de *Daphnia* ( $d_D$ ) que sólomente es de 0.04 por día. Así pués, la interferencia mecánica no afecta a la dinámica de *A. fissa*.

Por otra parte, además del efecto negativo de *Daphnia* sobre los rotíferos, estos últimos pueden ser suprimidos por la depredación de copépodos, en nuestro caso de *Tropocyclops prasinus*.

Sin embargo, *S. oblonga* es el único rotífero que muestra una relación negativa con los copépodos y adultos de *T. prasinus*

(Tabla 28), por lo que, ni *A. fissa* ni *K. cochlearis* estan sometidas a una presión de depredación.

Además, tambien hemos observado que las natalidades de *S. oblonga* y *A. fissa* estan negativamente relacionadas con *T. prasinus* (Tabla 26), lo cual sugiere que o bien este ciclópido depreda los huevos que puedan ser liberados de los rotíferos, o bien que los individuos con huevos son más facilmente depredados que los que carecen de ellos. Este hecho, debe afectar a las estimaciones de natalidad de estos rotíferos impidiendo conocer que factores las influyen. Sin embargo, esta depredación no impide que la natalidad de *A. fissa* muestre relaciones altamente significativas con el alimento.

Tabla 28. Correlaciones entre la biomasa de *Tropocyclops* transformada logaritmicamente y las especies de rotíferos en Bermejales.

N=40	<i>Keratella</i>	<i>Anuraeopsis</i>	<i>Synchaeta</i>
Log <i>Tropocyclops</i> (Copepoditos)	+0.28 <sup>ns</sup>	-0.24 <sup>ns</sup>	-0.46**

\*\*P<0.01, ns= no significativo (P>0.05)

## DISCUSSION

#### 4.-DISCUSION

##### 4.1-CARACTERISTICAS TROFICAS DE LOS EMBALSES. CICLO ANUAL. ESTADO TROFICO Y ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD

Las características tanto físico-químicas como biológicas analizadas definen un amplio gradiente trófico para los embalses estudiados.

En primer lugar, el agotamiento del oxígeno hipolimnético durante el periodo de estratificación es indicativo de un marcado carácter eutrófico (Wetzel 1983), habiendo sido considerado como tal en algunos embalses españoles (Armengol et al. 1990).

En nuestro caso, sólomente el embalse de Cubillas puede ser catalogado como eutrófico ya que es el único de los embalses estudiados en que llega a producirse tal agotamiento. Las estimas del deficit relativo de oxígeno sitúan en el extremo opuesto al embalse de Quentar.

La concentración de clorofila-a también es un parámetro utilizado en la clasificación trófica de sistemas (Wetzel 1983). Sin embargo, no disponemos de medidas de la clorofila-a total, ya que solo se calcularon las concentraciones de clorofila-a correspondientes al fitoplancton menor de 40  $\mu\text{m}$ , de manera que la clorofila-a total en nuestros medios debe ser mayor a los valores que hemos estimado. A pesar de ello, Cubillas presenta unos valores de clorofila-a (11-96  $\mu\text{g/l}$ ) lo suficientemente elevados como para quedar encuadrado en la eutrófia según los rangos presentes en Wetzel (1983), siendo unas concentraciones muy elevadas en relación al conjunto de los embalses españoles (Riera et al. 1992).

Así pues, a partir de los niveles de oxígeno hipolimnético y de clorofila-a sólomente podemos tener certeza del carácter muy eutrófico de Cubillas.

Además del oxígeno y la clorofila-a, el cálculo del índice de estado trófico (TSI), a partir de la transparencia del agua, proporciona una buena estima acerca del estado trófico de estos medios.

En este sentido, Wetzel (1983) presenta unos rangos del coeficiente de extinción de la luz que definen distintas categorías tróficas. Convirtiendo estos coeficientes en valores de transparencia (Poole & Atkins 1929) podemos establecer unos rangos de TSI que definen diferentes estados tróficos (Tabla 29).

Según estos rangos, Quentar se encuadra en la oligotrofia, Bermejales en la mesotrofia, Canales en la eutrofia y Cubillas en la hipereutrofia.

Tabla 29. Estado trófico según los rangos del TSI estimados a partir de los datos recogidos por Wetzel (1983).

	TSI
Oligotrofia	9.1-52.3
Mesotrofia	19.1-62.3
Eutrofia	42.3-72.2

En relación al conjunto de embalses españoles, Margalef et al. (1976)

observan que la mayor parte de los mismos presentan valores comprendidos entre 40 y 50. Este rango para el conjunto de los embalses españoles apenas ha cambiado en 15 años, según se desprende de las lecturas de transparencia del agua recogidas por Riera et al. (1992), de manera que Cubillas es el único de nuestros embalses que se encuentra claramente por encima de este rango con valores de hasta 77. El valor medio del TSI estimado a partir de los datos de Riera et al. (1992) es de 45, siendo el embalse de Quentar el único de nuestro estudio con un valor medio inferior.

Llama la atención que en Cubillas se alcanzan altos valores de alcalinidad (3-5.4 meq/l), mientras que en el conjunto de embalses españoles los índices tróficos más elevados corresponden a embalses de baja o moderada alcalinidad (Riera et al. 1992).

Por lo que se refiere a cambios particulares del estado trófico a lo largo del tiempo en los embalses de nuestro estudio, en Bermejales, Rodríguez & Lucena (1984) observan unos valores del TSI (37.5-52) más bajos que los nuestros (44-57), y la clorofila total no llegaba a 8  $\mu\text{g}/\text{l}$ , concentración que ahora es alcanzada sólo por el fitoplancton menor de 40  $\mu\text{m}$ . Todo ello indica un incremento del estado trófico de Bermejales en 10 años, aunque este embalse sigue perteneciendo al grupo de aquellos embalses españoles con un estado trófico más bajo (Riera *et al.* 1992).

En Quentar el estado trófico apenas a cambiado en 10 años, y el valor medio del TSI ha pasado de 40.9 (Leighton-Sotomayor 1980) a 42.5 en la actualidad.

Por otra parte, la composición específica del zooplancton también permite caracterizar el estado trófico constituyendo unos excelentes indicadores biológicos. En principio, el aumento del estado trófico de un medio entraña la desaparición de las especies oligotróficas u oligomesotróficas y permite el desarrollo de especies mesotróficas y eutróficas (Balvay & Laurent 1989).

En nuestros embalses, destaca la ausencia de alguna especie indicadora de oligotrofia en Canales y Cubillas, siendo este último el que mayor número de especies indicadoras de eutrofia presenta (Tabla 5). Así pues, los embalses de Canales y, especialmente, Cubillas son los que presentan un estado trófico más elevado, corroborando las observaciones anteriores.

#### 4.1.1-Sucesión del zooplancton durante el ciclo anual en los embalses

Para realizar un síntesis sobre la sucesión de la comunidad de zooplancton de los embalses estudiados hemos tomado como referencia el modelo del PEG (Plankton Ecology Group) elaborado

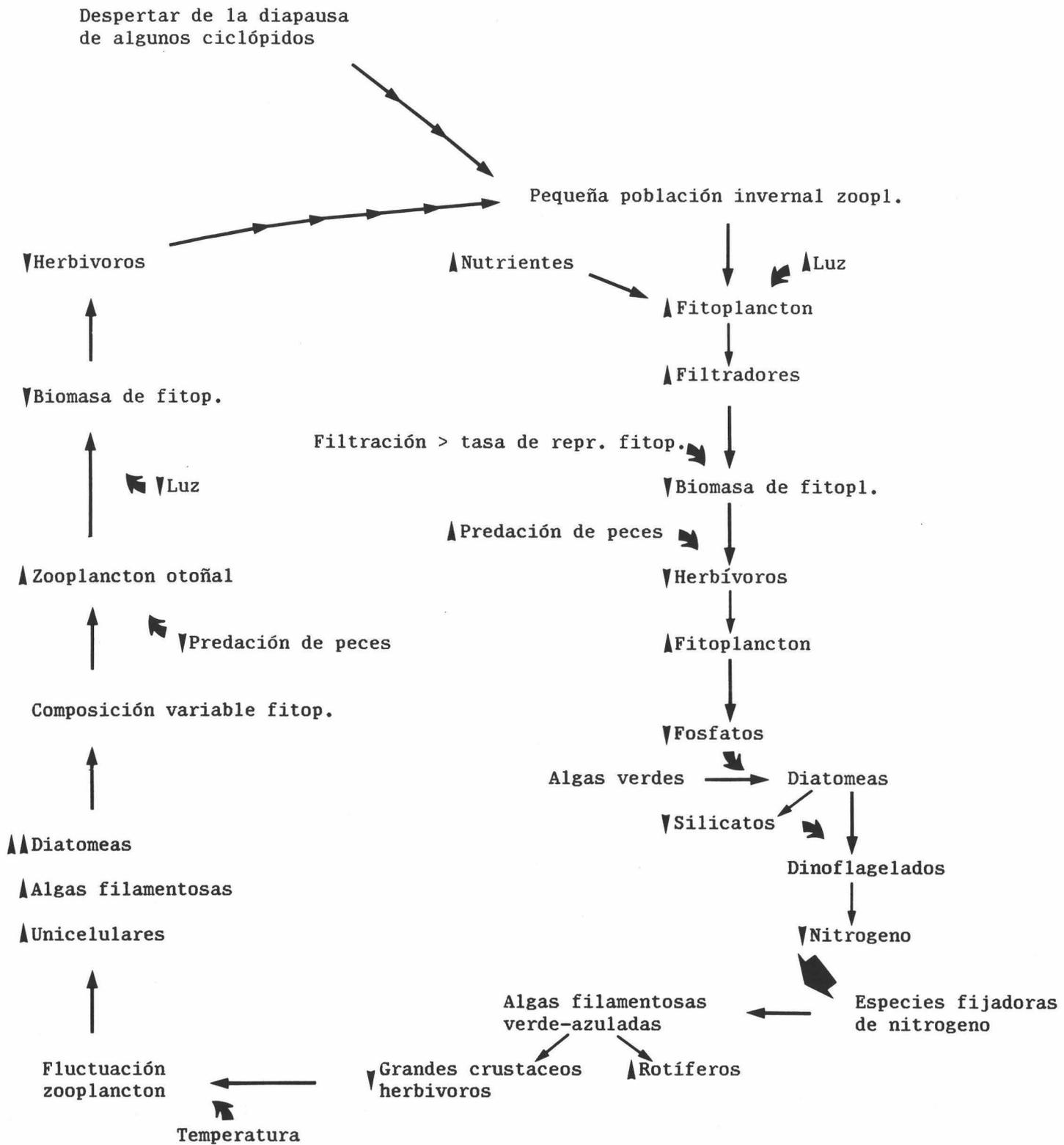


Fig. 49. Esquema general del modelo de sucesión del Plankton Ecology Group (PEG) elaborado por Sommer et al. (1986).

por Sommer *et al.* (1986), aplicable a lagos estratificados con "buenos" niveles de nutrientes que se agotan según la secuencia P-Si-N, y que hemos esquematizado en la figura 49.

En resumen, y en relación con la comunidad zooplanctónica, dicho modelo supone:

- Disponibilidad de nutrientes al final del invierno con el consiguiente aumento de los niveles de fitoplancton.
- Aumento del zooplancton herbívoro seguido de un descenso fitoplanctónico (fase de aclaramiento del agua).
- Disminución de la abundancia zooplanctónica como consecuencia de la limitación del alimento y de la depredación por parte de los peces.
- Aumento de la comunidad algal (criptoficias y algas verdes coloniales).
- Aparición de algas verde-azuladas que determinarán la sustitución de las especies zooplanctónicas de mayor tamaño por otras más pequeñas.
- Mínimo invernal del fitoplancton, seguido de una disminución del zooplancton.
- Despertar de la diapausia de algunos ciclópodos, que contribuirán al mantenimiento de las poblaciones invernales.

Respecto a nuestros embalses, en Quentar, Canales y Bermejales, observamos al principio de la primavera un dominio de las poblaciones de cladóceros que, especialmente en Canales, reducen la biomasa algal. Posteriormente, se incrementa el fitoplancton comestible, y, hacia el otoño, las especies de mayor tamaño son reemplazadas por especies menores, dominando las poblaciones de rotíferos.

En Cubillas, destaca el gran dominio de rotíferos y copépodos sobre los cladóceros, llamando la atención el máximo invernal de fitoplancton y la gran escasez de poblaciones de rotíferos y crustáceos durante este periodo, que coincide con la aparición de protozoos. Durante este periodo se registraron escasas profundidades en el embalse (1.5 m de profundidad máxima) que podrían ser la causa de la dinámica alterada que presenta este medio.

A la luz del modelo del PEG, Quentar, Canales y Bermejales se aproximan al mismo, mientras que Cubillas se aleja considerablemente.

#### 4.1.2-Análisis conjunto de las relaciones entre el fitoplancton y el zooplancton a lo largo de un amplio gradiente trófico

El diferente estado trófico nuestros embalses repercute en la estructura de la comunidad zooplanctónica, lo cual esta de acuerdo con numerosas observaciones que muestran un mayor predominio del zooplancton de menor tamaño en sistemas eutróficos (Patalas 1972, Hillbricht-Ilkowska 1977, Sprules & Knoechel 1983).

