

EFFECTOS DEL CAMBIO CLIMÁTICO EN LOS ECOSISTEMAS ACUÁTICOS Y TERRESTRES DE ALTA MONTAÑA DE SIERRA NEVADA: ANÁLISIS DEL REGISTRO FÓSIL EN LOS SEDIMENTOS

CARMEN PÉREZ-MARTÍNEZ^{1,2}, LAURA JIMÉNEZ^{1,2},
JOSÉ M. CONDE-PORCUNA^{1,2}, EMILIO MORENO^{1,2},
ELOÍSA RAMOS-RODRÍGUEZ^{1,2}, OLIVER HEIRI³,
GONZALO JIMÉNEZ-MORENO⁴ Y SCOTT R. ANDERSON⁵

RESUMEN

Los sedimentos de los lagos conservan la historia del sistema acuático, de su cuenca y de la región donde se sitúan. El estudio paleoecológico de los mismos es una herramienta eficaz para conocer la variabilidad natural de los sistemas ecológicos y su respuesta a cambios en el pasado.

En este proyecto se analizan los sedimentos de la laguna alpina de Río Seco en Sierra Nevada con un doble objetivo: la reconstrucción de la historia de la vegetación y de los incendios en Sierra Nevada durante el Holoceno y el análisis de los cambios sufridos en la propia laguna y su cuenca durante el Antropoceno. En ambos casos se presta especial atención a los cambios derivados de variaciones climáticas.

La datación obtenida de los testigos de sedimento en SN indican que la edad de formación de estos humedales es postglacial u Holocena (últimos 11.000 años). La vegetación en Sierra Nevada responde a cambios globales de temperatura y precipitación durante el Holoceno. El Holoceno temprano está caracterizado por la expansión de *Pinus*, y sugiere un calentamiento del clima hasta los 7 ka, cuando se alcanza el máximo térmico del Holoceno. El relativamente escaso porcentaje de polen de *Pinus* indica que probablemente esta especie nunca creció a tan elevada altitud. La aridificación es evidente durante el Holoceno medio y tardío, a partir de 5.7 ka, con la reducción de bosques templados (*Pinus*, *Quercus* perennes y *Betula*) y el incremento de especies de pastizales (*Artemisia*, *Juniperus*, *Ephedra* y *Chenopodiaceae*). El impacto humano en la zona es relativamente pequeño existiendo evidencias de pastoreo por la presencia del hongo *Sporormiella*, que está asociado a las heces de ganado, e incrementos en plantas típicas de pastos (*Rumex* y *Plantago*) que se intensifican a partir de 2.8 ka. Es clara la presencia de la

¹ Instituto del Agua. Universidad de Granada, 18071-Granada.

² Dpto. Ecología, Facultad de Ciencias. Universidad de Granada, 18071-Granada cperez@ugr.es, jmconde@ugr.es, laurajl@ugr.es, emiliojml@ugr.es, eloisa@ugr.es

³ Institute of Plant Sciences and Oeschger Centre for Climate Change Research. University of Bern. Altenbergrain 21. CH-3013 Bern. Switzerland oliver.heiri@ips.unibe.ch

⁴ Departamento de Estratigrafía y Paleontología. Facultad de Ciencias. Universidad de Granada, 18071-Granada gonzaloj@ugr.es

⁵ Center for Environmental Sciences & Education. CESE, Box 5694, Northern Arizona University, Flagstaff, Arizona 86011 USA Scott.Anderson@nau.edu

agricultura en los registros desde hace 250 años con el cultivo de *Olea*. Los incendios son muy moderados, pero comunes durante todo el Holoceno. El incremento desde 3.7 ka a 3.9 ka hasta la actualidad evidencia que es una señal regional relacionada principalmente con la expansión de la población humana.

Durante los últimos 200 años se observan cambios significativos en la laguna de Río Seco que comienzan a principios del siglo XX y se acentúan a partir de la década de los 60, de manera que tanto la comunidad de diatomeas como la de cladóceros y quironómidos actual difiere considerablemente de la existente durante el siglo XIX y principios del XX. Se observa una disminución de especies de diatomeas ticoplanctónicas, y de especies epifíticas y con óptimos a bajo pH y un aumento de especies epipélicas y epilíticas con óptimos a mayor pH. En los cladóceros aumentan las especies bentónicas y planctónicas a expensas de las especies litorales mientras que en los quironómidos incrementan las especies asociadas a valores de temperatura más altos. Estos cambios se correlacionan con variaciones experimentadas en la temperatura del aire en Sierra Nevada y en el índice NAO desde 1856 y se explican través del efecto de estas variables sobre el nivel de agua y extensión superficial de la laguna y sobre el ambiente químico de la misma, principalmente los valores de alcalinidad y la disponibilidad de calcio.

Los humedales alpinos son altamente sensibles a las variables climáticas y antropogénicas tal como demuestran los resultados obtenidos. Los estudios paleoecológicos son, por tanto, esenciales para entender cómo responderán estos ecosistemas en el futuro y para planear actuaciones en la región.

Palabras clave: Historia de la vegetación, Análisis polen, Historia del clima, Incendios, Holoceno, Antropoceno, Diatomeas, Cladóceros, Índice NAO.

SUMMARY

Lake sediments are the historic archive of the aquatic systems and their catchment area and of the region where lakes are placed. Paleocological studies are a suitable tool for analyze the natural perturbation regime in ecological system and to evaluate their response to past changes. Here we use sediments from a small lake above present treeline - Laguna de Río Seco at 3040 m elevation - in a paleocological study documenting the vegetation and fire history over the Holocene period and the lake changes over the Antropocene.

The Laguna de Río Seco core dating provides a calculated age of ca 11,580 years for this system. The early record is dominated by *Pinus* pollen, with *Betula*, deciduous *Quercus*, and grasses, with an understory of shrubs. It is unlikely that pine trees grew around the lake, and fire was relatively unimportant at this site during this period. Aquatic microfossils indicate that the wettest conditions and highest lake levels at Laguna de Río Seco occurred before 7800 cal yr BP. Drier conditions commenced regionally after ca 5700 cal yr BP, shown at Laguna de Río Seco by declines in wetland pollen, and increases in high elevation steppe shrubs common today (*Juniperus*, *Artemisia*, and others). Though not as important at high as at low elevations, fire occurrence was elevated, particularly after ca 3700 years ago, in response to regional human population expansion. The local and regional impact of humans increased substantially after ca 2700 years ago, with the loss of *Pinus* forest within the mountain range, increases in evidence of pasturing herbivores around the lake, and *Olea* cultivation at lower elevations. Though human impact was not as extensive at high elevation as at lower elevation sites in southern Iberia, this record confirms that even remote sites were not free of direct human influence during the Holocene.

