REGULACIÓN DE LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD FITOPLANCTÓNICA EN UN SISTEMA OLIGOTRÓFICO. PRIMEROS DATOS.

I. Reche; L. Cruz-Pizarro* & P. Carrillo

Dpto. Biología Animal y Ecología. Universidad de Granada.

*Instituto del Agua. Universidad de Granada.

Palabras clave: Fitoplancton, Zooplancton, Interacciones, Lagos de alta montaña

ABSTRACT

The plankton composition in lake Las Yeguas, fits into the expected for an oligotrophic high mountain lake. Populations dynamics show a clear reverse autotrophic/heterotrophic pattern, the phytoplankton showing a definite pulse just after thaw, decreasing thereafter throughout the ice-free period. The zooplankton, dominated by big-sized Cladocerans, reaches its peak of biomass at the end of the summer.

The negative and significant correlation between phytoplankton biomass and zooplankton biomass suggests these great-sized mechanical filter feeders effectively control the algal assemblage. In fact, only when such a herbivore pressure surpasses the "positive" excreted nutrient-mediated effect of zooplankton on algae, inorganic phosphorous becomes detected in the environment.

INTRODUCCION

Las interacciones entre productores y consumidores primarios son responsables, en último término, de que cambios acontecidos en el ambiente (ej. enriquecimiento en nutrientes) o alteraciones ocurridas en la cadena trófica (ej. eliminación de peces etc..) se expresen como cambios en las propiedades del ecosistema (productividad, reciclado de nutrientes). Este es uno de los motivos por los que en la literatura limnológica se encuentra, en la actualidad, un gran número de trabajos que analizan dichas relaciones, tanto desde un punto de vista teórico (Carpenter et al. 1985; McQueen et al., 1986, 1989) como desde una perspectiva práctica (Gulati, 1990).

El principal objetivo de este trabajo consiste en estudiar la dinámica de las comunidades de fitoplancton y de zooplancton y evaluar la intensidad de los efectos directos e indirectos que las poblaciones de heterótrofos ejercen sobre la comunidad algal. El ecosistema elegido es un lago oligotrófico (clorofila: 0.6-1.8 $\mu\text{g/l}$) de alta montaña (2800 m de altitud en Sierra Nevada) de reducidas dimensiones (sup.: 2530 m² y profundidad máxima: 8m) que presenta una cadena trófica muy simple, y que en la década de los 60 fue modificado en su estructura natural mediante la construcción de un muro de contención para represar sus aguas. La comunidad planctónica que se desarrolla (Sánchez-Castillo *et al.* 1989) y algunas características físico-químicas como el valor de la alcalinidad (1 meq.l⁻¹) le confieren un carácter singular dentro del conjunto de lagunas de Sierra Nevada (Reche 1991).

MATERIAL Y METODOS

El presente estudio se llevó a cabo durante el período libre de hielo (Julio-Octubre) del año 1986. Las muestras se tomaron, una o dos veces por semana, con una doble botella de Van Dorn (8 l cada una) a intervalos de 2 m desde la superficie hasta el fondo, en la estación de máxima profundidad (8 m).

El análisis de nutrientes (P y N) se realizó sobre agua filtrada a través de un filtro Whatman GF/C. La concentración de nitratos se determinó tras su reducción, en una columna de cadmio, como nitritos y éstos se analizaron siguiendo el método propuesto por Shinn (1941). Para el análisis de amonio se siguió el método de azul de indofenol (Rodier, 1981). El fósforo reactivo soluble se midió de acuerdo con Murphy & Riley (1962) y el fósforo total se determinó, a partir de agua sin filtrar, espectrofotométricamente previa digestión con persulfato (Rodier, 1981).