La relación positiva observada en el conjunto de los cuatro embalses entre el zooplancton y el fitoplancton comestible es posible gracias al amplio rango de biomasa zooplanctónica (0.6-96  $\mu\text{g/l}$ ) que parece ser necesario. De hecho McCauley y Kalff (1981) y Rognerud y Kjellberg (1984) encuentran relaciones positivas entre el fitoplancton total y el zooplancton de 17 y 18 lagos respectivamente. Además, Rognerud y Kjellberg (1984) unen sus datos con los de McCauley y Kalff (1981) obteniendo una relación positiva global con un rango de clorofila que oscila entre menos de 1  $\mu\text{g/l}$  y más de 100  $\mu\text{g/l}$ . Por el contrario, si la variabilidad de clorofila no es suficientemente grande, esta relación no es detectada, tal y como observan Campbell y Knoechel (1988) en 17

lagos y nosotros mismos en nuestros embalses considerados separadamente, excepto suaves dependencias en Canales y Quentar.

Por otra parte, en distintos estudios de biomanipulación, se observa como la disminución en el estado trófico va acompañada de un incremento de la biomasa zooplanctónica así como del peso medio individual, mostrando la importancia que el tamaño del zooplanctón tiene sobre la depresión de la biomasa fitoplanctónica (Dawidowicz 1990, Gulati 1990).

En nuestros medios, si bien el aumento de estado trófico no va asociado a un incremento de la biomasa zooplanctónica, si se observa un incremento del peso medio individual de la comunidad, fundamentalmente debido a una mayor presencia de *Daphnia*.

La importancia relativa del macrozooplancton sobre el fitoplancton y la dinámica de los nutrientes es mayor en sistemas de estado trófico intermedio, fundamentalmente como resultado de una limitación extrema de alimento que llega a producirse en sistemas ultra-oligotróficos y de la proliferación de algas incomedibles en lagos hipereutróficos (Gulati 1983, Carney y Elser 1990, Elser y col. 1990, Gliwicz 1990).

Esta reducción de la biomasa algal puede producir fases de aclaramiento del agua (Lampert 1978), que en el caso de medios eutróficos son difíciles de detectar (Gliwicz 1990), que incrementan el potencial competitivo entre los filtradores (Kerfoot et al. 1985, Sommer et al. 1986).

En este sentido, únicamente en los embalses con un estado trófico intermedio (Bermejales y Canales) hemos encontrado un efecto negativo del peso medio individual del zooplanctón sobre el alimento algal disponible.

Sin embargo, en Canales, hemos observado una influencia de los sólidos en suspensión sobre la transparencia del agua, la

cual puede enmascarar las fases de aclaramiento del agua.

Por esta razón, para el estudio detallado de la relación zooplancton-fitoplancton y la importancia de la misma sobre las interacciones competitivas hemos elegido el embalse de Bermejales para continuar la investigación durante la fase de primavera, cuando tiene lugar el aclaramiento del agua.

#### 4.2-SELECCION Y CALIDAD DEL ALIMENTO ALGAL EN EL EMBALSE DE BERMEJALES

Tal y como hemos comentado anteriormente (págs. 17-19), una característica frecuentemente poco estudiada en los análisis de la competencia del zooplancton en la naturaleza es el examen detallado de la distinta influencia que pueden tener las fuentes de alimento sobre el desarrollo del zooplancton.

En este sentido, aunque los nichos de alimentación de los rotíferos se encuentran típicamente dentro de los de *Daphnia* (Gilbert 1988b), diversos estudios muestran una selección del alimento según su tamaño por parte de los rotíferos (Edmonson 1965, Pourriot 1977) y cladóceros (Okamoto 1984, Haney & Trout 1985) que puede afectar a las interacciones que tienen lugar entre ellos.

##### 4.2.1-Rotíferos

Naumann (1923) formula la teoría de la selectividad del tamaño de las partículas alimenticias y observa, por ejemplo, que *Keratella* muestra preferencia por algas con un tamaño inferior a 10  $\mu\text{m}$ . Pourriot (1965) confirma y refina esta teoría, detectando que diferencias en el tamaño de una especie puede causar una variación considerable en las preferencias alimenticias.

Sin embargo, han aparecido evidencias conflictivas sobre la selección del alimento, de manera que si bien Edmonson (1965) observa que distintas especies de rotíferos (*Keratella*, *Kellicotia*, *Polyarthra*) consumen partículas de hasta 20  $\mu\text{m}$  e incluso 35  $\mu\text{m}$ , Gliwicz (1972) encuentra rangos para el alimento mucho menores, y considera que los rotíferos investigados (*Keratella*, *Conochilus*) prefieren partículas menores de 1  $\mu\text{m}$ .

En nuestro estudio de la fase primaveral, las principales especies de rotíferos fueron *Keratella cochlearis*, *Anuraeopsis*

*fissa* y *Synchaeta oblonga*. Para estas especies de pequeño tamaño, Pourriot (1977) considera que pueden ingerir partículas con un límite superior de tamaño en torno a las 12  $\mu\text{m}$ , aunque en el caso de *K. cochlearis* la selección de alimento no está enteramente relacionada con el tamaño, ya que puede consumir grandes *Cryptomonas*.

Por otra parte, *K. cochlearis* y *A. fissa* muestran una preferencia en su alimentación por las bacterias y detritus, mientras que *S. oblonga* se alimenta exclusivamente de algas (Pourriot 1977, Starkweather & Bogdan 1980, Boon & Shiel 1990, Ooms-Wilms 1991).

A pesar de ello, en el embalse de Bermejales, las fecundidades de *K. cochlearis* y, especialmente, de *A. fissa* son estimuladas por el fitoplancton comprendido entre 12 y 40  $\mu\text{m}$  en mayor medida que por el que presenta un tamaño inferior (pág. 112).

Este hecho indica que *K. cochlearis* y *A. fissa* pueden ingerir algas mayores de 12  $\mu\text{m}$ . Además, este alimento es de gran importancia en la reproducción de *A. fissa* ya que explica un 57% de la variabilidad de la fecundidad de este rotífero frente al 11% que explican las algas menores de 12  $\mu\text{m}$ . En el caso de la fecundidad de *Keratella cochlearis*, el alimento algal sólo explica un 17% de su variabilidad. El resto de la variabilidad en estos rotíferos puede ser explicada por las bacterias y los detritos.

Esta fracción algal comprendida entre 12 y 40  $\mu\text{m}$ , está esencialmente constituida en el embalse de Bermejales por *Cryptomonas erosa* y *Cyclotella ocellata* (Pérez Martínez 1992), constituyendo las cryptomonadales y las diatomeas una buena fuente de alimento para la mayor parte de los rotíferos, entre ellos *K. cochlearis* (Dumont 1977, Pourriot 1977, Bogdan & Gilbert 1987).

Así pues, según nuestro estudio, el alimento algal es más

importante en el desarrollo de *A. fissa* que el alimento bacteriano, al contrario que las observaciones de Pourriot (1977). En *K. cochlearis*, por el contrario, las bacterias si podrían tener mucha importancia sobre su desarrollo.

Por otra parte, no hemos encontrado una relacion entre ninguna fracción de alimento algal y la fecundidad de *S. oblonga*, aunque según Pourriot (1977) dicho alimento es el único consumido por esta especie.

Sin embargo, las tasas de natalidad y fecundidad de este rotífero no son del todo fiables, ya que *Synchaeta* frecuentemente libera sus huevos directamente al agua, pudiendo sedimentarse a capas más profundas que pueden tener distintas concentraciones de comida, lo cual altera no solo la fecundidad de este rotífero sino tambien las relaciones de la misma con el alimento (Stemberger & Gilbert 1987). De hecho, en nuestro estudio la práctica totalidad de los huevos de esta especie se encontraron libres en el medio.

Además, se ha comprobado que la depredación por copépodos provoca mortalidad de huevos en *Synchaeta*, con lo que disminuirán las tasas de natalidad (Stemberger & Gilbert 1987, Roche 1990a). Más adelante se comentarán otros aspectos que pueden alterar la natalidad de este rotífero relacionados con la competencia (pág. 180).

En consecuencia, no podemos predecir la importancia que el alimento algal tiene sobre la reproducción de *S. oblonga*.

#### 4.2.2-Cladóceros: *Daphnia longispina*

En relación a la selección del alimento algal por los cladóceros, Burns (1968) establece una relación entre el tamaño corporal de varios dáfnidos y el máximo tamaño de partícula que pueden ingerir.

Según esta relación, para los tamaños que presenta *Daphnia longispina* en el embalse de Bermejales, las mayores partículas que puede ingerir este cladóceros oscilan entre 16 y 43  $\mu\text{m}$ . Por esta razón hemos considerado la fracción fitoplanctónica menor de 40  $\mu\text{m}$  como el alimento disponible para *D. longispina*.

En Bermejales, el fitoplancton menor de 40  $\mu\text{m}$  constituido casi de forma exclusiva por algas menores de 25  $\mu\text{m}$  (Pérez Martínez 1992): *Cyclotella ocellata*, *Cryptomonas erosa*, *Rhodomonas minuta*, *Gymnodinium* sp., *Oocystis marsonii* y *Chlorella vulgaris* fundamentalmente. Gliwicz (1977) considera que la fracción algal menor de 25  $\mu\text{m}$  es para la que *D. longispina* muestra mayores eficiencias.

Nuestros análisis sobre la fecundidad de este cladóceros en el embalse de Bermejales, muestran que la fracción algal comprendida entre 12 y 40  $\mu\text{m}$  (*Cyclotella* y *Cryptomonas*) es la principal responsable de la inducción de la reproducción en este cladóceros (pág. 119), del mismo modo que ocurre para el rotífero *Anuraeopsis fissa*.

Además, la fracción algal anterior explica un 31% de la variabilidad del tamaño estimado de los neonatos de *D. longispina*, frente al 23% de la fracción algal menor de 12  $\mu\text{m}$  (págs. 122-124). De manera, que la fracción algal M (12-40  $\mu\text{m}$ ) es más importante que la fracción P (<12  $\mu\text{m}$ ) tanto sobre la fecundidad como sobre el tamaño individual de *D. longispina* del embalse de Bermejales.

Esta mayor influencia de las algas comestibles de mayor tamaño puede ser explicada por una selección de las mismas, por su mejor calidad como alimento, o por ambas razones.

En relación con la selección del alimento, se ha puesto de manifiesto en un gran número de trabajos que al aumentar la concentración de éste en el medio disminuyen las tasas de filtración, pero aumentan las tasas de ingestión de cladóceros

(Borsheim & Olsen 1984, Peters & Downing 1984, Lampert & Muck 1985, Lei *et al.* 1990, Rothhaupt & Lampert 1992). Este cambio en las tasas de filtración según la disponibilidad de alimento, se debe a un cambio en la estructura del aparato de filtración de forma que a bajas concentraciones de alimento el área de filtración es mayor (Korinek *et al.* 1986). Así pues, si todas las fracciones de tamaño algales del medio repercuten por igual en el contenido clorofílico intestinal de *Daphnia*, no hay selección de tamaños del alimento algal por parte de esta especie.

Análisis estadísticos entre la clorofila presente en el medio y los pigmentos del contenido intestinal del zooplancton se han realizado con copépodos marinos (Bautista *et al.* 1988, Dam & Peterson 1991).

Bautista *et al.* (1988), analizando la alimentación diaria de *Acartia grani*, observan mejores resultados cuando llevan a cabo un desfase temporal de tres horas entre la clorofila del medio y el contenido pigmentario.

Por su parte, Dam & Peterson (1991), estudian la alimentación de *Temora longicornis* a lo largo de varios meses con intervalos semanales, observando buenos resultados, sin la aplicación del desfase antes mencionado, en los que detectan curvas de saturación para ciertas fracciones de tamaño algales.

En nuestros análisis, no hemos detectado una saturación, si bien no fueron frecuentes elevadas concentraciones del fitoplancton comestible disponible para *D. longispina* que pudieran sugerir niveles de saturación.

Estudios previos sobre selección de alimento en *Daphnia*, indican que este cladóceros selecciona aquellas partículas con un tamaño inferior a 10  $\mu\text{m}$  (Okamoto 1984, Haney & Trout 1985).

Sin embargo, nuestros resultados muestran que las algas ingeribles de mayor tamaño (10-40  $\mu\text{m}$ ) son las que mayormente

explican la variabilidad en el contenido pigmentario intestinal (CPI) de *Daphnia longispina* (75%). Estas algas están esencialmente representadas por *Cyclotella*, *Cryptomonas* y algunas *Rhodomonas* (Pérez Martínez 1992).

En este sentido, Glasser (1984) considera que las células más grandes pueden ser encontradas más frecuentemente por el zooplancton de lo que las proporciones de las mismas predicirían, y probablemente los encuentros de partículas determinen alguna selectividad en el "grazing" (Sterner 1989).

Por consiguiente, las algas que mayor incidencia tienen en el desarrollo de *D. longispina* son preferentemente seleccionadas sobre las demás.

Por otra parte, Gliwicz (1977) manifiesta que algas de gran tamaño como *Ceratium hyrundinella* y *Peridinium cinctum* interfieren en las tasas de filtración de *D. longispina*, siendo estas dos especies algales las constituyentes del fitoplancton mayor de 40  $\mu\text{m}$  en el embalse de Bermejales (Pérez Martínez 1992).