Significant changes are observed in Río Seco Lake throughout the last 200 years, beginning at early 20th century and become especially evident from 1960s onwards. Tycoplanktonic diatom species as well as epiphytic and acidic species decreased whereas epipellic, epilithic and more alkaline species increased. An increase of chironomids species linked to higher temperatures is observed in the upper part of the core and planktonic and benthic cladoceran species increased at the expense to littoral cladoceran species from 1970s onwards. These changes are related to long-term temperature data in Andalucía and Sierra Nevada and to the NAO index. Both variables probably affected the lake water level and lake surface and the biogeochemical ambient, especially the alkalinity values and calcium availability.

Key words: Vegetation history, Pollen analysis, Climate history, Fire, Holocene, Antropocene, Diatoms, Cladocera, NAO index.

INTRODUCCIÓN

Sierra Nevada es la cadena montañosa de mayor altitud de la Península Ibérica y la segunda de Europa después de los Alpes. Posee una situación geográfica estratégica derivada de su carácter de alta montaña cercana a la costa (60 km) en un clima mediterráneo semiárido y su ubicación entre dos cuencas marinas (Atlántico y Mediterráneo) y en la conjunción de dos continentes (Europa y África). En Sierra Nevada existen un variado conjunto de lagunas alpinas situadas entre los 2700 y 3000 msnm aproximadamente.

Sierra Nevada se sitúa en una zona con una larga y variada historia de poblaciones humanas y modificación del paisaje. Sin embargo, la mayoría de lo que conocemos sobre los cambios de vegetación en la zona meridional de la Península Ibérica procede de estudios de zonas de menor altitud (e.g., CARRIÓN *et al.* 2007, 2010a,b; GIL-ROMERA *et al.* 2010) y no poseemos información de los cambios a largo plazo acaecidos en los sistemas acuáticos.

Conforme la actividad humana incrementa y modifica los ecosistemas y las regiones naturales se reducen, el papel de la Paleoeología adquiere más importancia a la hora de determinar las condiciones naturales primarias y el régimen natural de perturbaciones de los ecosistemas. Esto es especialmente crítico ante el desafío de un clima en rápido cambio como el que se predice para la región mediterránea (GAO & GIORGI 2008). La evaluación de los efectos de

los cambios antropogénicos y climáticos en los ecosistemas requiere el uso de bases de datos extensas en el tiempo. En la mayoría de los casos, la ausencia de estas bases de datos impide determinar de manera directa la variabilidad de los cambios ambientales pasados y el seguimiento de su trayectoria. Así que, para la generalidad de los sistemas, únicamente la paleoecología puede proporcionar esta información. La huella de los cambios climáticos puede quedar registrada en el sedimento de los lagos a través de los restos de organismos (polen, carbones, restos silíceos, cladóceros, etc...) y cambios en la composición del sedimento. La datación de los distintos estratos de los sedimentos y análisis de diversas variables físico-químicas y biológicas a lo largo del tiempo nos permite realizar una «reconstrucción» de las condiciones del lago y las características de la comunidad biológica del pasado.

La laguna de Río Seco preserva en el archivo de sus sedimentos al menos 11,5 ka de cambio ambiental, no solo de paleo-vegetación sino también de historia de los incendios, cambios en el nivel del agua e impacto humano, en una región donde existen pocos sistemas con un continuo registro del Holoceno. Este registro proporciona un contraste importante con aquellos sitios de menor altitud.

Los ecosistemas acuáticos alpinos y polares se consideran especialmente sensibles al calentamiento climático (SORVARI & KORHOLA 1998; SMOL *et al.* 2005) y pueden servirnos de torres de vigía en el seguimiento del cambio climático glo-

bal. En este sentido las lagunas de Sierra Nevada presentan condiciones ideales para ello, son sistemas de alta montaña con cuencas conservadas y no afectados por lluvia ácida o contaminación industrial. Además del incremento de temperatura global existen fenómenos atmosféricos que marcan el clima de ciertas regiones. Entre ellos destaca en Europa la oscilación del Atlántico Norte (expresada en el índice Winter NAO) cuyas variaciones dicta las variaciones climáticas en el sur (fase positiva-clima seco en el Sur Europa) y norte de Europa (fase positiva-clima húmedo en el Norte Europa).

En este estudio analizamos diferentes variables en testigos de sedimento de la laguna de Río Seco en Sierra Nevada con dos objetivos principales: 1. Establecer la historia de la vegetación, incendios y clima durante el Holoceno y 2. Reconstruir los cambios sufridos en dicho ecosistema acuático y su cuenca durante el Antropoceno, i.e. los últimos 200 años.

Usamos la estratigrafía de polen, carbones y microfósiles para determinar los cambios en la vegetación y su relación con la variabilidad climática durante el Holoceno y con los cambios registrados a elevaciones menores, para establecer la historia de los incendios y su concordancia con los cambios en la vegetación y clima, y para analizar el registro de la actividad humana en la región.

Usamos la estratigrafía de diatomeas, cladóceros y quironómidos para establecer los cambios registrados en la propia laguna relacionándolos con cambios en el clima y en índices globales de circulación atmosférica como el índice NAO.

MATERIAL Y MÉTODOS

Laguna de Río Seco

Río Seco es una pequeña laguna (0,42 ha), oligotrófica y somera ($Z_{\max}=2,90\text{m}$) de origen glaciar, situada a 3.040 m sobre el nivel del mar en Sierra Nevada (Fig. 1). Permanece cubierta de hielo y nieve desde octubre- noviembre hasta junio-julio, con importantes diferencias inter-

anuales observadas. No presenta estratificación térmica durante el período libre de hielo y la temperatura oscila entre 2 y 16-18 °C. La radiación fotosintéticamente activa y la visibilidad del disco de Secchi alcanza el fondo de la laguna (BAREA-ARCO *et al.* 2001). Se asienta sobre una cuenca de captación de 9,9 ha parcialmente cubierta de vegetación (15% aprox.) típica de alta montaña denominada localmente «borreguiles», compuesta mayoritariamente por briófitos (*Sphagnum* sp.) y gramíneas (*Nardus stricta*).

Durante la primera parte del período libre de hielo, se observa una entrada de agua superficial en Río Seco desde las laderas circundantes, profusamente colonizadas por vegetación de borreguil. También hay una salida de agua que forma un pequeño arroyo. Al acercarse el otoño desaparecen las entradas y salidas superficiales y el nivel de agua de la laguna va disminuyendo en 20 cm al final del período.

La superficie de la laguna y de las zonas encharcadas aledañas es máxima al comienzo del deshielo y disminuye conforme avanza el verano y decrecen los aportes de agua al pequeño valle. Las zonas encharcadas cercanas a la laguna están colonizadas por vegetación del borreguil a la que se asocian microalgas y microinvertebrados. Además, en los bordes verticales de la laguna crece el briófito *Drepanocladus fluitans*. La disminución de la diferencia en la extensión de la laguna y zonas encharcadas entre comienzos y final periodo libre de hielo es aprox. 20%. El tiempo que estas zonas adyacentes a la laguna permanecen encharcadas y la disminución del nivel del agua de la misma es variable dependiendo de la climatología anual.