Una submuestra de 100 ml se conservó con una solución de lugol-acético para el análisis del fitoplancton; de ésta 50 ml se sedimentaron durante 48 h en una cámara compuesta de Utermöhl de 2,6 cm de diámetro, en la que se lleva a cabo el recuento de células en 100 campos elegidos al azar, con un microscopio invertido a 1000 aumentos (Sandgren & Robinson, 1984). La estima del volumen celular se realizó mediante aproximaciones a formas geométricas, para lo que se midieron 20 células de cada una de las especies existentes. El biovolumen-densidad ($\mu\text{m}^3.\text{ml}^{-1}$) resultó de multiplicar el volumen celular medio, en cada muestra, por la densidad poblacional (Vanni, 1987).

Las muestras de zooplancton se obtuvieron filtrando 8 l de agua a través de una malla de nylal de 45 μm de tamaño de poro, que era conservada posteriormente en formol al 4 %. La abundancia se estimó a partir de recuentos de la muestra completa realizados en un microscopio invertido a 150 aumentos. La biomasa poblacional del zooplancton se estimó a partir de regresiones longitud-peso recogidas en la literatura (Ruttner-kolisko, 1977; Dumont et al., 1975; Morales et al., 1988).

La liberación de fósforo para una clase de tamaño de zooplancton determinada fue calculada como el producto de la tasa específica de excreción, E_i ($\mu\text{gP}.\text{mg}^{-1}.\text{h}^{-1}$) y la abundancia de cada clase de tamaño M_i ($\text{mg}.\text{m}^{-3}$). La suma de la tasa de excreción específica y de cada clase proporciona así una estima de la tasa de liberación de fósforo potencial de la comunidad. La tasa específica de excreción se calculó siguiendo a Bartell (1981)

$$E_i = 1/2 (0.032 e^{0.039 T W_i - 0.38} + 0.079 e^{0.039 T W_i - 0.38})$$

donde T es la temperatura y W es el peso seco del animal.

RESULTADOS

Variación estacional de la comunidad fitoplanctónica

Los valores más elevados tanto de densidad ($11000 \text{ cél}.\text{ml}^{-1}$) como de biomasa ($206 \times 10^3 \mu\text{m}^3.\text{ml}^{-1}$) de organismos fotosintéticos, se alcanzan tras el deshielo. A partir de este momento y hasta el final del período libre de hielo tiene lugar un paulatino descenso de ambos parámetros hasta valores inferiores a $50 \text{ cél}.\text{ml}^{-1}$ y $3000 \mu\text{m}^3.\text{ml}^{-1}$ respectivamente (fig. 1)

La mayoría de las especies que constituyen la comunidad algal estudiada se incluyen dentro del nanoplancton ($< 20 \mu\text{m}$), algo común en medios oligotróficos, por otra parte (Rott, 1984; Psenner & Zapf, 1988).

Fig. 1. Dinámica temporal del fitoplancton de la laguna de Las Yeguas durante el período libre de hielo.

Las clorofíceas es el grupo mejor representado, llegando a suponer más del 90% del total de células algales durante más de dos tercios del período libre de hielo (fig. 2) y es *Chlorella sp.* la especie que, en esencia, define la dinámica de la comunidad. Las crisofíceas se desarrollan al final del verano y aunque su densidad poblacional fue muy baja (<100 cél.ml⁻¹), porcentualmente dominan de forma casi absoluta en la comunidad. Diatomeas, cryptofíceas y dinofíceas están muy pobremente representadas en este sistema.

Fig. 2. Variaciones porcentuales, en términos de densidad, de los diferentes grupos taxonómicos que constituyen la comunidad fitoplanctónica.

Análisis de las condiciones nutritivas

La concentración de fósforo reactivo soluble (SRP) aumenta, desde valores no detectables tras el deshielo, hasta $15.2 \mu\text{g P.l}^{-1}$, al final del período estival. El fósforo total (TP), por el contrario, presenta un patrón muy variable. Los valores más elevados se detectaron al inicio del estudio ($32 \mu\text{g P.l}^{-1}$) coincidiendo con máximos de biomasa algal y los menores, a comienzos de Agosto ($2.8 \mu\text{g P.l}^{-1}$).

El nitrógeno inorgánico disuelto (DIN), que se encuentra fundamentalmente en forma de nitratos, está comprendido entre 14 y $96 \mu\text{g N.l}^{-1}$ (Tabla, I).