En este sentido, hemos observado que la fracción algal mayor de 40  $\mu\text{m}$  influye negativamente sobre el contenido intestinal de *D. longispina*. Sin embargo, este efecto negativo es mucho menos importante sobre el alimento algal contenido en *Daphnia* que la influencia positiva de la fracción comprendida entre 10 y 40  $\mu\text{m}$ , corroborando la idea de que los cladóceros son limitados mayormente por bajos niveles de alimento que por altas concentraciones de algas interferentes (Gliwicz 1977).

Además del tamaño del alimento, otros factores tienen importancia en determinar tasas de crecimiento poblacionales. Así pues, algunas algas (*Scenedesmus*, *Oocystis*) son resistentes a la digestión, gracias a la presencia de gruesas paredes celulares, y siguen siendo viables tras pasar a través del intestino de *Daphnia* (Porter 1977, Kerfoot et al. 1988).

La digestibilidad del alimento queda reflejada por la eficiencia de asimilación del mismo. Dicha eficiencia probablemente depende fundamentalmente de la calidad del alimento (Lampert 1987).

Ahlgren *et al.* (1990) sugieren que la composición química del alimento es el principal factor que determina el desarrollo de las poblaciones de *Daphnia*. En su estudio, estos autores encuentran que las algas que presentan ácidos grasos insaturados de larga cadena (*Cryptomonas*, *Rhodomonas*) son las que inducen mayores tasas de crecimiento poblacional en *D. longispina*. Además, las algas con un tamaño comprendido entre 10 y más de 17  $\mu\text{m}$  fueron las únicas que indujeron el desarrollo poblacional de este cladóceros debido a su mejor calidad.

Estos hechos apoyan nuestras observaciones sobre la importancia de las algas con un tamaño superior a 10-12  $\mu\text{m}$  pero inferior de 40  $\mu\text{m}$  en el desarrollo de *D. longispina*.

En este sentido, anteriormente hemos comentado esta fracción algal esta representada en el embalse de Bermejales por *Cryptomonas*, *Cyclotella* y algunas *Rhodomonas*. La primera de ellas, *Cryptomonas*, representa un buen alimento para los dáfnidos en general (Infante & Litt 1985) y, tanto *Cryptomonas* como *Rhodomonas*, para *Daphnia longispina* en particular (Shindler 1971, Ahlgren *et al.* 1990).

Por el contrario, en la fracción fitoplanctónica menor de 10  $\mu\text{m}$  del embalse de Bermejales encontramos algas, tales como *Oocystis* y *Chlorella* (Pérez Martínez 1992), que constituyen un alimento nutricionalmente pobre para *D. longispina* (Fedorov & Sorokin 1967, Shindler 1971, Ahlgren *et al.* 1990).

Por lo tanto, en nuestro estudio, el alimento seleccionado por *D. longispina* es el que mayor calidad presenta. Este hecho sugiere una relación entre selección y calidad del alimento.

De acuerdo con esta idea, se ha descrito que algas deficientes en nitrógeno reducen la fecundidad de *Daphnia* (Groeger et al. 1991, Mitchell et al. 1992), sugiriéndose que posiblemente el zooplancton sea capaz de detectar estas células deficientes en nitrógeno, nutricionalmente inadecuadas, y discriminarlas (Mitchell et al. 1992).

Un hecho que no hemos tenido en cuenta hasta el momento es la influencia que las bacterias puedan tener en el crecimiento de *Daphnia*. Sin embargo, en general, los dáfnidos prefieren algas sobre bacterias (DeMott & Kerfoot 1982, Borsheim & Olsen 1984, Urabe & Watanabe 1990) y las bacterias parecen ser un pobre alimento, ya que *Daphnia* no se reproduce en cultivos puros de bacterias y las tasas de asimilación de éstas no superan el 50% para *D. longispina* (Tezuka 1971, Lampert 1987). Además, las formas adultas, con capacidad reproductiva, tienen menores tasas de retención que las formas juveniles (Brendelberger 1991), con lo que las bacterias apenas tienen incidencia en la fecundidad de *Daphnia*, tal y como parece desprenderse de nuestros resultados (pág. 119).

Una vez que hemos analizado la importancia del alimento algal sobre el desarrollo del zooplancton hay que examinar la capacidad de este último de deprimir los niveles del primero como primer paso para discutir la interacciones competitivas en el zooplancton. Sin embargo, previamente consideraremos si la migración vertical puede haber alterado nuestras observaciones.

#### 4.2.3-Influencia de la migración vertical sobre nuestros resultados

La migración vertical de *Daphnia* entre 3 y 10 metros (las profundidades muestreadas) podría haber afectado a los resultados. Sin embargo, ésta no debió ser importante, ya que al principio de la primavera, cuando el alimento es abundante, no existe migración (Geller 1986). Con la posterior fase de

aclaramiento del agua, la falta de alimento puede impedir que *Daphnia* tenga energía para migrar (Gliwicz 1985).

Por último, los reducidos niveles de clorofila de Mayo podrían también limitar las migraciones, si bien en este caso existe una diferencia de temperatura considerable entre 3 y 10 metros que podría hacer descender a *Daphnia* para, a estas menores temperaturas, intentar cambiar su metabolismo (cambio de glucólisis a rutas biosintéticas) obteniendo los llamados "bonos de energía" (Somero & Hochachka 1976, Geller 1986).

Sin embargo, en general, nosotros no hemos observado una diferencia significativa entre la población de *Daphnia* localizada a 3 metros durante el periodo de mezcla (Abril) y ésta población durante la estratificación térmica (Mayo), ni tampoco comparando las poblaciones de 10 metros de uno y otro periodo (Tabla 30). Además, tampoco existe una diferencia significativa entre la concentración de clorofila de 3 metros y la de 10 metros (Tabla 31) que sugiera una heterogeneidad vertical de la disponibilidad de alimento, la cual puede conducir la migración (Dini & Carpenter 1992).

Tabla 30. Analisis de la varianza (ANOVA) para la biomasa de *Daphnia* a 3 y 10 metros de profundidad entre los periodos de mezcla y estratificación térmica (Abril y Mayo, respectivamente).

	<u>Abril</u>		<u>Mayo</u>		<u>F</u>	<u>p</u>
	<u>Media</u>	<u>SD</u>	<u>Media</u>	<u>SD</u>		
3 metros	39.4	33.1	34.0	31.7	0.14	0.71
10 metros	68.3	75.1	43.7	48.7	0.71	0.41

Tabla 31. Analisis de la varianza (ANOVA) entre la concentración de clorofila comestible (ug/l) de 3 y 10 metros de profundidad.

---

	<u>3 metros</u>		<u>10 metros</u>			
	<u>Media</u>	<u>SD</u>	<u>Media</u>	<u>SD</u>	<u>F</u>	<u>p</u>
Clorofila-a (<40 um)	3.93	2.04	4.37	2.16	0.4	0.54

---

Así pues, no creemos que la migración tuviera una importancia relevante en nuestro estudio.

#### 4.3-EFECTOS DEL ZOOPLANCTON SOBRE LA DISPONIBILIDAD DEL ALIMENTO ALGAL DURANTE LA PRIMAVERA. LIMITACION DEL ALIMENTO

En diversos medios se ha puesto de manifiesto el papel depresor de *Daphnia* sobre el fitoplancton durante la primavera que se traduce en una fase de aclaramiento del agua (Lampert 1978, Larsson et al. 1985, Luecke et al. 1990).

De igual modo, en Bermejales, hemos observado que asociada a un máximo de abundancia de *Daphnia longispina*, la transparencia del agua se incrementa de 1.1 a más de 3 metros en 21 días, disminuyendo el fitoplancton comestible (<40  $\mu\text{m}$ ).

Además, a lo largo de la primavera, *D. longispina* controla el fitoplancton menor de 40  $\mu\text{m}$ , especialmente los individuos de mayor tamaño (>1.23 mm) que explican un 36% de la variabilidad de la clorofila-a de esta fracción algal (págs. 132-140).

La mayor importancia de los individuos más grandes como depresores del alimento algal, se ha comprobado en diversos estudios de biomanipulación (Gulati 1990, Dawidowicz 1990). Este efecto de los dáfnidos desemboca en una reducción de las fuentes de alimento que se traduce en una limitación del mismo para el zooplancton, lo cual trae consigo interacciones competitivas con los rotíferos.

##### 4.3.1-Limitación del alimento algal. Importancia sobre la comunidad zooplanctónica

Si la energía y nutrientes son limitados, el número y el tamaño de la descendencia producida por un organismo dependerá de como estas fuentes son repartidas entre la reproducción y otras funciones de vida (p.e. mantenimiento somático), y de como las fuentes asignadas a la reproducción son divididas entre la descendencia individual (Williams 1966).

Diversos análisis sobre la descendencia predicen que la disminución de sus tasas de crecimiento, el incremento de sus tasas de mortalidad, o ambas, resultan de una reducción de la disponibilidad de las fuentes de alimento que favorecerían la producción de menos pero más grandes descendientes (Hutchinson 1951, Christiansen & Fenchel 1979, Taylor & Williams 1984, Sibly & Calow 1986, Goulden et al. 1987).

Por consiguiente, la fecundidad y características de la descendencia del zooplancton permiten conocer si una población esta o no limitada por el alimento.

#### 4.3.1.1-Rotíferos

Las reducciones en la fecundidad pueden usualmente ser atribuidas a la limitación del alimento (DeMott 1989).

Por consiguiente, bajas fecundidades de los rotíferos son indicativas de una limitación del alimento, ya sea este algal o bacteriano. Sin embargo, en el caso de *Synchaeta oblonga*, hemos visto con anterioridad que posiblemente las tasas de fecundidad este alteradas, con lo que no necesariamente reflejarán una limitación del alimento.

Posteriormente, en el capítulo dedicado a la competencia (pág. 173) se comentará la limitación de alimento sobre *Keratella* y *Anuraeopsis*.

#### 4.3.1.2-Cladóceros: *Daphnia longispina*

De igual modo que para los rotíferos, un descenso de la fecundidad en los cladóceros puede considerarse como un índice de limitación del alimento (Ghilarov 1985, DeMott 1989).

Nuestros resultados han mostrado que la fecundidad de *Daphnia longispina* es estimulada por el alimento algal, concretamente por aquellas algas con un tamaño comprendido entre

12 y 40  $\mu\text{m}$  (pág. 119), de manera que una reducción de la misma es indicativa de una disminución de las fuentes de alimento.

Sin embargo, Tessier *et al.* (1992) muestran que la natalidad de *Daphnia* es dependiente de la densidad de este cladóceros, sin que presente respuestas significativas a la adición de alimento, salvo cuando existe limitación de alimento.

Por el contrario, nosotros no observamos una relación significativa entre la densidad de *D. longispina* y su natalidad (Tabla 16), de manera que la natalidad de esta especie es únicamente dependiente de la temperatura y el alimento.

De hecho, el declinar de la población de *D. longispina*, coincidiendo con el máximo aclaramiento del agua, está asociado a una drástica reducción del alimento algal, especialmente de la fracción fitoplanctónica comestible de mayor tamaño (12-40  $\mu\text{m}$ ), que provoca un descenso de la fecundidad (págs. 120-121)

Además, llama la atención que aunque al reducirse la concentración de alimento persiste una producción de huevos inducida por el alimento existente días atrás, la producción de los juveniles (clase 1) es mínima (págs. 124-127) sugiriendo que la mortalidad de las formas juveniles y la posterior escasez de producción de huevos, debido a la falta de alimento, determinan el declinar de *D. longispina* a principios de Mayo.

Otro de los factores indicativos de limitación del alimento es el tamaño de los neonatos. Diversos autores muestran como un descenso de la disponibilidad del alimento causa un incremento en el tamaño de la descendencia de distintos cladóceros (Perrin 1989, Guisande & Gliwicz 1992).

Sin embargo, aunque Taylor (1985) observa que *Daphnia pulex* produce huevos más grandes con bajos niveles de alimento, Lynch (1989) y Tessier & Consolatti (1991) encuentran que a mayores concentraciones de alimento se producen huevos más grandes en la

misma especie. Además, Taylor (1985) y Tessier & Consolatti (1991) no encuentran ninguna relación en el caso de *D. publicaria*.

Por nuestra parte, en el embalse de Bermejales, encontramos una relación positiva significativa entre la concentración del alimento algal y el tamaño estimado de los neonatos de *Daphnia longispina* (Fig. 41).

Glazier (1992) propone un modelo para explicar estas diferentes respuestas del tamaño de la descendencia a la depresión de las fuentes de alimento maternas. Según este modelo, el tamaño de los neonatos estará positivamente correlacionado con la disponibilidad de alimento a bajos niveles del mismo, pero estará negativamente correlacionada con la disponibilidad de alimento a niveles medianos, y será relativamente constante a muy altos niveles de disponibilidad de alimento.

Para llegar a este modelo, este autor observa que las correlaciones positivas que encuentran Lynch (1989) y Tessier & Consolatti (1991) tienen lugar a bajas concentraciones de alimento, concretamente dentro de los rangos 0.077-0.77 mgC/l y 0.04-0.8 mgC/l respectivamente. Por su parte las correlaciones negativas encontradas por Taylor (1985) y el propio Glazier (1992) tienen lugar a medianas concentraciones de alimento, dentro de los rangos 0.1-1.0 mgC/l y 0.3-1.5 mgC/l.