Nuestro grupo posee abundante información sobre las condiciones químicas, físicas y químicas de la laguna de Río Seco derivadas de varios proyectos de investigación realizados con anterioridad en esta laguna. Durante los años 1996-1998 y desde el año 2005 hasta la actualidad se ha realizado un programa de seguimiento de la comunidad planctónica y de variables físico-químicas con toma de muestras durante el período libre de hielo.

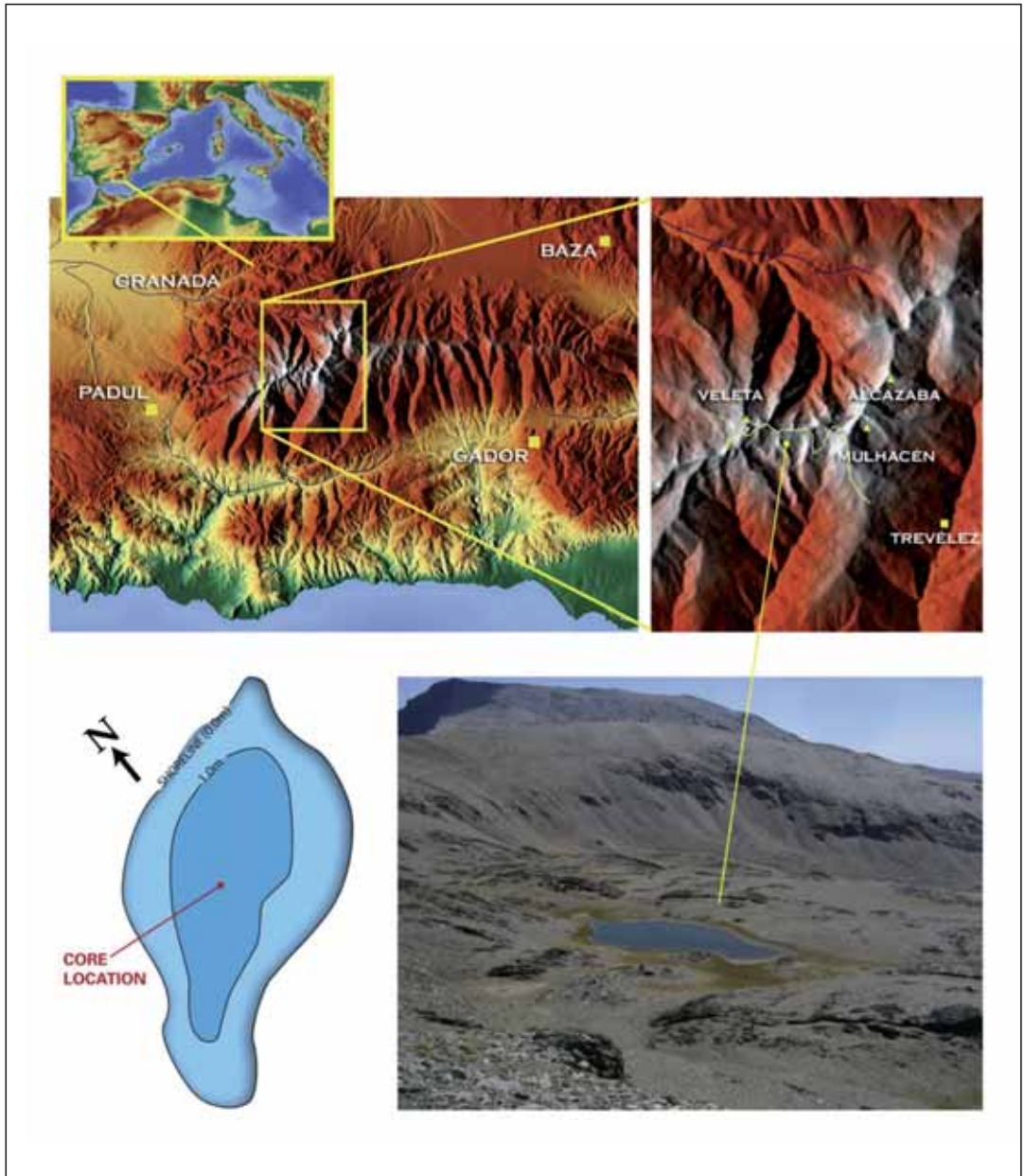


Figura 1. Localización de la laguna de Río Seco en Sierra Nevada. Arriba izquierda: Localización de Sierra Nevada y otras sierras cercanas en la Península Ibérica; arriba derecha: localización de la laguna de Río Seco cerca de la zona de mayor altitud en la cadena montañosa; abajo derecha: vista de la laguna en septiembre de 2006; abajo izquierda: mapa batimétrico de la laguna con el punto de muestreo señalado.

Figure 1. Location of Laguna de Río Seco, Sierra Nevada, southern Spain. Upper left: Location of the Sierra Nevada in southern Spain, with other major sites near the lake discussed in text; upper right: Location of Laguna de Río Seco, near the three highest peaks in the range; lower right: photo of lake with landscape typical of the cryomediterranean zone in the range, note that the lake was at its low level phase when photographed in September, 2006; lower left: bathymetric map of the lake, with the coring location.

Obtención testigos de sedimento y datación

Testigo largo del Holoceno: Se tomó un testigo de sedimento de 1,5 m de longitud en la laguna de Río Seco en la zona de máxima profundidad usando un muestreador Livingstone y otro testigo de 0.37 m con un muestreador universal (Aquatic Research, Inc.) (Fig. 1). Se seccionaron a intervalos variables según la profundidad. Se usaron 9 muestras para la datación con ^{14}C del testigo de 1,5 m y 11 muestras de los 16 cm superiores del testigo más corto para la datación con ^{210}Pb and ^{137}Cs . ^{210}Pb es apropiado para la datación de los últimos 150 años dado que su vida media es de $22, 6 \pm 0,22$ años (APPLEBY 2001). ^{137}Cs tiene una vida media de aprox. 30 años y se produjo abundantemente durante las pruebas nucleares atmosféricas que comenzaron en 1945 y alcanzan su máximo en 1963 (BECK & BENNETT 2002). El cálculo de la edad fue obtenido usando CALIB 5.2 (STUIVER *et al.* 1998)

Testigo corto del Antropoceno: Se tomó un testigo de sedimento de 20 cm de longitud en la zona de máxima profundidad de la laguna de Río Seco mediante un muestreador de gravedad. El testigo se seccionó en el borde de la laguna a intervalos de 0.5 cm hasta los 16 cm de profundidad. Las muestras se analizaron por espectrometría gamma (determinación de ^{210}Pb , ^{226}Ra y ^{137}Cs) y espectrometría alfa (determinación de ^{210}Pb más precisa en las capas más profundas) siguiendo la metodología propuesta por EAKINS & MORRISON (1978). La datación y las tasas de sedimentación se calcularon según la c.r.s. (constant rate of supply) y los modelos cf:cs (constant flux:constant sedimentation) (APPLEBY & OLD-FIELD 1983). Los análisis de datación se realizaron en el Servicio de Radioisótopos de la Universidad de Sevilla.