La escasa concentración de P en esta laguna puede sugerir que este nutriente sea limitante para el desarrollo algal, algo que parecen confirmar los valores de la relación DIN:TP. Según Morris & Lewis (1988) valores superiores a 4 indican que el fósforo sea limitante (como ocurre por ejemplo tras el deshielo) mientras que N, P o ambos pueden ser limitantes cuando los valores de dicha relación se encuentran comprendidos entre 0.5 y 4 (como sucede desde mediados de agosto hasta el final del período estival).

Dinámica estacional del zooplancton

El zooplancton está constituido fundamentalmente por rotíferos (*Hexarthra bulgarica* y *Euchlanis dilatata*) y cladóceros (*Daphnia pulicaria* y *Alona sp.*). *Mixodiaptomus laciniatus* y *Eucyclops serrulatus*, las únicas especies de copépodos presentes, se encontraron durante la mayor parte del período de estudio en forma larvaria. Dos especies de ciliados, pertenecientes al grupo de oligotricos, completan esta comunidad.

La fig. 3 muestra los cambios en la biomasa de los diferentes grupos taxonómicos, evidenciándose una clara segregación temporal entre ellos. Tras el

	SRP ($\mu\text{g.l}^{-1}$)	DIN ($\mu\text{g.l}^{-1}$)	TP ($\mu\text{g.l}^{-1}$)	DIN:TP
21-7	n.d.	54.1	31.9	1.7
29-7	n.d.	54.5	18.5	2.9
31-7	n.d.	48.6	5.3	9.2
5-8	n.d.	54.0	2.8	19.3
7-8	n.d.	39.9	18.3	2.2
12-8	n.d.	40.7	14.0	2.9
14-8	n.d.	48.5	11.2	4.3
18-8	n.d.	48.2	16.1	3.0
21-8	n.d.	37.5	6.8	5.5
1-9	4.3	24.1	9.6	2.5
4-9	4.0	16.1	22.9	0.7
8-9	1.1	13.9	15.2	0.9
15-9	2.9	87.9	4.9	17.9
24-9	13.3	87.7	13.5	6.5
1-10	15.2	96.3	19.1	5.0

Tabla 1. Valores de los nutrientes inorgánicos (PRS y NID), fósforo total (PT) y la razón NID:PT durante el período libre de hielo.

Fig. 3. Sucesión temporal de los diferentes grupos del zooplancton (eje y_1 → cladóceros, eje y_2 → rotíferos y ciliados).

deshielo tiene lugar el máximo desarrollo de las poblaciones de rotíferos (casi 20 PS $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$) que suponen más del 80% de la biomasa zooplanctónica. Tras un breve período de desarrollo son sustituidos por ciliados que, a pesar de que sólo representan el 25% del peso total (7 $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$), debido a sus elevadas tasas metabólicas y su disponibilidad como alimento para el metazooplancton (Pace, 1982; Beaver & Crisman, 1982; Müller, 1989; Gifford, 1991) pueden jugar un importante papel soportando una ruta alternativa en la cadena trófica clásica de este sistema (Reche, 1991; Cruz-Pizarro et al., en prensa). Finalmente, se desarrollaron los cladóceros (especialmente *D. pulicaria*) que permanecen hasta el final del período estival, alcanzando valores de biomasa próximos a 200 $\text{mg PS} \cdot \text{m}^{-3}$, lo que supone más del 95% de biomasa zooplanctónica. Las poblaciones de copépodos estuvieron presentes durante todo el período estudiado, pero nunca constituyen más del 20% del peso total del zooplancton.

La importancia del control que el zooplancton ejerce sobre la biomasa fitoplanctónica se ha ensayado a partir de un análisis de regresión lineal entre la biomasa del zooplancton (var. independiente) y la biomasa fitoplanctónica (var. dependiente) como proponen McQueen et al. (1986). Ambas variables mostraron una relación negativa y altamente significativa (fig. 4) lo que evidencia un efecto neto del zooplancton como depresor (controlador) de la biomasa autotrófica.