Guisande & Gliwicz (1992) observan, para *Daphnia publicaria*, que al disminuir la concentración de alimento de 1 a 0.2 mgC/l aumenta el tamaño de la descendencia, pero a concentraciones de 0.04 mgC/l el tamaño de los neonatos disminuye, de manera que en el primer caso se obtiene una relación negativa, como corresponde a niveles medianos de alimentación, mientras que en el segundo caso la relación es positiva, como corresponde a niveles bajos de alimento. Sin embargo, estos autores observan que, para *Daphnia hyalina*, el mayor tamaño de la descendencia se obtiene

a las concentraciones de alimento más bajas (0.04 mgC/l), aunque sólomente 2 individuos fueron medidos a esta concentración y, por lo tanto, es difícil poder asegurar que el tamaño de los neonatos de esta especie sea menor a las concentraciones de alimento más bajas.

Posteriormente, Lynch (1992) ha encontrado una relación positiva entre el alimento disponible y el tamaño de la descendencia para *Daphnia ambigua* para un rango de concentraciones de alimento entre 0.015 y 0.54 mgC/l. Este análisis también es consecuente con el modelo de Glazier (1992).

A partir de estas observaciones parece intuirse que se obtienen relaciones positivas entre el tamaño de los neonatos y la disponibilidad del alimento a concentraciones menores de aproximadamente 0.4-0.6 mgC/l, mientras que por encima de esta concentración hasta 1.0-1.5 mgC/l esta relación se hace negativa (Fig. 50).

En nuestro caso, la relación positiva encontrada en el embalse de Bermejales para *D. longispina*, sugiere que durante el periodo de estudio las concentraciones de alimento fueron bajas. De hecho, transformando la concentración de clorofila-a en carbono orgánico particulado (POC), considerando que por cada unidad de clorofila-a hay 100 de POC (Huntley 1985), observamos que el rango de concentración de alimento está comprendido entre 0.028 y 0.695 mgC/l. Así pues, la relación positiva encontrada para este rango se enmarca dentro del modelo de Glazier (1992) (Fig. 50).

En consecuencia, pequeños tamaños estimados para los neonatos de *D. longispina* son indicativos de limitación de alimento en nuestro estudio.

En este sentido, anteriormente comentamos que tras el aclaramiento del agua la concentración de alimento algal fue significativamente menor que en el periodo anterior (págs. 99-

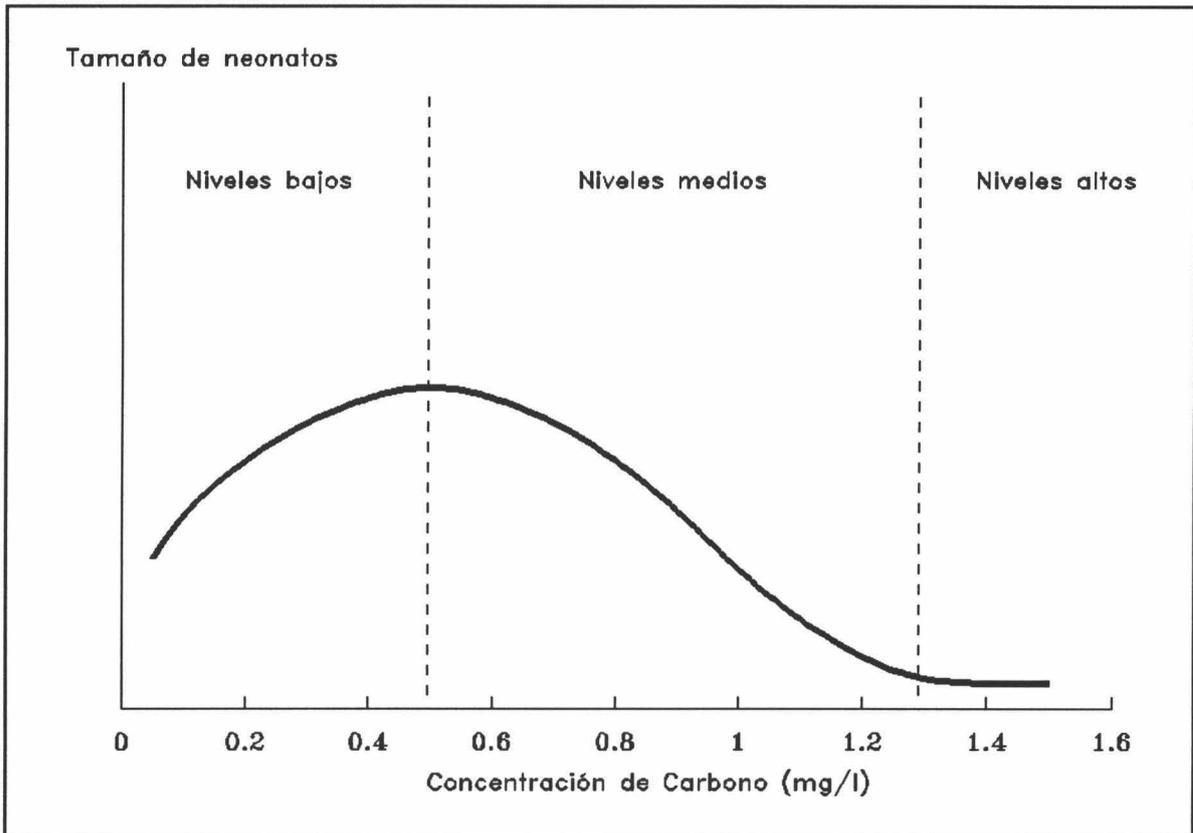


Fig. 50. Relación, a partir del modelo de Glazier (1992), del tamaño de los neonatos de *Daphnia* con el alimento disponible.

103), encontrando tamaños para los neonatos de *D. longispina* significativamente menores tras dicho aclaramiento del agua (Mayo).

La falta de alimento, traducida en menor fecundidad y menores tamaños de los neonatos, puede alargar el desarrollo juvenil hacia las formas adultas (Ghilarov 1985, Gliwicz 1985, Threlkeld 1985).

Este hecho explica el mayor predominio durante el mes de Mayo de las clases de tamaño menores (1 y 2) de *D. longispina*, destacando la elevada producción de la clase 1 que no induce un aumento de la producción de las clases mayores posiblemente porque el retraso en el desarrollo determina que los individuos permanezcan más tiempo en la clase 1 (Fig. 42).

Además, la falta de alimento reduce el máximo tamaño que

puede alcanzar *Daphnia* (Taylor 1985, Guisande & Gliwicz 1992), lo cual puede explicar la ausencia durante este periodo de individuos de clase 5 (>1.48 mm).

Por consiguiente, la dinámica del alimento algal en el embalse de Bermejales explica el desarrollo y evolución de *D. longispina*. Esta dinámica no parece estar afectada por la presión depredadora de los peces presentes en el embalse (carpas y barbos).

La depredación por peces afecta fundamentalmente a las hembras de *Daphnia* con huevos ya que son más fácilmente visibles por los peces sobre todo cuando se desarrollan ojos en los embriones (Larsson et al. 1985, Threlkeld 1987a). Esta depredación reduce las tasas de natalidad al disminuir el número de huevos de la población (Hovenkamp 1989).

Sin embargo, Culver et al. (1984) observan que las poblaciones de *Daphnia* incrementan la fecundidad en respuesta a un incremento de la depredación por peces, siendo la producción de huevos mayor en los tempranos y medianos adultos (Richman 1958). Si la depredación no es suficiente para eliminar las hembras reproductivas más pequeñas, que son las que contribuyen mayormente en la tasa de crecimiento poblacional, entonces bajo una presión constante de depredación el cambio poblacional de *Daphnia* será mínimo (Threlkeld 1987b).

Nosotros no hemos observado cambios en la fecundidad que no puedan ser explicados por el alimento disponible, concretamente este último explica el 80% de la variabilidad de la fecundidad de *D. longispina*, con lo que la depredación por peces no debe ser importante en el embalse de Bermejales durante la primavera.

Además, recientemente se ha descrito la mayor importancia de la limitación del alimento que de la depredación por peces en el declinar de *Daphnia* durante la fase de aclaramiento del agua (Luecke et al. 1990).

#### 4.4-IMPORTANCIA RELATIVA DE LA COMPETENCIA EXPLOTATIVA Y POR INTERFERENCIA ENTRE *DAPHNIA LONGISPINA* Y LOS ROTIFEROS EN EL EMBALSE DE BERMEJALES. DEPREDAACION

La supresión de poblaciones de rotíferos por *Daphnia* en sistemas naturales puede ser debida a la competencia explotativa por las fuentes de alimento compartidas, a la interferencia mecánica, o a ambas (Gilbert 1985, Gilbert & Stemberger 1985).

La competencia por interferencia mecánica (CI) y la competencia explotativa (CE) han sido demostradas separadamente con muchos taxones en el laboratorio (Burns & Gilbert 1986a, 1986b, Gilbert 1988a, 1989b, Gilbert & MacIsaac 1989, MacIsaac & Gilbert 1989).

Estos dos tipos de interacciones competitivas tendrán diferentes efectos sobre la abundancia y estructura específica de rotíferos en comunidades naturales. Si la competencia explotativa no es intensa, las grandes *Daphnia* (>1.2 mm) suprimirían sólo aquellas especies que son susceptibles a la interferencia y no tendrían un efecto directo sobre las especies que no son susceptibles a la interferencia, siendo las especies susceptibles generalmente las más pequeñas que no pueden evitar entrar en la cámara branquial de *Daphnia* (Gilbert 1988a).

Por el contrario, si la limitación de alimento es severa, la grandes *Daphnia* suprimirían la mayor parte de las especies de rotíferos a través de una combinación de competencia explotativa e interferente. Las especies susceptibles a la interferencia incluso sufrirían tasas de mortalidad más altas que cuando el alimento no es limitante, ya que *Daphnia* con falta de alimento es más susceptible de matar o ingerir rotíferos que cuando hay comida (Burns & Gilbert 1986b).

Ya que el nivel umbral de alimento de las especies de rotíferos se incrementa con la masa del cuerpo (Stemberger &

Gilbert 1985), las grandes especies de rotíferos que, generalmente, no son susceptibles a la interferencia de *Daphnia* serán probablemente más susceptibles a la limitación del alimento y, por consiguiente, a la competencia explotativa (Gilbert 1988a).

Sin embargo, los investigadores han encontrado grandes dificultades a la hora de intentar separar cuantitativamente la importancia relativa de ambos mecanismos (May & Jones 1989, MacIsaac & Gilbert 1990, Schneider 1990).

En este sentido, MacIsaac & Gilbert (1991) han demostrado en el laboratorio que ambos mecanismos pueden operar simultáneamente y, además, que su importancia relativa es dependiente del tamaño (especies y estado de desarrollo) de los cladóceros implicados. Según sus resultados, los cladóceros de mayor tamaño (>1.2 mm) suprimen los rotíferos principalmente a través de CI, mientras que los pequeños cladóceros (<1.2 mm) suprimen a los anteriores únicamente a través de la CE.

Sin embargo, en estudios de campo es difícil conocer la magnitud de estos mecanismos, teniendo en cuenta que los análisis de la competencia están poco integrados con las interacciones zooplancton-fitoplancton que tienen lugar en el medio natural (May & Jones 1989, Hanazato & Yasuno 1991, Lampert & Rothaupt 1991, Urabe 1992).

En este sentido, el único modo de comprobar la competencia explotativa en medios naturales es, en primer lugar, analizando la natalidad de los rotíferos y la importancia del alimento disponible en el medio sobre la misma, y, en segundo lugar, demostrando la importancia de *Daphnia* como depresor del alimento disponible, y, por consiguiente, como limitador del desarrollo de las poblaciones de rotíferos.

May y Jones (1989) consideran que la competencia explotativa fue el principal mecanismo responsable de la supresión de

*Keratella cochlearis* por *Daphnia*, ya que cuando las tasas de filtración de *Daphnia* eran mayores, las tasas de natalidad de *Keratella* fueron bajas. Sin embargo, no aportan datos estadísticos que apoyen esta relación, y así MacIsaac y Gilbert (1990) al re-examinar estos datos comprobaron que no existía una relación significativa entre la natalidad de *Keratella* y la concentración de clorofila, y que la interferencia mecánica sería la responsable de la supresión de *Keratella* por *Daphnia*.

Hanazato & Yasuno (1991) observan la supresión de rotíferos por *Daphnia*, pero no analizan la importancia relativa de las distintas interacciones competitivas, ya que no estudian la concentración de alimento disponible.

En otro estudio que muestra una clara relación negativa entre *Daphnia* y los rotíferos, Lampert & Rothhaupt (1991) si consideraron la cantidad de alimento, pero no analizaron las tasas de natalidad de los rotíferos y por consiguiente tampoco pudieron comprobar la existencia o no de competición explotativa.

Urabe (1992) considera que la interferencia mecánica de *Daphnia* fué la responsable de la ausencia de rotíferos, ya que había algas comestibles suficientes y existían buenos valores de fecundidad. Sin embargo, en su estudio, durante la época en que *Daphnia* estuvo presente, de 13 especies de rotíferos presentes en su estudio, sólo *Keratella valga* mostró valores de fecundidad elevados, mientras que para el resto fueron inexistentes. Además, en ese trabajo se observa como *K. valga* es depredada por *Asplanchna*, y durante el periodo de abundancia de *Daphnia* también se localizó un copépodo que como él mismo apunta pudo depredar a los rotíferos. En consecuencia, los altos valores de fecundidad de *K. valga*, coincidiendo con bajas densidades poblacionales pudieron deberse a la predación del copépodo, sobre todo si tenemos en cuenta que era el único rotífero presente, y no a la interferencia de *Daphnia*.