Análisis del polen y los carbones

El análisis del polen se realizó siguiendo una modificación del método de FAEGRI & IVERSEN (1989) usando 1 cm^3 de sedimento. Las muestras de sedimento tratadas se montaron en aceite de silicona y se analizaron a 400X y 1000X en un microscopio óptico. Los granos de polen se identi-

caron a 400X aumentos hasta el nivel taxonómico de mayor resolución, mayoritariamente género

El análisis de carbones se hizo en 1 cm^3 de sedimento tomado a intervalos de 0,5 cm en ambos testigos. Las muestras se lavaron con hexametafosfato sódico y filtraron por 125 mm and 250 mm. El contenido de cada filtro se transfirió a placas de Petri marcadas con 1 rejilla de 1 cm y se contaron en un microscopio de disección a 25X y 50X aumentos. La metodología más detallada de polen y carbones está descrita en ANDERSON *et al.* (2011).

Análisis de los indicadores paleolimnológicos

Restos silíceos de diatomeas y crisofíceas- Las muestras de sedimento se sometieron a digestión con ácido y los restos silíceos se montaron en portaobjetos con Naphrax para su recuento. Se identificaron y enumeraron un mínimo de 300 frústulos de diatomeas en cada intervalo usando un microscopio óptico a 1000x aumentos y contraste de interferencia (DIC). La metodología propuesta para el tratamiento de las muestras de sedimento, identificación y recuento de los fósiles algales se encuentra en PEARL methodology (<http://post.queensu.ca/~pearl/Methods.htm>) y BATTARBEE *et al.* (2001).

Restos de cladóceros - Aproximadamente 1 g de sedimento fresco de cada intervalo de sedimento se sometió a un tratamiento con 10% KOH, filtrado y centrifugado. Los restos de cladóceros se montaron en portaobjetos con safranina y se identificarán un mínimo de 200 individuos en cada intervalo usando un microscopio óptico a 400x aumentos. La metodología empleada para el tratamiento de las muestras de sedimento, identificación y recuento de los restos de cladóceros es la descrita en SZEROCZYŃSKA & SARMAJA-KORJONEN (2007).

Restos quironómidos – Entre 1-9 g de cada intervalo de sedimento se trataron con KOH (10%) durante 2-3 días y posteriormente se filtraron por una malla de $95 \mu\text{m}$. Las cápsulas cefálicas de los quironómidos se separaron en un microscopio de disección y se montaron en portaobjetos usando Euparal. La identificación se realizó siguiendo

WIEDERHOLM (1983), WALKER (1988) y OLIVER & ROUSSEL (1983).

Series climáticas e Índice NAO

Desafortunadamente no existen series climáticas largas de Sierra Nevada. Los registros históricos en la zona comienzan en los años 60 y ninguno de ellos corresponde a estaciones cercanas a Río Seco. Hemos trabajado con varias de estas series y elegido la de Laujar-Cerecillo por ser, de entre las más extensas y completas, la situada a mayor altitud.

Existen varias series de datos de temperatura de estaciones situadas en la zona meridional de la península Ibérica que comienzan a finales del siglo XIX. Con ellas, ESTEBAN *et al.* (1997) realizan una reconstrucción de las temperaturas para toda Andalucía y ésta es la serie que hemos usado en el presente trabajo.

La serie del índice NAO, calculado como las diferencias de presión atmosférica entre Lisboa e Islandia, está disponible desde 1856 hasta el presente (<http://www.cgd.ucar.edu/cas/jhurrell/indices.html>). Se ha usado el llamado NAO de invierno que corresponde a la media de los valores de los meses de diciembre-enero-febrero-marzo.

Con el fin de correlacionar los valores anuales de temperatura y del índice NAO con las variables obtenidas en el sedimento, hemos agrupado los valores de las primeras en los mismos intervalos de años que los obtenidos en el testigo del sedimento, realizando la media aritmética para cada conjunto de años.

RESULTADOS

Holoceno

Estratigrafía y datación

El perfil de ^{137}Cs de la laguna de Río Seco muestra el máximo a 5 cm, lo que señala a este intervalo como el correspondiente al año 1963 obteniéndose así una tasa acumulación de sedimento de aprox. $0,09 \text{ cm}\cdot\text{año}^{-1}$. El perfil de ^{210}Pb ,

que indica una tasa de $0,13 \pm 0,03 \text{ cm}\cdot\text{año}^{-1}$, es concordante con el obtenido del ^{137}Cs (Fig. 2).

Las muestras de ^{14}C muestran una tendencia decreciente. Se usó el programa R para el cálculo del modelo de edad, obteniéndose las tasas más altas de acumulación de sedimento ($0,13 \text{ cm}\cdot\text{año}^{-1}$) por encima de los primeros 15 cm mientras que por debajo de éstos las tasas variaron entre $0,007$ y $0,063 \text{ cm}\cdot\text{año}^{-1}$ con un valor general de $0,013 \text{ cm}\cdot\text{año}^{-1}$ para el conjunto del testigo. Esta última tasa se usó para estimar la edad de los centímetros más profundos obteniéndose un valor de 11,580 ka.

Polen y carbones

Las diferentes zonas en la estratigrafía del polen se hicieron usando CONISS.

Zona 1 (final del testigo hasta 10,5 ka). Se caracteriza por el alto porcentaje de polen de *Pinus* (Fig. 3) *Artemisia*, *Chenopodiaceae*, y *Ephedra* (Fig. 4) porcentajes relativamente bajos de polen de *Poaceae*, *Juniperus*, *Salix*, *Herniaria*, y *Silene* (Fig. 5) y el mayor de colonias de *Botryococcus* (Fig. 6).

Zona 2 (10,500-5,700 ka). Corresponde desde la época temprana a la mitad del Holoceno. Se caracteriza por incremento y máximos porcentajes de polen de *Pinus* (Fig. 3). *Betula* y *Quercus* decido son más abundantes en esta zona aunque también se encuentra *Quercus* perenne. El polen de *Artemisia*, *Juniperus*, *Chenopodiaceae* y *Silene* (Fig. 4) muestran sus mínimos en esta zona mientras que las *Poaceae* sus máximos. Otras herbáceas alpinas como *Cichorioideae*, *Oxyria*, *Plantago*, *Campanula*, *Papaver*, *Herniaria* y *Brassicaceae* son importantes (Fig. 5).