Además de ejercer un efecto directo, obvio, limitando el crecimiento algal a través del consumo, el zooplancton estimula, en menor o mayor grado, el desarrollo del fitoplancton de forma indirecta, regenerando nutrientes que pone a disposición de aquel. Hemos calculado la tasa de excreción de la comunidad zooplanctónica y los resultados obtenidos (fig. 5) muestran valores máximos de dicha tasa al final del período libre de hielo, coincidiendo con las concentraciones más elevadas de SRP en la columna de agua (Tabla I).

Fig. 4. Regresión lineal entre la biomasa del zooplancton y la biomasa fitoplanctónica.

Fig. 5. Valores de la tasa de excreción de la comunidad zooplanctónica durante el período estival.

DISCUSION

El máximo desarrollo algal que tiene lugar tras el deshielo, característico de sistemas de alta montaña (Carrillo, 1989; Carrillo et al., 1990a) muy probablemente resulta de una mejora en las condiciones físicas ambientales (luz y temperatura) y a la entrada al sistema de nutrientes (principalmente P) que son atrapados por la nieve durante el período de cobertura de hielo (Barica & Armstrong, 1971; Larson, 1973). Este fenómeno adquiere cierta

importancia en Sierra Nevada, por cuanto no son infrecuentes tormentas que transportan abundante material particulado procedente del Norte de Africa. Carrillo et al. (1990 a) pusieron de manifiesto una rápida influencia de esta deposición atmosférica sobre la concentración de clorofila, evidenciando la importancia de tales entradas en el incremento de la productividad de estos sistemas oligotróficos a través de un aporte extra de nutrientes.

Si bien tras el deshielo no se detecta fósforo reactivo soluble en la columna de agua, los valores de PT (Tabla I) y el máximo desarrollo de la población de *Chlorella sp.* que se caracteriza precisamente por una elevada competitividad por el fósforo (Grover, 1989) ponen de manifiesto que dicho nutriente se encuentra incorporado en la materia particulada, fundamentalmente en la fracción nanoplanktónica.

La comunidad planctónica que se desarrolla en la laguna es la típica de lagos oligotróficos que no contienen peces (Sommer et al. 1986) y se caracteriza por un crecimiento limitado de fitoplancton compuesto casi exclusivamente por pequeñas algas asociadas con elevadas densidades de filtradores de gran tamaño como *D. pulicaria* (Gliwicz, 1985). El éxito de los grandes cladóceros en estos sistemas reside fundamentalmente en su superioridad competitiva, frente a los de pequeño tamaño, en condiciones de alimento limitante (Gliwicz, 1990). Su efecto depresor sobre la biomasa autótrofa ha sido consistentemente demostrado (McQueen et al., 1986; Cruz-Pizarro & Carrillo, 1991; Reche, 1991) en un amplio rango de condiciones tróficas (McQueen et al., 1989; Elser et al. 1990).

Los valores de la tasa de excreción de fósforo y el aumento paralelo de la concentración de este nutriente en la columna de agua, permite pensar que el control del fitoplancton por sus recursos comienza a no ser importante cuando el zooplancton ejerce una alta presión de consumo, de forma que un posible incremento en la entrada de nutrientes (por excreción) puede ser equilibrada por la mortalidad inducida por el zooplancton de forma que la fuerza top-down es el principal mecanismo que controla el conjunto de la biomasa algal.

El efecto del consumo herbívoro sobre la sucesión del fitoplancton es menos claro. En términos estrictamente de tamaños, todas las especies algales presentes en la laguna se incluirían en la categoría de algas comestibles, si bien es cierto que tanto su valor nutritivo como su estructura morfológica difieren notablemente. Es posible que estas dos características expliquen las bajas densidades poblacionales de las especies de flageladas en la laguna. La documentada preferencia de los herbívoros por estas especies (Persson, 1985; Knisely & Geller, 1986; Carrillo et al. 1990 b) se basa en una excelente calidad nutritiva -ej. por su elevado contenido en ácidos grasos poliinsaturados (Ahlgren et al. 1990)- y la gran "comestibilidad" que les confiere la presencia de flagelos y ausencia de pared celular.