Los estudios de May y Jones (1989) y Lampert y Rothhaupt

(1991) consideran que la concentración de alimento del medio refleja la disponibilidad de alimento para los rotíferos. Sin embargo, las fuentes de alimento utilizadas por rotíferos son también utilizadas por *Daphnia* y la habilidad explotativa superior de *Daphnia* puede reducir el alimento disponible a los rotíferos.

Por esta razón, se intentó paliar esta deficiencia analizando el contenido de clorofila de la fracción comestible por unidad de biomasa de zooplancton herbívoro como un índice de disponibilidad relativa del alimento algal, el cual ha sido considerado en estudios de distribución del zooplancton (Hart 1990).

En la presente memoria, hemos analizado la natalidad de los rotíferos y su relación con el alimento algal disponible, y, asimismo, la importancia que *Daphnia* tiene en el control de dicho alimento algal. A partir de estos datos, comprobamos en un medio natural (embalse de Bermejales) que la importancia relativa de los distintos mecanismos competitivos depende, no solo del tamaño de *Daphnia*, sino también de la especie de rotífero considerada.

#### 4.4.1-*Keratella cochlearis*

Burns & Gilbert (1986a) encuentran una correspondencia directa entre la longitud del cuerpo de los cladóceros y el potencial de interferencia sobre *Keratella cochlearis*, de manera que la supresión de *Keratella* por este mecanismo requiere una longitud mínima de *Daphnia* de aproximadamente 1.2 mm.

La eficacia de la interferencia mecánica sobre este rotífero también ha sido puesta de manifiesto en posteriores ocasiones (Gilbert 1988a, 1989a, MacIsaac & Gilbert 1991), si bien el impacto de este mecanismo no solo depende del tamaño de *Daphnia*, sino también de la densidad de la misma.

En este sentido, MacIsaac (1990) establece que la competición por interferencia es el mecanismo de supresión predominante sobre *K. cochlearis* cuando los individuos de *Daphnia* de mayor tamaño (1.6-2.0 mm) aparecen a densidades de 5 a 20 ind/l.

Si la interferencia mecánica fuera la principal interacción entre *D. longispina* y *K. cochlearis* en nuestro estudio, esto se habría reflejado en una relación negativa entre la abundancia de este rotífero y la de aquellos dáfnidos con un tamaño superior a 1.2 mm, sin que la natalidad de este rotífero se viera afectada. Sin embargo, este no es el caso. La variación de la abundancia de *K. cochlearis* es independiente de la dinámica de *D. longispina*.

Si, por el contrario, la principal interacción entre *Keratella* y *Daphnia* fué la competencia explotativa, las tasas de natalidad de este rotífero deberían descender al reducirse el alimento como consecuencia de la filtración de *Daphnia*. Por el contrario, esto no ocurre en el embalse de Bermejales, donde la variación de la natalidad de *K. cochlearis* no está negativamente influenciada por *D. longispina* e incluso se observa una relación positiva.

Por consiguiente, no hemos detectado ni interferencia mecánica ni competencia explotativa de *D. longispina* sobre *K. cochlearis*.

Para explicar este hecho caben varias posibilidades: En primer lugar, el tamaño (>1.2 mm) y densidad (>5 ind/l) de *Daphnia* necesarios para suprimir las poblaciones de este rotífero (Burns y Gilbert 1986, Gilbert y MacIsaac 1989, MacIsaac 1990, MacIsaac y Gilbert 1991) apenas fueron alcanzados en nuestro estudio. En este sentido, Wickham y Gilbert (1991) observaron, usando densidades moderadas de *Daphnia*, que la tasa de crecimiento de *K. cochlearis* fué reducida por el cladóceros de gran tamaño *Daphnia pulex*, pero seguía siendo positiva. Además,

ese mismo estudio mostró que *Daphnia galeata mendoata*, cuyo tamaño es parecido al de *D. longispina*, no redujo la tasa de crecimiento del rotífero.

En segundo lugar, los distintos análisis de laboratorio que muestran limitación de alimento de *K. cochlearis* como consecuencia de la filtración de cladóceros, utilizan sólo alimento algal (Burns & Gilbert 1986a, Gilbert & MacIsaac 1989, MacIsaac & Gilbert 1989, 1991). Anteriormente hemos comentado como diversos estudios muestran la importancia de las bacterias en la alimentación de este rotífero, y, de hecho, nosotros hemos observado una baja incidencia del alimento algal sobre *K. cochlearis* (págs. 106-113). En consecuencia, si *Daphnia* no muestra una alta eficiencia en el control del alimento bacteriano, *K. cochlearis* no estaría limitada por el cladóceros.

En este sentido, llama la atención que *K. cochlearis* presentan sus mayores valores de producción coincidiendo con el aclaramiento del agua y una gran escasez de alimento algal. Este hecho puede interpretarse como una ventaja competitiva de *Keratella* sobre *Daphnia*.

Por último, en nuestro estudio *K. cochlearis* presenta una espina caudal (*K. cochlearis f. typica*), la cual puede proteger a este rotífero frente a la interferencia mecánica (Gilbert 1988a).

Asimismo, esta espina caudal puede proteger a este rotífero de la depredación por *Tropocyclops prasinus* (Stemberger & Gilbert 1984, 1987), y posiblemente puede ser la razón de la no incidencia de este ciclopido sobre la población de *K. cochlearis*.

#### 4.4.2-Anuraeopsis fissa

Hasta el momento no se han realizado estudios sobre la importancia que la competencia con *Daphnia* tiene sobre la dinámica de este rotífero, siendo uno de los aspectos más

destacables de nuestro estudio.

Según los resultados obtenidos, *D. longispina* no interfiere mecánicamente sobre *A. fissa* ya que no hemos observado una relación negativa entre la población del rotífero y los individuos de *Daphnia* mayores de 1.2 mm. Sin embargo, esto puede ser debido a que *D. longispina* no alcanza en nuestro estudio unas densidades lo suficientemente elevadas como para suprimir *A. fissa*.

Por esta razón, y por la ausencia de experimentos con este rotífero, realizamos un análisis de laboratorio usando altas densidades (40 ind/l) de individuos de gran tamaño de *Daphnia* y elevadas concentraciones de alimento para eliminar los efectos de la competencia explotativa (ver Material y Métodos). Estos individuos de *Daphnia* no reducen significativamente la población de *A. fissa*, resultando una tasa de mortalidad inducida por *Daphnia* de 0.04 que es mucho menor que la de rotíferos susceptibles a la interferencia (0.22-0.89) y que se puede considerar como insignificante (Gilbert 1988a).

Sin embargo, en Bermejales, la natalidad de *A. fissa* si es reducida significativamente por *Daphnia*, lo cual parece lógico una vez que hemos observado la fuerte influencia del alimento algal sobre la natalidad de este rotífero y el efecto depresor que *Daphnia* tuvo sobre dicho alimento durante la primavera (págs. 112 y 166). Esta influencia negativa es ejercida tanto por la población de *Daphnia* en su conjunto como por los individuos de la clase 4 por separado, que controlan fundamentalmente el fitoplancton comestible en Bermejales.

Por consiguiente, *D. longispina* afecta a *A. fissa* a través de la competencia explotativa pero no a través de la interferencia mecánica.

Además, hay que considerar que tanto *Keratella* como *Anuraeopsis* se alimentan eficientemente de bacterias y detritus

que estimulan la reproducción (Pourriot 1977, Starkweather y Bogdan 1980, Boon y Shiel 1990), si bien se ha descrito que las bacterias por si solas no constituyen un alimento completo para los rotíferos (Dumont 1977). La habilidad de estas dos especies de rotíferos para consumir bacterias puede ayudar a explicar las relaciones negativas encontradas entre las abundancias de *Keratella* y *Anuraeopsis* con las tasas de natalidad de *Anuraeopsis* y *Keratella* respectivamente (Tabla 26).

#### 4.4.3-*Synchaeta oblonga*

Este rotífero es altamente susceptible a la interferencia mecánica (Gilbert 1988a), e incluso cladóceros con un tamaño inferior a 1.2 mm interfieren sobre *S. oblonga* (Gilbert 1989b).

Nuestros datos apoyan esta idea, ya que este rotífero en el embalse de Bermejales está prácticamente ausente a densidades de las grandes *Daphnia* (>1.2 mm) superiores a 2 ind/l (Fig. 48). Por lo tanto, la densidad de cladóceros necesaria para la interferencia sobre *S. oblonga* es menor que la necesaria para *K. cochlearis*.

A pesar de ello, la competencia explotativa podría ser la responsable de estas bajas abundancias de *S. oblonga*, si las tasas de natalidad estuvieran afectadas por quienes tienen un efecto depresor del alimento algal, es decir, tanto por la población de *Daphnia* en su conjunto, como por los individuos de *Daphnia* de la clase 4 por separado.

En este sentido, Gilbert (1988b) manifiesta que la interferencia mecánica, además de provocar mortalidad en las poblaciones, provoca que los muchos huevos sean desprendidos de sus madres y favorece la mortalidad de los mismos. Este hecho reducirá a la natalidad de estos rotíferos.

Apoyando esta idea, la natalidad de *S. oblonga* en nuestro estudio solo esta negativamente relacionada con aquellos

individuos de *Daphnia* capaces de ejercer la interferencia mecánica (Clase 4 > 1.2 mm), y no con la población de *Daphnia* en su conjunto, a diferencia de *A. fissa*.

Este efecto mecánico sobre los huevos de *S. oblonga* hay que unirlo a los ya comentados anteriormente (págs. 156-158) y que pueden determinar la ausencia de una relación entre la reproducción de este rotífero y el alimento algal disponible.

Por otra parte, diversos estudios muestran la sensibilidad de *Synchaeta* a la depredación por ciclópodos (Roche 1990a, 1990b, 1990c), que no solo afecta a la abundancia del rotífero sino también a su natalidad.

En el embalse de Bermejales, *S. oblonga* estuvo sometida a la depredación del ciclópido *Tropocyclops prasinus*, como se desprende de la fuerte relación negativa entre ambas poblaciones (Tabla 28).

Por consiguiente, *S. oblonga* estuvo limitada a través de la interferencia mecánica y de la depredación por parte de *D. longispina* y *T. prasinus* respectivamente.

Por último, para finalizar la presente memoria, a modo de resumen, las distintas interacciones que hemos analizado en el embalse de Bermejales quedan esquematizadas en la figura 51 de la página siguiente.

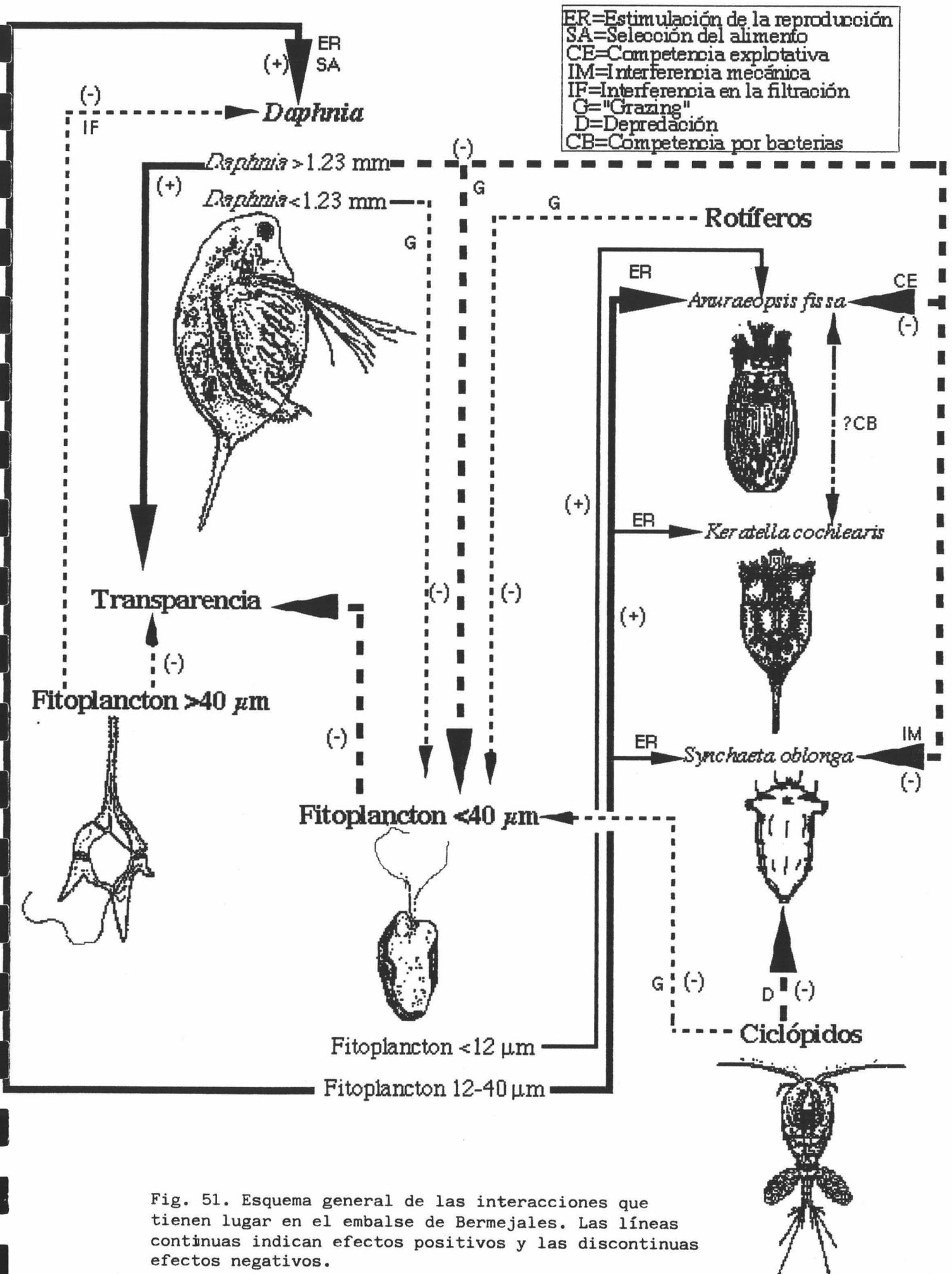


Fig. 51. Esquema general de las interacciones que tienen lugar en el embalse de Bermejales. Las líneas continuas indican efectos positivos y las discontinuas efectos negativos.