Se encuentran carbones en toda la zona aunque en número bajo. La zona 2 presenta la mayor diversidad y el porcentaje más alto de plantas acuáticas como *Cyperaceae*, *Potamogeton* y el alga *Botryococcus* (Fig. 6). También encontramos polen de *Typha* y microfósiles de *Juncus* o *Alnus* (Fig. 7).

Zona 3 (5,7-2,8 ka). La mayoría de especies arbóreas presentan altos porcentajes hasta 3,9 ka,

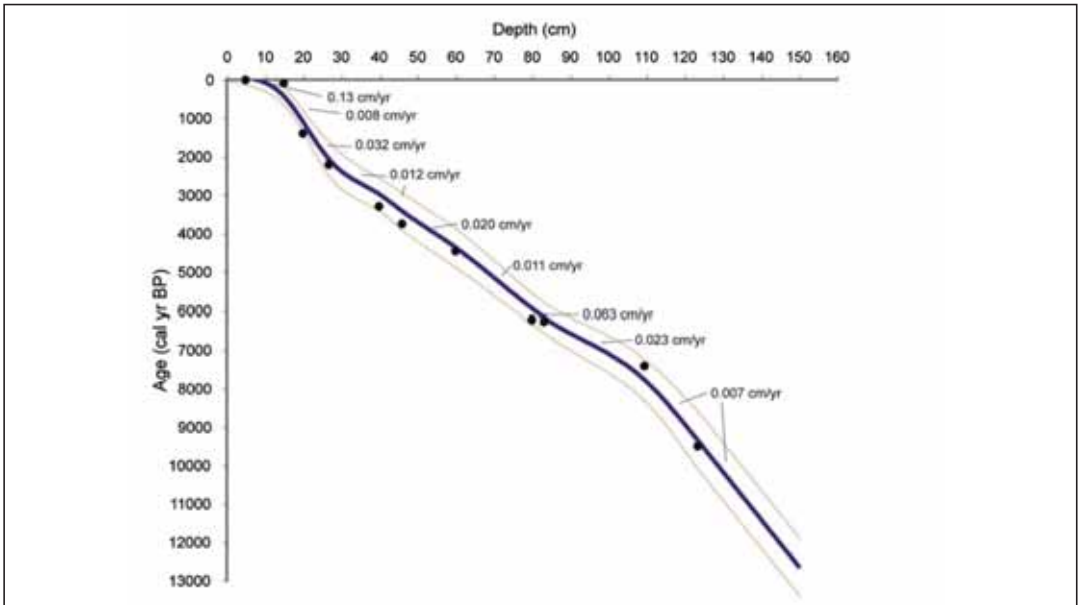


Figura 2. Curva de la tasa de acumulación de sedimento para la laguna de Río Seco. Ver texto para la descripción de la construcción de la curva.

Figure 2. Sediment accumulation rate curve for Laguna de Río Seco. See text for description of curve construction.

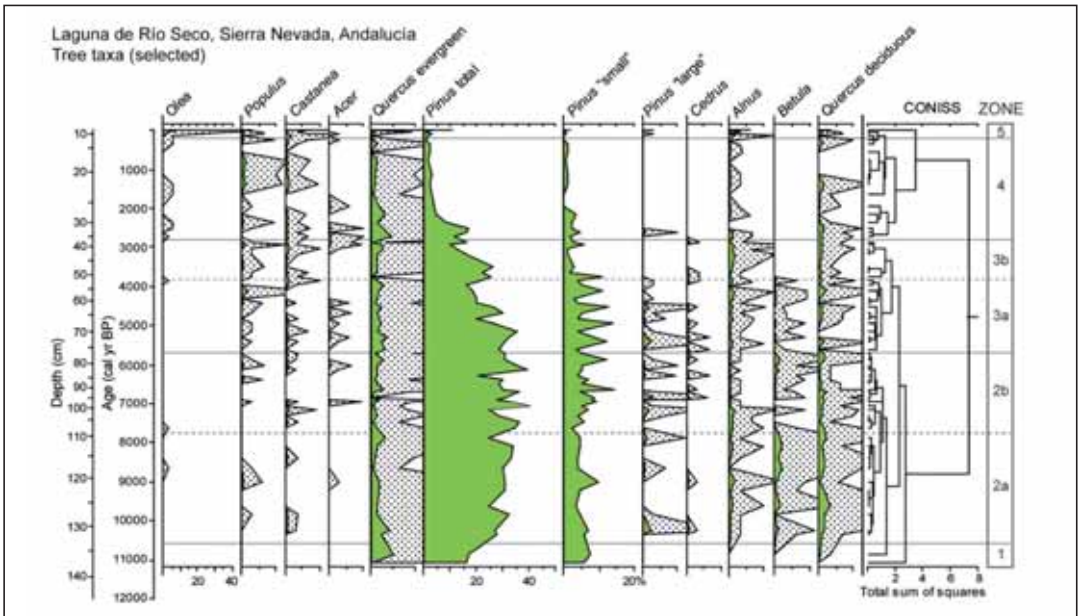


Figura 3. Porcentaje de polen (eje X) de las principales taxa de árboles del testigo de sedimento de la laguna de Río Seco. Se muestran las zonas obtenidas con CONISS. Las siluetas están amplificadas 10X.

Figure 3. Pollen percentages (X-axis) of major tree pollen taxa from Laguna de Río Seco core, along with the CONISS analysis of pollen zones. Silhouette is 10X actual pollen percentage.