El análisis de otros mecanismos como el parasitismo (Reche et al., en prensa) y la limitación de nutrientes que en la actualidad estamos llevando a cabo sin duda explicarán más claramente la sucesión entre las especies de clorofíceas.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación ha sido subvencionada en parte la CICYT Proyecto Nat-91 570 y por una beca de FPI a I. Reche. Agradecemos al Dr. Sánchez-Castillo su ayuda con la taxonomía algal.

BIBLIOGRAFIA

Ahlgren, G.; T. Lundstedt; M. Brett & C. Forsbergh. 1990. Lipid composition and food

- quality of some freshwater phytoplankton for cladoceran zooplankters. J. Plank. Res. 12: 809-818.
- Barica, J. & F.A. Armstrong. 1971. Contribution by snow to the nutrient budget on some small Northwestern Ontario Lakes. Limnol. Oceanogr. 16: 891-899.
- Bartell, S.M. 1981. Potential impact of size selective planktivory on phosphorus release by zooplankton. Hydrobiologia 80: 139-145
- Beaver, J.R. & T.L. Crisman. 1982. The trophic response of ciliated protozoans in freshwater lakes. Limnol. Oceanogr. 27: 246-253.
- Carpenter, S.R.; J.F. Kitchell & J.R. Hodgson. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. BioScience 35: 634-639.
- Carrillo, P. 1989. Análisis de las interacciones tróficas en el plancton de un sistema oligotrófico. Tesis Doctoral. 212 pp.
- Carrillo, P.; L. Cruz-Pizarro & R. Morales-Baquero. 1990a. Effects of unpredictable atmospheric allocthonous input on the light climate of an oligotrophic lake. Verh. Int. Ver. Limnol. 24: 97-101.
- Carrillo, P.; L. Cruz-Pizarro & P. Sánchez-Castillo. 1990b. Analysis of Phytoplankton-Zooplankton relationships in an oligotrophic lake under natural and manipulated conditions. In: R.D. Gulati; E.H.R.R. Lammens; M.L. Meijer & E. Van Donk (Eds.), Bio-manipulation tool Water Management. Kluwer Academic Publishers: 49-58.
- Cruz-Pizarro, L. & P. Carrillo. 1991. Top-down regulation under different species-specific and size-structure grazer assemblages in an oligotrophic lake. Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 48: 23-37.
- Cruz-Pizarro, L.; I. Reche & P. Carrillo. 1993. Plankton dynamics in high mountain lake (Las Yeguas, Sierra Nevada). Indirect evidences of ciliate as food source for zooplankton. Hydrobiologia (in press).
- Dumont, H.G.; I. Van de Velde & S. Dumont. 1975. The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. Oecologia 19: 75-97.
- Elser, J.J.; H.J. Carney & C.R. Goldman. 1990. The zooplankton-phytoplankton interface lakes of contrasting trophic status: an experimental comparison. In: R.D. Gulati; E.H.R.R. Lammens; M.L. Meijer & E. Van Donk (Eds.), Bio-manipulation tool Water Management. Kluwer Academic Publishers: 69-81.
- Gifford, D.J. 1991. The protozoan-metazoan trophic link in pelagic ecosystems. J. Protozool. 38: 81-86.
- Gliwicz, Z.M. 1985. Predation of food limitation: an ultimate reason for extinction of planktonic cladoceran species. Arch. Hydrobiol. Beih. 21: 419-430.
- Gliwicz, Z.M. 1990. Why do cladocerans fail to control algal blooms? In: R.D. Gulati; E.H.R.R. Lammens; M.L. Meijer & E. Van Donk (Eds.), Bio-manipulation tool Water Management. Kluwer Academic Publishers: 83-97.
- Grover, J.P. 1989. Phosphorus-dependent growth kinetics of 11 species of freshwater algae. Limnol. Oceanogr. 34: 341-348.
- Gulati, R.D. 1990. Structural and grazing responses of zooplankton community to bio-manipulation of some Dutch water bodies. In: R.D. Gulati; E.H.R.R. Lammens; M.L. Meijer & E. Van Donk (Eds.), Bio-manipulation tool Water Management. Kluwer Academic Publishers: 99-118.
- Knisely, K. & W. Geller. 1986. Selective feeding of food zooplankton species on natural lake phytoplankton. Oecologia 69: 86-94.
- Larson, G.L. 1973. A limnological study of high mountain lake in Mount Rainer National Park, Washington State, USA. Arch. Hydrobiol. 72: 10-48.