## CONCLUSIONES

## 5.-CONCLUSIONES

1.- Los resultados obtenidos en la caracterización físico-química de las aguas y la composición y abundancias relativas de las poblaciones zooplanctónicas permiten situar a los embalses estudiados dentro de una escala trófica diferente. Cubillas se califica como fuertemente eutrófico, Canales como eutrófico, Bermejales como mesotrófico y Quentar como oligotrófico.

2.- Se ha podido observar que la biomasa zooplanctónica se incrementa al aumentar la biomasa algal (clorofila) comestible considerando un rango de variación de clorofila de un orden de magnitud.

3.- Respecto del modelo de sucesión propuesto por el PEG, el embalse de Cubillas es el que menos se ajusta al mismo. La fuerte reducción del nivel de agua que experimenta este embalse podría ser la causa de la diferencia que muestra en su comportamiento.

4.- El análisis conjunto de los cuatro embalses revela la dependencia de la biomasa de zooplancton de altas densidades de clorofila comestible (menor de 40  $\mu\text{m}$ ), así la importancia del peso medio individual en el control de dichas densidades.

5.- Durante la primavera, *Daphnia longispina*, especialmente los individuos más grandes ( $>1.23$  mm), controla los niveles de fitoplancton ( $<40$   $\mu\text{m}$ ) en el embalse de Bermejales.

6.- El estudio de la distribución de tamaños de *Daphnia* es necesario para conocer realmente el impacto de la población de este cladóceros sobre el alimento disponible y el resto de las poblaciones zooplanctónicas.

7.- La fracción algal comprendida entre 12 y 40  $\mu\text{m}$  es la que mayor repercusión tiene en la reproducción y desarrollo de *Daphnia longispina* del embalse de Bermejales. Además, dicha

fracción fué la que tuvo influencia sobre la natalidad de los rotíferos de este embalse.

8.- Dentro de las algas menores de 40  $\mu\text{m}$ , aquellas con un tamaño superior a 10  $\mu\text{m}$  son seleccionadas por *D. longispina* respecto de las que tienen un tamaño inferior.

9.- En el embalse de Bermejales, los rotíferos *Synchaeta oblonga* y *Anuraeopsis fissa* estuvieron limitados por *Daphnia* a través de interferencia mecánica y competición explotativa respectivamente. *Keratella cohlearis* no estuvo afectada por este cladóceros.

## **BIBLIOGRAFIA**

## 6.-BIBLIOGRAFIA

- Armengol, J. 1978. Los crustáceos del plancton de los embalses españoles. *Oecologia aquatica* 3: 3-96.
- Armengol, J. 1984. Ciclo anual y heterogeneidad espacial en el zooplancton de una cadena de embalses del río Guadiana. *Oecologia aquatica* 7: 43-72.
- Armengol, J., J. Catalán, N. Gabellone, D. Jaume, J. de Manuel, E. Martí, J.A. Morguί, J. Nolla, J. Peñuelas, M. Real, J.L. Riera, S. Sabater, F. Sabater & J. Toja. 1990. A comparative limnological study of the Guadalhorce reservoirs system (Málaga, S.E. Spain). *SCIENTIA gerundensis* 16(2): 27-41.
- Anderson, R.S. 1980. Relationships between trout and invertebrate species as predators and the structure of the crustacean and rotiferan plankton in mountain lakes. En: *Evolution and Ecology of Zooplankton Communities* (Ed. W.C. Kerfoot). University Press of New England: 635-641.
- Ahlgren, G., L. Lundstedt, M. Brett & C. Forsberg. 1990. Lipid composition and food quality of some freshwater phytoplankton for cladoceran zooplankters. *J. Plankton Res.* 12(4): 809-818.
- Balvay, G. & M. Laurent. 1989. Incidences des variations de l'état trophique sur les caractéristiques de la biocénose planctonique rotatorienne du lac Léman. *Archives des Sciences Genève* 42: 341-365.
- Bautista, B. 1987. *Interacciones tróficas zooplancton-fitoplancton: Análisis "in situ" de las variaciones a corto término*. Tesis Doctoral. Universidad de Málaga. 138 págs.

- Bautista, B., V. Rodriguez & F. Jimenez. 1988. Short-term feeding rates of *Acartia grani* in natural conditions: diurnal variation. *J. Plankton Res.* 10(5): 907-920.
- Boon, P.I. & R.J. Shiel. 1990. Grazing on bacteria by zooplankton in Australian Billabongs. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 41: 247-257.
- Borsheim, K.J. & Y. Olsen. 1984. Grazing activities by *Daphnia pulex* on natural populations of bacteria and algae. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22: 644-648.
- Bottrell, H.H., A. Duncan, Z.M. Gliwicz, E. Grygierek, A. Herzig, A. Hillbricht-Ilkowska, H. Kurasawa, P. Larsson & T. Weglenska. 1976. A review of some problems in zooplankton production studies. *Norw. J. Zool.* 24: 419-456.
- Braioni, M.G. & D. Gelmini. 1983. *Rotiferi monogononti*. Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque interne italiane. AQ/1/200, n° 23, Consiglio Nazionale delle Ricerche. 180 págs.
- Brendelberger, H. 1991. Filter mesh of cladocerans predicts retention efficiency for bacteria. *Limnol. Oceanogr.* 36(5): 884-894.
- Brooks, J.L. & S.I. Dodson. 1965. Predation, body size, and composition of plankton. *Science* 150: 28-35.
- Burns, C.W. 1968. The relationship between body size of filter-feeding Cladocera and the maximum size of particles ingested. *Limnol. Oceanogr.* 12: 675-678.
- Burns, C.W. & J.J. Gilbert. 1986a. Effects of daphnid size and density on interference between *Daphnia* and *Keratella cochlearis*. *Limnol. Oceanogr.* 31: 848-858.

- Burns, C.W. & J.J. Gilbert. 1986b. Direct observations of the mechanisms of interference between *Daphnia* and *Keratella cochlearis*. *Limnol. Oceanogr.* 31: 859-866.
- Campbell, C.E. & R. Knoechel. 1988. Zooplankton communities and trophic structure of lakes on the Avalon Peninsula, Newfoundland, Canada. *Verh. Internat. Ver. Limnol.* 23: 297-305.
- Carlson, R.E. 1977. A trophic state index for lakes. *Limnol. Oceanogr.* 22: 361-369.
- Carney, H.J. & J.J. Elser. 1990. Strength of zooplankton-phytoplankton coupling in relation to lake trophic state. En: *Ecological Structure and Function in Large Lakes* (Eds. M. Tilzer and C. Serruya). Science Tech. Publishers, Madison. WI.
- Christiansen, F.B. & T.M. Fenchel. 1979. Evolution of marine invertebrate reproductive patterns. *Theoretical Population Biology* 16: 267-282.
- Conde-Porcuna, J.M., R. Morales-Baquero & L. Cruz-Pizarro. Effectiveness of the caudal spine as a defense mechanism in *Keratella cochlearis*. *Hydrobiologia*, en prensa.
- Crowder, L.B., R.W. Drenner, W.C. Kerfoot, D.J. McQueen, E.L. Mills, U. Sommer, C.N. Spencer & M.J. Vanni. 1988. Food web interactions in lakes. En: *Complex interactions in lake communities* (Ed. S.R. Carpenter). Springer-Verlag: 141-160
- Cruz-Pizarro, L. & Martínez-Silvestre, R.M. 1976. Estudio limnológico del embalse del Cubillas. II. Distribución estacional y ciclo diario de los crustáceos planctónicos. *Cuad. C. Biol.* 5: 1-23.

- Culver, D.A., R.M. Vaga & C.S. Munch. 1984. Effect of size-selective fish predation on the reproductive output of Cladocera in hatchery ponds. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22: 1636-1639.
- Dam, H.G. & W.T. Peterson. 1991. In situ feeding behavior of the copepod *Temora longicornis*: effects of seasonal changes in chlorophyll size fractions and female size. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 71: 113-123.
- Dawidowicz, P. 1990. Effectiveness of phytoplankton control by large-bodied and small-bodied zooplankton. *Hydrobiologia* 200/201: 43-47.
- DeAngelis, D.L. & J.C. Waterhouse. 1987. Equilibrium and nonequilibrium concepts in ecological models. *Ecol. Monogr.* 57: 1-21.
- DeMott, W.R. 1982. Feeding selectivities and relative ingestion rates of *Daphnia* and *Bosmina*. *Limnol. Oceanogr.* 27: 518-527.
- DeMott, W.R. 1985. Relations between filter mesh-size, feeding mode, and capture efficiency for cladocerans feeding on ultrafine particles. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 21: 125-134.
- DeMott, W.R. 1989. The role of predation in zooplankton succession. En: *Plankton Ecology: Succession in Plankton Communities* (Ed. U. Sommer): 195-252. Springer-Verlag.
- DeMott, W.R. & W.C. Kerfoot. 1982. Competition among cladocerans: nature of the interaction between *Bosmina* and *Daphnia*. *Ecology* 63: 1949-1966.
- Dini, M.L. & S.R. Carpenter. 1992. Fish predators, food availability and diel vertical migration in *Daphnia*. *J.*

- Plankton Res.* 14(3): 359-377.
- Dumont, H.J. 1977. Biotic factors in the population dynamics of rotifers. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 8: 98-122.
- Dussart, B. 1969. *Les copépodes des eaux continentales d'Europe occidentale*. Vol.II. Boubée, Paris. 292 págs.
- Edmonson, W.T. 1965. Reproductive rates of rotifers in natural populations. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 12: 21-77.
- Edwards, A.L. 1985. *Multiple regression and the analysis of variance and covariance*. W.H. Freeman and Company, New York. 221 págs.
- Elser, J.J. 1992. Phytoplankton dynamics and the role of grazers in Castle Lake, California. *Ecology* 73(3): 887-902.
- Elser, J.J., H.J. Carney & C.R. Goldman. 1990. The zooplankton-phytoplankton interface in lakes of contrasting trophic status: an experimental comparison. *Hydrobiologia* 200/201: 69-82.
- Fedorov, V.K. & Y.I. Sorokin. 1967. Determination of assimilation of algae, yeast and bacteria by some representative Cladocera. *Dokl. Akad. Nauk SSSR* 174: 969-970.
- Forsyth, D.J. & M.R. James. 1991. Population dynamics and production of zooplankton in eutrophic Lake Okaro, North Island, New Zealand. *Arch. Hydrobiol.* 120(3): 287-314.
- Frost, T.M., D.L. DeAngelis, S.M. Bartell, D.J. Hall & S.H. Hurlbert. 1988. Scale in the design and interpretation of aquatic community research. En: *Complex interactions in*

- lake communities* (Ed. S.R. Carpenter). Springer-Verlag: 229-258.
- Gabriel, W. 1985. Overcoming food limitation by cannibalism: A model study on cyclopoids. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 21: 373-381.
- Geller, W. 1986. Diurnal vertical migration of zooplankton in a temperate great lake (L. Constance): A starvation avoidance mechanism? *Arch. Hydrobiol./Suppl.* 74 1: 1-60.
- Geller, W. 1987. On estimating the age and the development time of *Daphnia* as a function of body size and temperature. *J. Plankton Res.* 9(6): 1225-1230.
- Gerritsen, J. 1983. Cyclomorphosis of *Bosmina* (Eubosmina) *tubicen* in the Okefenokee Swamp. *J. Plankton Res.* 5: 713-722.
- Ghilarov, A.M. 1985. Dynamics and structure of cladoceran populations under conditions of food limitation. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 21: 323-332.
- Gilbert, J.J. 1980. Feeding in the rotifer *Asplanchna*: Behaviour, cannibalism, selectivity, prey defenses, and impact on rotifer communities. *Evolution and Ecology of Zooplankton Communities* (Ed. W.C. Kerfoot). University Press of New England: 158-172.
- Gilbert, J.J. 1985. Competition between rotifers and *Daphnia*. *Ecology* 66: 1943-1950.
- Gilbert, J.J. 1988a. Susceptibilities of ten rotifer species to interference from *Daphnia pulex*. *Ecology* 69: 1826-1838.
- Gilbert, J.J. 1988b. Suppression of rotifer populations by *Daphnia*: A review of the evidence, the mechanisms, and the