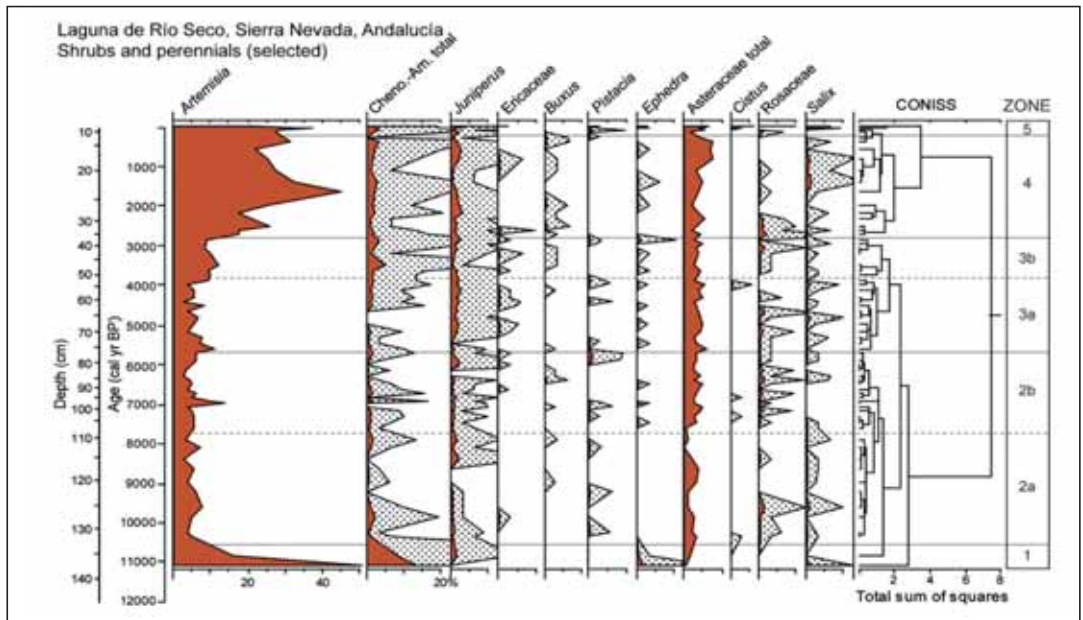


Figura 4. Porcentaje de polen (eje X) de las principales taxa de arbustos del testigo de sedimento de la laguna de Río Seco. Se muestran las zonas obtenidas con CONISS. Las siluetas están amplificadas 10X.

Figure 4. Pollen percentages of major shrub and perennial pollen taxa from Laguna de Río Seco core, along with the pollen zone analysis. Silhouette is 10X actual pollenpercentage.

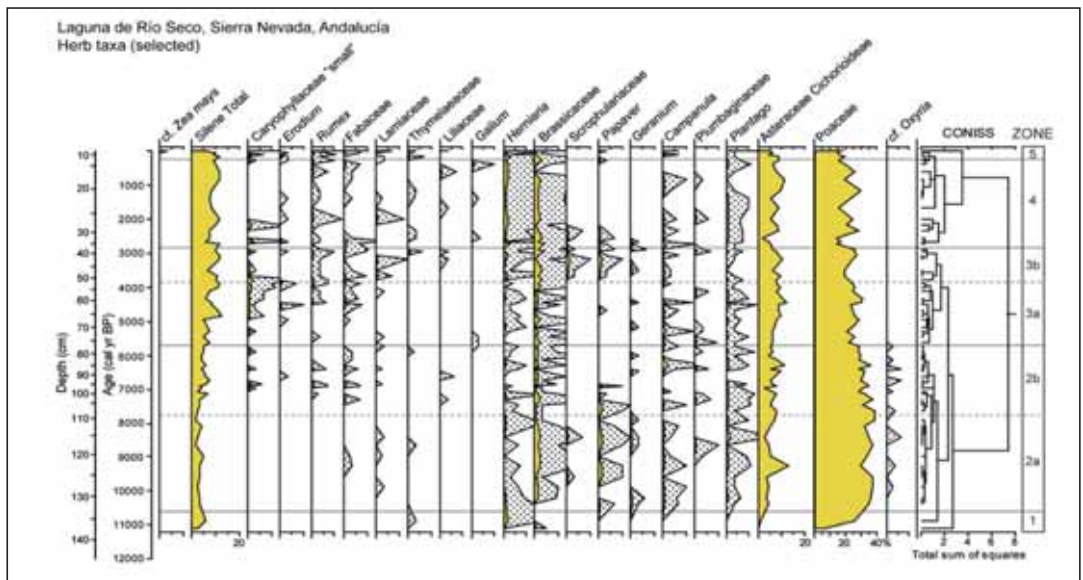


Figura 5. Porcentaje de polen (eje X) de las principales taxa de herbáceas del testigo de sedimento de la laguna de Río Seco. Se muestran las zonas obtenidas con CONISS. Las siluetas están amplificadas 10X.

Figure 5. Pollen percentages of predominant herb pollen taxa from Laguna de Río Seco core. Silhouette is 10X actual pollen percentage.

disminuyendo sustancialmente desde entonces. Esto es especialmente patente en el caso de *Pinus*, *Betula* y *Cedrus* (Fig. 3). Por otro lado, tanto los *Quercus* deciduos como perennes permanecen sin cambios y *Castanea* y *Populus* incrementan. Entre los arbustos incrementan los porcentajes de *Juniperus*, *Alnus* y *Salix* en esta zona al igual que de *Artemisia* y *Chenopodiaceae*. Varias especies de herbáceas llegan a ser importantes especialmente a partir de 5,0 ka, incluyendo a *Silene*, *Caryophyllaceae*, *Erodium*, *Rumex*, y *Brassicaceae*. Sin embargo las *Poaceae* disminuyen. La mayoría de plantas acuáticas decrecen en importancia a partir de 5,7 ka. Destaca la presencia del hongo de heces, *Sporormiella*, así como de partículas de carbones a partir de 3,9 ka.

Zona 4 (2,8- 0,1 ka). La característica distintiva de esta zona incluye el menor porcentaje de *Pinus* (Fig. 3), y la mayor expansión de *Artemisia*. *Juniperus*, *Chenopodiaceae*, y *Asteraceae* (Fig. 4) mantienen porcentajes importantes así como una variedad de herbáceas que incluyen *Silene*, *Rumex*, *Plantago*, *Herniaria*, *Cichorioideae* y *Poaceae*. La des-

aparición de *Betula*, *Cistus* y casi la ausencia total de *Pistacia* son dignas de destacar. Los organismos acuáticos se reducen aún más pero las plantas acuáticas aún permanecen sin cambios (i.e., *Cyperaceae*) o mantienen su importancia (i.e., helechos, *Ranunculus*) (Fig. 6). El hongo asociado a herbívoros, *Sporormiella*, es más abundante en esta época así como los carbones macroscópicos.

Zona 5 (0,1 ka-2006). La mayoría de las tendencias descritas en la zona 4 permanecen en la 5 pero con diferencias destacables como la importancia que adquieren un grupo de especies arbóreas, siendo las más destacables *Olea* y *Pinus* pero también *Castanea*, *Acer*, *Morus*, y *Pistacia*. Los carbones disminuyen notablemente y los macrofósiles de plantas también.