- McQueen, D.J.; J.R. Post & E.L. Mills. 1986. Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 1571-1581.
- McQueen, D.J.; M.R.S. Johannes; T.J. Stewart & D.R.S. Lean. 1989. Bottom-up and Top-down impacts on freshwater pelagic community structure. Ecol. Monogr. 59: 289-309.
- Morales, R.; L. Cruz-Pizarro & P. Carrillo. 1988. Biomass and production of *Euchlanis dilatata* in high mountain lakes and ponds of Sierra Nevada (Spain). J. Plankton Res. 10: 1065-1075.
- Morris, D.P. & W.M. Lewis Jr. 1988. Phytoplankton nutrient limitation in Colorado Mountain lakes. Freshwater Biology 20: 315-327.
- Müller, H. 1989. The relative importance of different ciliate taxa in the pelagic food web of Lake Constance. Microb. Ecol. 18: 261-273.
- Murphy, J. & J.P. Riley. 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. Annal. Quim. Acta. 27: 31-36.
- Pace, M.L. 1982. Planktonic ciliates: their distribution, abundance, and relationship to microbial resources in a monomictic lake. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39: 1106-1116.
- Persson, G. 1985. Clearance rates of crustacea microfiltrators: the nature of in situ rate depressions in a fertilized oligotrophic lake in the Kuokel Area, Northern Sweden. Int. Revue ges. Hydrobiol. 70: 197-358.
- Psenner, R. & F. Zapf. 1988. High mountain lakes in the Alps: peculiarities and biology. In: M. Johannessen, R. Mosello & H. Barth (Eds.) Acidification processes in remote mountain lakes. Air pollution research report 20, Commission of the European Communities. Bruselas.
- Reche, I. 1991. Análisis de la sucesión fitoplanctónica en una laguna de alta montaña: Las Yeguas (Sierra Nevada). Tesis de licenciatura. Univ. Granada. 123 pp.
- Reche, I.; P. Sanchez-Castillo & P. Carrillo. The principal regulating mechanisms on the structure of the phytoplankton community in a high mountain lake. Arch. Hydrobiol. (In press).
- Rodier, J. 1981. Análisis de las aguas. Omega. Barcelona. 1047 pp.
- Rott, E. 1984. Phytoplankton as biological parameter for the trophic characterization of lakes. Verh. Int. Ver. Limnol. 22: 1078-1085.
- Ruttner-Kolisko, A. 1977. Suggestion for biomass calculations of plankton rotifers. Arch. Hydrobiol. Beih. 8: 71-76.
- Sánchez-Castillo, P.M.; L. Cruz-Pizarro & P. Carrillo. 1989. Caracterización del fitoplancton de las lagunas de alta montaña de Sierra Nevada (Granada, España) en relación con las características físico-químicas del medio. Limnética 5: 37-50.
- Sandgren, C.D. & J.V. Robinson. 1984. A stratified sampling approach to compensating for non-random sedimentation of phytoplankton cells in inverted microscope settling chambers. Br. Phycol. J. 19: 67-72.
- Shinn, J.A. 1941. A practical handbook of seawater analysis. Fish. Res. Bd. Can. Bull.
- Sommer, U.; Z.M. Gliwicz; W. Lampert & A. Duncan. 1986. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in freshwaters. Arch. Hydrobiol. 106,4: 433-471.
- Vanni, J.M. 1987. Effects of nutrients and zooplankton size on the structure of phytoplankton community. Ecology 68: 624-635.