- effects on zooplankton community structure. *Limnol. Oceanogr.* 33: 1286-1303.
- Gilbert, J.J. 1989a. The effect of *Daphnia* interference on a natural rotifer and ciliate community: Short-term bottle experiments. *Limnol. Oceanogr.* 34: 606-617.
- Gilbert, J.J. 1989b. Competitive interactions between the rotifer *Synchaeta oblonga* and the cladoceran *Scapholeberis kingi* Sars. *Hydrobiologia* 186/187: 75-80.
- Gilbert, J.J. & K.L. Kirk. 1988. Escape response of the rotifer *Keratella*: Description, stimulation, fluid dynamics, and ecological significance. *Limnol. Oceanogr.* 33(6): 1440-1450.
- Gilbert, J.J. & H.J. MacIsaac. 1989. The susceptibility of *Keratella cohlearis* to interference from small cladocerans. *Freshwater Biol.* 22: 333-339.
- Gilbert, J.J. & R.S. Stemberger. 1985. Control of *Keratella* populations by interference competition from *Daphnia*. *Limnol. Oceanogr.* 30: 180-188.
- Glasser, J.W. 1984. Analysis of zooplankton feeding experiments: some methodological considerations. *J. Plankton Res.* 6: 553-569.
- Glazier, D.S. 1992. Effects of food, genotype, and maternal size and age on offspring investment in *Daphnia magna*. *Ecology* 73(3): 910-926.
- Gliwicz, Z.M. 1977. Food size selection and seasonal succession of filter feeding zooplankton in an eutrophic lake. *Ekol. Polska* 25(2): 179-225.
- Gliwicz, Z.M. 1985. Predation or food limitation: an

- ultimate reason for extinction of planktonic cladoceran species. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 21: 419-430.
- Gliwicz, Z.M. 1990a. Food thresholds and body size in cladocerans. *Nature* 343: 638-640.
- Gliwicz, Z.M. 1990b. Why do cladocerans fail to control algal blooms? *Hydrobiologia* 200/201: 83-97.
- Goulden, C.E., L.L. Henry, D. Berrigan. 1987. Egg size, postembryonic yolk, and survival ability. *Oecologia (Berlin)* 72: 28-31.
- Grant, J.W.G. & I.A.E. Bayly. 1981. Predator induction of crests in morph of the *Daphnia carinata* complex. *Limnol. Oceanogr.* 26: 201-218.
- Grobbelaar, J.U. 1984. Phytoplankton productivity in a shallow turbid impoundment, Wuras Dam. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 22: 1594-1601.
- Groeger, A.W., M.D. Schram & G.R. Marzolf. 1991. Influence of food quality on growth and reproduction in *Daphnia*. *Freshwater Biol.* 26: 11-19.
- Guillard, R.R.L. & C.J. Lorenzen. 1972. Yellow-green algae with chlorophyllide c. *J. Phycol.* 8: 10-14.
- Guisande, C. & Z.M. Gliwicz. 1992. Egg size and clutch size in two *Daphnia* species growth at different food levels. *J. Plankton Res.* 14(7): 997-1007.
- Guiset, A. 1977. Stomach contents in *Asplanchna* and *Ploesoma*. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 8: 126-129.

- Gulati, R.D. 1983. Zooplankton and its grazing as indicators of trophic status in Dutch lakes. *Environ. Mon. Assess.* 3: 343-354.
- Gulati, R.D. 1990. Structural and grazing responses of zooplankton community to biomanipulation of some Dutch water bodies. *Hydrobiologia* 200/201: 99-118.
- Haering, F.J. 1987. Cambios en la estructura del fitoplancton del embalse de Valmayor (Madrid) por tratamiento con sulfato cúprico. *Limnetica* 3: 171-178.
- Hairston, N.G. Jr. 1987. Diapause as a predator avoidance adaptation. En: *Predation: Direct and indirect impacts on aquatic communities*. New England: 281-290.
- Halmann, M. & A. Elgavish. 1975. The role of phosphate in eutrophication. Stimulation of plankton growth and residence times of inorganic phosphate in Lake Kinneret water. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 19: 1351-1356.
- Hanazato, T. & M. Yasuno. 1991. Insights into competition in zooplankton communities derived from studies using experimental ponds. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 1572-1580.
- Haney, J.F. & M.A. Trout. 1985. Size selective grazing by zooplankton in Lake Titicaca. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 21: 147-160.
- Hansen, A.M. & E. Jeppesen. 1992. Life cycle of *Cyclops vicinus* in relation to food availability, predation, diapause and temperature. *J. Plankton Res.* 14(4): 591-605.
- Hart, R.C. 1990. Zooplankton distribution in relation to turbidity and related environmental gradients in a large subtropical reservoir: patterns and implications.

- Freshwater Biol.* 24: 241-263.
- Hillbricht-Ilkowska, A. 1977. Trophic relations and energy flow in pelagic plankton. *Pol. Ecol. Stud.* 3: 3-98.
- Hilmer, T. & G.C. Bate. 1989. Filter types, filtration and post-filtration treatment in phytoplankton production studies. *J. Plankton Res.* 11(1): 49-63.
- Hovenkamp, W. 1989. Instar-dependent mortalities of coexisting *Daphnia* species in Lake Vechten, the Netherlands. *J. Plankton Res.* 11: 487-502.
- Hrbáček, J. 1962. Species composition and the amount of zooplankton in relation to the fish stock. *Rozpravy Ceskosl. Akad. Ved, Rada Matem. Prír. Ved* 72(10): 1-114.
- Huntley, M. 1985. A method for estimating food-limitation and potential production of zooplankton communities. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 21: 41-55.
- Hutchinson, G.E. 1951. Copepodology for the ornithologist. *Ecology* 32: 571-577.
- Hutchinson, G.E. 1964. On *Filinia terminalis* (PLATE) and *F. pejleri* sp. n. (Rotatoria: family Testudinallidae). *Postilla, Yale Univ.* 81: 1-8.
- Hutchinson, G.E. 1967. *Treatise on Limnology*. Vol.II. Introduction to the lake biology and the limnoplankton. John Wiley. New York. 1115 págs.
- Infante, A. & A.H. Litt. 1985. Differences between two species of *Daphnia* in the use of 10 species of algae in Lake Washington. *Limnol. Oceanogr.* 30: 1053-1059.
- Jones, J.C. 1979. *A guide to methods for estimating*

- microbial numbers and biomass in freshwater*. FBA Scientific Publication N° 39.
- Kerfoot, W.C., W.R. DeMott & D.L. DeAngelis. 1985. Interactions among cladocerans: food limitation and exploitative competition. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 21: 431-451.
- Kerfoot, W.C., C. Levitan & W.R. DeMott. 1988. *Daphnia*-phytoplankton interactions: Density-dependent shifts in resource quality. *Ecology* 69(6): 1806-1825.
- Kirk, K.L. & J.J. Gilbert. 1988. Escape behavior of *Polyarthra* in response to artificial flow stimuli. *Bull. Mar. Sci.* 43(3): 551-560.
- Korinek, V., B. Krepelova-Machackova & J. Machacek. 1986. Filtering structures of cladocera and their ecological significance. II. Relation between the concentration of the seston and the size of filtering combs in some species of the genera *Daphnia* and *Ceriodaphnia*. *Vest. cs. Spolec. zool.* 50: 244-258.
- Koste, W. 1978. *Rotatoria die rädertiere mitteleuropas. Monogononta*. Vol.II. Gebrüder Borntraeger, Berlin, Stuttgart.
- Lampert, W. 1978. Climatic conditions and planktonic interactions as factors controlling the regular succession of spring algal bloom and extremely clear water in Lake Constance. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 20: 969-974.
- Lampert, W. 1987. Feeding and nutrition in *Daphnia*. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 45: 143-192.
- Lampert, W. & P. Muck. 1985. Multiple aspects of food limitation in zooplankton communities: the *Daphnia*-

- Eudiaptomus* example. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 21: 311-322.
- Lampert, W. & K.O. Rothhaupt. 1991. Alternating dynamics of rotifers and *Daphnia magna* in a shallow lake. *Arch. Hydrobiol.* 120: 447-456.
- Larsson, P., S. Andersen, Y. Borsheim, P. Jakobsen & G. Johnsen. 1985. Individual growth of *Daphnia longispina* in the summer decline phase of the population. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 21: 341-350.
- Lei, C.H., L.Y. Hsieh & C.K. Chen. 1990. Effects of food concentration on the feeding of *Daphnia similis* Claus (Crustacea: Cladocera). *Bull. Inst. Zool., Academia Sinica* 29(4): 283-290.
- Leighton-Sotomayor, G. 1980. *Estudio limnológico del embalse de Quentar, Granada*. Tesis Doctoral. Universidad de Granada. 444 págs.
- Lindstrom, K. & B. Pejler. 1975. Experimental studies on the seasonal variation of the rotifer *Keratella cochlearis* (Gosse). *Hydrobiologia* 46: 191-197.
- Luecke, C., M.J. Vanni, J.J. Magnuson, J.F. Kitchell & P.T. Jacobson. 1990. Seasonal regulation of *Daphnia* populations by planktivorous fish: Implications for the spring clear-water phase. *Limnol. Oceanogr.* 35(8): 1718-1733.
- Lynch, M. 1978. Complex interactions between natural coexploiters-*Daphnia* and *Ceriodaphnia*. *Ecology* 59: 552-564.
- Lynch, M. 1989. The life history consequences of resource depression in *Daphnia pulex*. *Ecology* 70(1): 246-256.

- Lynch, M. 1992. The life history consequences of resource depression in *Ceriodaphnia quadrangula* y *Daphnia ambigua*. *Ecology* 73(5): 1620-1629.
- MacIsaac, H.J. 1990. *Determinants of competitive outcome between rotifers and cladocerans*. Tesis Doctoral. Dartmouth College, Hanover, NH, USA.
- MacIsaac, H.J. & J.J. Gilbert. 1989. Competition between rotifers and cladocerans of different body sizes. *Oecologia* 81: 295-301.
- MacIsaac, H.J. & J.J. Gilbert. 1990. Does exploitative or interference competition from *Daphnia* limit the abundance of *Keratella cochlearis* in Loch Leven? A reassessment of May and Jones (1989). *J. Plankton Res.* 12: 1315-1322.
- MacIsaac, H.J. & J.J. Gilbert. 1991. Discrimination between exploitative and interference competition between cladocera and *Keratella cochlearis*. *Ecology* 72: 924-937.
- Margalef, R. 1983. *Limnología*. Ed. Omega. Barcelona.
- Margalef, R., D. Planas, J. Armengol, A. Vidal, N. Prat, A. Guiset, J. Toja & M. Estrada. 1976. *Limnología de los embalses españoles*. Vol. I y II. Dpto. Ecología, Universidad de Barcelona. MOPU. Madrid.
- Margaritora, F.G. 1985. *Cladocera*. Fauna d'Italia. Ed. Calderini Bologna. 399 págs.
- Marker, A.F.H. 1972. The use of acetona and methanol in the estimation of chlorophyll in the presence of phaeophytin. *Freshwater Biol.* 2: 361-385.
- Martínez-Silvestre, R.M. 1974. Crustáceos planctónicos del embalse de Cubillas (Granada). *Cuad. C. Biol.* 2: 1-10.

- Marzolf, G.R. 1990. Reservoirs as environments for zooplankton. En: *Reservoir limnology: Ecological perspectives* (Eds. K.W. Thornton, B.L. Kimmel & F.E. Payne). Wiley-Interscience Publication. John Wiley & Sons, Inc: 195-208.
- May, L. & D.H. Jones. 1989. Does interference competition from *Daphnia* affect populations of *Keratella cochlearis* in Loch Leven, Scotland? *J. Plankton Res.* 11(3): 445-461.
- McCauley, E. & J. Kalff. 1981. Empirical relationships between phytoplankton and zooplankton biomass in lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 458-463.
- McQueen, D.J., M.R.S. Johannes, J.R. Post, T.J. Stewart & D.R.S. Lean. 1989. Bottom-up and top-down impacts on freshwater pelagic community structure. *Ecol. Monogr.* 59(3): 289-309.
- McQueen, D.J., J.R. Post & E.L. Mills. 1986. Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 1571-1581.
- Mills, E.L. & J.L. Forney. 1981. Energetics, food consumption and growth of young yellow perch in Oneida Lake, New York. *Trans. Am. Fish. Soc.* 110: 479-488.
- Mills, E.L. & J.L. Forney. 1988. Trophic dynamics and development of freshwater pelagic food webs. En: *Complex interactions in lake communities* (Ed. S.R. Carpenter). Springer-Verlag: 11-30.
- Mitchell, S.F., F.R. Trainor, P.H. Rich & C.E. Goulden. 1992. Growth of *Daphnia magna* in the laboratory in relation to the nutritional state of its food species, *Chlamydomonas reinhardtii*. *J. Plankton Res.* 14(3): 379-391.