Antropoceno

Estratigrafía y datación

La existencia del máximo de concentraciones de ¹³⁷Cs en los centímetros 4,5-5,0 del testigo corto

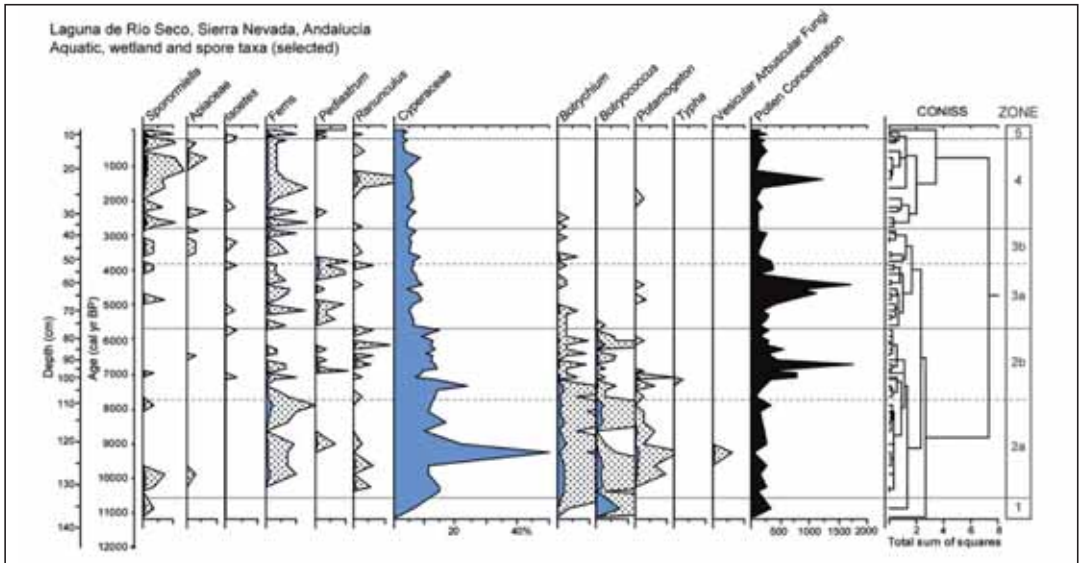


Figura 6. Porcentaje de polen (eje X) de las principales taxa de plantas acuáticas del testigo de sedimento de la laguna de Río Seco. Se muestran las zonas obtenidas con CONISS. Las siluetas están amplificadas 10X.

Figure 6. Percentages of dominant aquatic and wetland pollen, and spore taxa from Laguna de Río Seco core. Silhouette is 10X actual pollen or spore percentage.

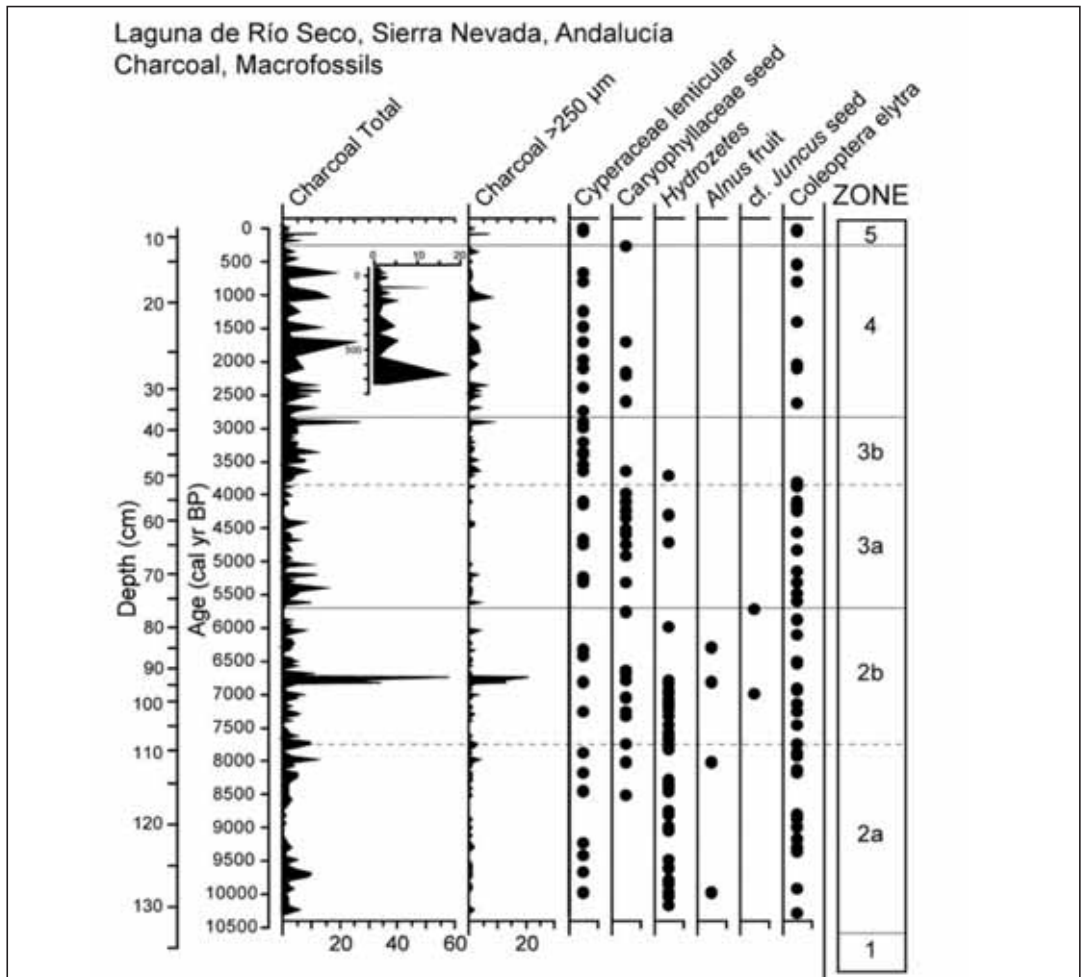


Figura 7. Estratigrafía de los macrofósiles y de los carbonos del testigo de sedimento de la laguna de Río Seco.

Figure 7. Charcoal and macrofossil stratigraphy from Laguna de Río Seco core.

nos permite asignar a los mencionados estratos los años 1962-63. Si tenemos presente que el testigo sedimentario fue colectado en el año 2008, podemos estimar una velocidad de sedimentación para los primeros centímetros del testigo de 0,1- 0,11 cm·año⁻¹, valor similar al obtenido en el testigo largo de Río Seco (Fig. 2).

El perfil de concentraciones de ²¹⁰Pb, con la excepción de los primeros 3 estratos, muestra una tendencia decreciente casi monotónica, tal y como

puede esperarse en testigos sedimentarios que no han experimentado efectos de mezcla físicos o biológicos, o cambios abruptos y esporádicos de la velocidad de sedimentación. La ruptura de esa tendencia en los primeros 3 estratos, puede poner de manifiesto problemas de interfase sedimentocolumna de agua o algún cambio abrupto en la composición de los sedimentos. Creemos que la demolición del refugio Félix Méndez, próximo a la laguna, en el año 1997, puede ser la explicación a esta alteración observada.