- Mortimer, C.H. 1981. The oxygen content of air saturated fresh waters over ranges of temperature and atmospheric pressure of limnological interest. *Mitt. Int. Ver. Limnol.* 22: 1-23.
- Murphy, J. & A. Riley. 1962. An modified single solution methods for the determination of phosphate in natural waters. *Anal. Chim. Acta* 27: 31-36.
- Naumann, E. 1923. Spezielle Untersuchungen über die Ernährungsbiologie des tierischen Limnoplanktons. II. Über den Nahrungserwerb und die natürliche Nahrung der Copepoden und der Rotiferen des Limnoplanktons. *Lund. Univ. Arsschr, N.F., 2, 19(6): 17 págs.*
- Novotná, M. & V. Korínek. 1966. Effect of the fish stock on the quantity and species composition of the plankton of two backwaters. *Hydrobiol. Stud.* 1: 297-322.
- 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.
- OCDE, 1982. *Eutrophisation des eaux. Méthodes de surveillance, d'évaluation et de lutte.* OCDE, Paris.
- Okamoto, K. 1984. Size-selective feeding of *Daphnia longispina hyalina* and *Eudiaptomus japonicus* on a natural phytoplankton assemblage with the fractionizing method. *Mem. Fac. Sci. Kyoto Univ. Ser. Biol.* 9: 23-40.
- Ooms-Wilms, A.L. 1991. Ingestion of fluorescently labelled bacteria by rotifers and cladocerans in lake Loosdrecht as measures of bacterivory: Preliminary results. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 48: 269-278.

- Paloheimo, J.E. 1974. Calculation of instantaneous birth rate. *Limnol. Oceanogr.* 19: 692-694.
- Patalas, K. 1972. Crustacean zooplankton and eutrophication of the St. Lawrence Great Lakes. *Jour. Fish. Res. Board Can.* 29: 1451-1462.
- Pejler, B. 1957. Taxonomical and ecological studies on planktonic Rotatoria from central Sweden. *K. Svenska Vetensk. Handl.* 6: 1-51.
- Pejler, B. 1965. Regional-ecological studies of Swedish freshwater zooplankton. *Zool. Bidrag Uppsala* 36: 407-515.
- Pejler, B. & B. Berzins. 1989. On choice of substrate and habitat in brachionid rotifers. *Hydrobiologia* 186-7: 133-144.
- Pennak, R.W. 1957. Species composition of limnetic zooplankton communities. *Limnol. Oceanogr.* 2: 222-232.
- Pérez Martínez, C. 1992. *Respuesta del fitoplancton a la manipulación experimental conjunta de la presión de depredación y de la disponibilidad de nutrientes en un embalse de moderada eutrofia.* Tesis Doctoral. Universidad de Granada. 168 págs.
- Perrin, N. 1989. Population density and offspring size in the cladoceran *Simocephalus vetulus* (Muller). *Functional Ecology* 3: 29-36.
- Peters, R.H. & J.A. Downing. 1984. Empirical analysis of zooplankton filtering and feeding rates. *Limnol. Oceanogr.* 29(4): 763-784.
- Poole, H.H. & W.R.G. Atkins. 1929. Photo-electric measurements of submarine illumination throughout the

- year. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 16: 297-324.
- Porter, K.G. 1977. The plant-animal interface in freshwater ecosystems. *American Scientist* 65: 159-170.
- Pourriot, G.E. 1965. *Recherches sur l'écologie des Rotifères*. Vie Milieu, suppl. 21. 224 págs.
- Pourriot, R. 1977. Food and feeding habits of Rotifera. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 8: 243-260.
- Radwan, S. 1976. Planktonic rotifers as indicators of lake trophy. *Ann. Univ. M. Curie-Sklodowska Lublin* 31: 227-235.
- Rai, H. 1973. Methods involving the determination of photosynthetic pigments using spectrophotometry. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 18: 1864-1875.
- Richman, S. 1958. The transformation of energy by *Daphnia pulex*. *Ecol. Monogr.* 28: 273-291.
- Riera, J.L., D. Jaume, J. de Manuel, J.A. Morguí & J. Armengol. 1992. Patterns of variation in the limnology of Spanish reservoirs: A regional study. *Limnetica* 8: 111-123.
- Riessen, P. & W.G. Sprules. 1990. Demographic costs of antipredator defenses in *Daphnia pulex*. *Ecology* 71(4): 1536-1546.
- Rigler, F.H. & J.A. Downing. 1984. The calculation of secondary productivity. En: *A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters* (eds. J.A. Downing y F.H. Rigler). Blackwell Scientific Publications: 19-58.
- Roche, K. 1990a. Some aspects of vulnerability to cyclopoid

- predation of zooplankton prey individuals. *Hydrobiologia* 198: 153-162.
- Roche, K. 1990b. Spatial overlap of a predatory copepod, *Acanthocyclops robustus*, and its prey in a shallow eutrophic lake. *Hydrobiologia* 198: 163-183.
- Roche, K. 1990c. Prey features affecting ingestion rates by *Acanthocyclops robustus* (Copepoda: Cyclopoida) on zooplankton. *Oecologia* 83: 76-82.
- Rodier, J. 1981. *Análisis de las aguas naturales*. Ed. Omega. Barcelona.
- Rodríguez, J.M. & J. Lucena. 1984. Estudio ecológico del embalse de Los Bermejales (Granada): Variación estacional de algunos parámetros físico-químicos y biológicos. *Limnetica* 1: 273-278.
- Rodriguez, V., F. Echevarria & B. Bautista. 1991. *In situ* diel variation in gut pigment contents of *Ceriodaphnia* sp. in stratification and destratification periods. *J. Plankton Res.* 13(1): 187-196.
- Rognerud, S. & G. Kjellberg. 1984. Relationships between phytoplankton and zooplankton biomass in large lakes. *Verh. Internat. Ver. Limnol.* 22: 666-671.
- Rothhaupt, K.O. 1990. Differences in particle size-dependent feeding efficiencies of closely related rotifer species. *Limnol. Oceanogr.* 35(1): 16-23.
- Rothhaupt, K.O. & W. Lampert. 1992. Growth-rate dependent feeding rates in *Daphnia publicaria* and *Brachionus rubens*: adaptation to intermediate time-scale variations in food abundance. *J. Plankton Res.* 14(5): 737-751.

- Runge, J.A. & M.D. Ohman. 1982. Size fractionation of phytoplankton as an estimate of food available to herbivores. *Limnol. Oceanogr.* 27: 570-576.
- Ruttner-Kolisko, A. 1972. Rotatoria. *Die Binnengewässer* 26: 99-234.
- Ruttner-Kolisko, A. 1980. The abundance and distribution of *Filinia terminalis* in various types of lakes as related to temperature, oxygen, and food. *Hydrobiologia* 73: 169-175.
- Sarnelle, O. 1992. Nutrient enrichment and grazer effects on phytoplankton in lakes. *Ecology* 73(2): 551-560.
- Schneider, D.W. 1990. Direct assessment of the independent effects of exploitative and interference competition between *Daphnia* and rotifers. *Limnol. Oceanogr.* 35: 916-922.
- Schuurman, J.F.M. 1932. A seasonal study of the microflora and microfauna of Florida Lake, Johannesburg, Transvaal. *Trans. Roy. Soc. South Africa* 20: 333-386.
- Schwoerbel, J. 1975. *Métodos de hidrobiología*. Ed. Omega. Madrid.
- Scourfield, D.J. & J.P. Harding. 1966. *A key to British species of freshwater Cladocera with notes on their ecology*. Third ed. Freshwater Biol. Ass., sci. Publ. 5. 55 págs.
- Shapiro, J., J.B. Lundquist & K.E. Carlson. 1975. Involving the public in limnology -an approach to communication. *Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. Verh.* 19: 866-874.
- Sheldon, R.W. 1972. Size separation of marine seston by

- membrane and glass-fiber filters. *Limnol. Oceanogr.* 17: 494-498.
- Shindler, J.E. 1971. Food quality and zooplankton nutrition. *J. Anim. Ecol.* 40: 589-595.
- Sibly, R. & P. Calow. 1986. *Physiological ecology of animals, an evolutionary approach*. Blackwell Scientific, Oxford, England.
- Somero, G.N. & P.W. Hochachka. 1976. Biochemical adaptations to temperature. En: *Adaptations to environment: essays in the physiology of marine animals* (Ed. R.C. Newell): 125-190. Butterworths, London. 539 págs.
- Sommer, U. 1988. Phytoplankton succession in microcosm experiments under simultaneous grazing pressure and resource limitation. *Limnol. Oceanogr.* 33: 1037-1054.
- Sommer, U., Z.M. Gliwicz, W. Lampert & A. Duncan. 1986. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Arch. Hydrobiol.* 106: 433-471.
- Sprules, W.G. & R. Knoechel. 1983. Lake ecosystem dynamics based on functional representations of trophic components. En: *Trophic interactions within aquatic ecosystems* (eds. D.G. Meyers & J.R. Strickler). Westview Press, Washington. 383-403.
- Starkweather, P.L. & K.G. Bogdan. 1980. Detrital feeding in natural zooplankton communities: Discrimination between live and dead algal foods. *Hydrobiologia* 73: 83-85.
- Stemberger, R.S. 1979. *A guide to rotifers of the Laurentian Great Lakes*. E.P.A.-600/4-79-0221. 186 págs.
- Stemberger, R.S. 1988. Reproductive costs and hydrodynamic

- benefits of chemically induced defenses in *Keratella testudo*. *Limnol. Oceanogr.* 33(4): 593-606.
- Stemberger, R.S. & J.J. Gilbert. 1984. Spine development in the rotifer *Keratella cochlearis*: induction by cyclopoid copepods and *Asplanchna*. *Freshwater Biol.* 14: 639-647.
- Stemberger, R.S. & J.J. Gilbert. 1985. Body size, food concentration, and population growth in planktonic rotifers. *Ecology* 66(4): 1151-1159.
- Stemberger, R.S. & J.J. Gilbert. 1987. Defenses of planktonic rotifers against predators. En: *Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities* (eds. Kerfoot & Sih). New England. 227-239.
- Sterner, R.W. 1989. The role of grazers in phytoplankton succession. En: *Plankton Ecology: Succession in Plankton Communities* (Ed. U. Sommer): 107-170. Springer-Verlag.
- Talling, J.F. & D. Driver. 1963. Some problems in the estimation of chlorophyll-a in phytoplankton. *Proc. conference on primary productivity measurements, marine and fresh-water*. Univ. Hawaii, 1961. U.S. Atomic Energy. Comm. TID-7633: 142-146.
- Taylor, B.E. 1985. Effects of food limitation on growth and reproduction of *Daphnia*. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 21: 285-296.
- Taylor, P.D. & G.C. Williams. 1984. Demographic parameters in evolutionary equilibrium. *Can. J. Zool.* 62: 2264-2271.
- Tessier, A.J. & N.L. Consolatti. 1991. Resource quantity and offspring quality in *Daphnia*. *Ecology* 72: 468-478.
- Tessier, A.J. & C.E. Goulden. 1987. Cladoceran juvenil

- growth. *Limnol. Oceanogr.* 32(3): 680-686.
- Tessier, A.J., A. Young & M. Leibold. 1992. Population dynamics and body-size selection in *Daphnia*. *Limnol. Oceanogr.* 37(1): 1-13.
- Tezuka, Y. 1971. Feeding of *Daphnia* on planktonic bacteria. *Jap. J. Ecol.* 21: 127-134.
- Threlkeld, S.T. 1985. Resource variation and the initiation of midsummer declines of cladoceran populations. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 21: 333-340.
- Threlkeld, S.T. 1987a. *Daphnia* life history strategies and resource allocation patterns. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 45: 353-366.
- Threlkeld, S.T. 1987b. *Daphnia* population fluctuations: patterns and mechanisms. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 45: 367-388.
- Toja, J. 1980a. Limnología del embalse de La Minilla durante 1976. I. Ciclo del fitoplancton en relación con los factores del medio. *Oecologia aquatica* 4: 71-88.
- Toja, J. 1980b. Limnología del embalse de La Minilla durante 1976. II. Distribución del zooplancton. *Oecologia aquatica* 4: 89-110.
- Urabe, J. 1988. Effect of food conditions on the net production of *Daphnia galeata*: separate assessment of growth and reproduction. *Bull. Plankton Soc. Japan* 35: 159-174.
- Urabe, J. 1990. Stable horizontal variation in a reservoir zooplankton community maintained by predation and competition. *Limnol. Oceanogr.* 35: 1703-1717.

- Urabe, J. 1991. Effect of food concentration on growth, reproduction and survivorship of *Bosmina longirostris* (Cladocera): an experimental study. *Freshwater Biol.* 25: 1-8.
- Urabe, J. 1992. Midsummer succession of rotifer plankton in a shallow eutrophic pond. *J. Plankton Res.* 14(6): 851-866.
- Urabe, J. & Y. Watanabe. 1990. Difference in the bacterial utilization ability of four cladoceran plankton (Crustacea: Cladocera). *Nat. Hist. Res.* 1: 85-92.
- von Bertalanffy, L. 1938. A quantitative theory of organic growth. *Hum. Biol.* 10: 181-213.
- Wetzel, R.G. 1983. *Limnology*. 2nd Edition. Saunders College Publishing. 767 págs.
- Wickham, S.A. & J.J. Gilbert. 1991. Relative vulnerabilities of natural rotifer and ciliate communities to cladocerans: laboratory and field experiments. *Freshwater Biol.* 26: 77-86.
- Williams, G.C. 1966. *Adaptation and natural selection*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.