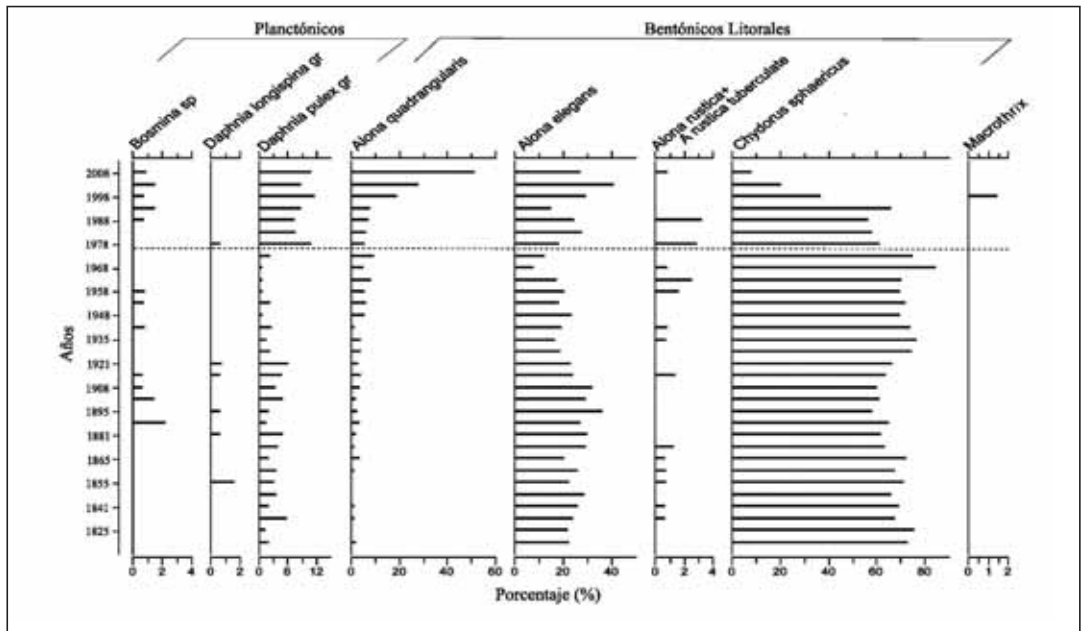


Figura 9. Abundancia relativa (eje X) de las principales especies de cladóceros del testigo corto de sedimento de la laguna de Río Seco. Se muestran la principal zona de cambio obtenida con CONISS.

Figure 9. Relative abundance (X-axis) of cladoceran species from Laguna de Río Seco short core. The main change obtained by CONISS is shown.

valores de la serie de temperatura de Andalucía ($r=0.8775$, $p<0.001$). Correlaciones positivas con esta serie de temperaturas también se observan con las principales especies que aumentan su abundancia relativa a partir de los años 60 (i.e. $r=0.7849$, $p<0.001$ para *F. pinnata*) mientras que se obtiene una correlación negativa significativa con *A. alpigena* ($r=-0.8372$, $p<0.001$) y con especies epifíticas, asociadas a vegetación (i.e. *Gomphonema* spp. $r=-0.751$, $p<0.01$). Ninguna de estas variables muestra relación significativa con los valores del índice NAO.

Cladóceros. La comunidad de cladóceros muestra cambios notables en los dos últimos siglos siendo especialmente importantes en las últimas décadas (Fig. 9). Es destacable el cambio ocurrido a principios de los años 70. *Chydorus sphaericus* es la especie de mayor abundancia a lo largo del testigo y quizás lo más significativo es su descenso durante los últimos 40 años. Este descenso es correlativo al incremento en la abundancia relativa de *Alona quadrangularis*. Por otro lado es también significativo

el incremento experimentado por la especie planctónica *Daphnia pulex* desde final de la década de los 70.

Tanto el eje 1 del PCA realizado sobre la comunidad de cladóceros como las principales especies presentan correlaciones significativas con los valores de la serie de temperatura de Andalucía (negativa para el eje 1 del PCA $r=-0.5038$, $p<0.05$ y *C. sphaericus* $r=-0.4753$, $p<0.05$ y positiva para *D. pulex* $r=0.5921$, $p<0.05$ y *A. quadrangularis* $r=0.7292$, $p<0.01$). Sin embargo, *D. pulex* es la única especie de los cladóceros que se correlaciona significativamente con los valores del índice NAO ($r=0.5567$, $p<0.01$) (Fig. 10).

Quiронómidos. En la estratigrafía de los quiронómidos destaca la aparición de algunas especies –*Micropsectra insignilobus-type*, *Chironomus plumosus*, *Heterotrissocladius marcidus-type*– en la zona superior del testigo, a partir de los años 60 (Fig. 11). Es llamativo igualmente el escaso número de taxones encontrados.

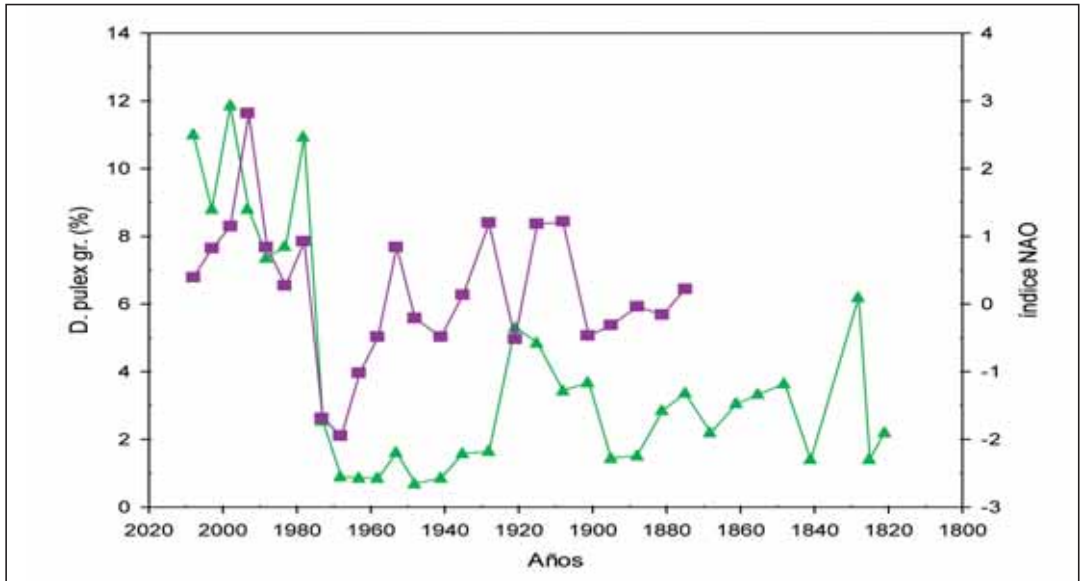


Figura 10. Porcentaje de *D. pulex* (triángulos) en el testigo corto de sedimento de la laguna de Río Seco y valores del índice NAO de invierno (cuadrados) (tomado de <http://www.cgd.ucar.edu/cas/jhurrell/indices.html>).

Figure 10. *D. pulex* percentage (triangles) from Laguna de Río Seco short core and winter NAO index (squares) (from <http://www.cgd.ucar.edu/cas/jhurrell/indices.html>).

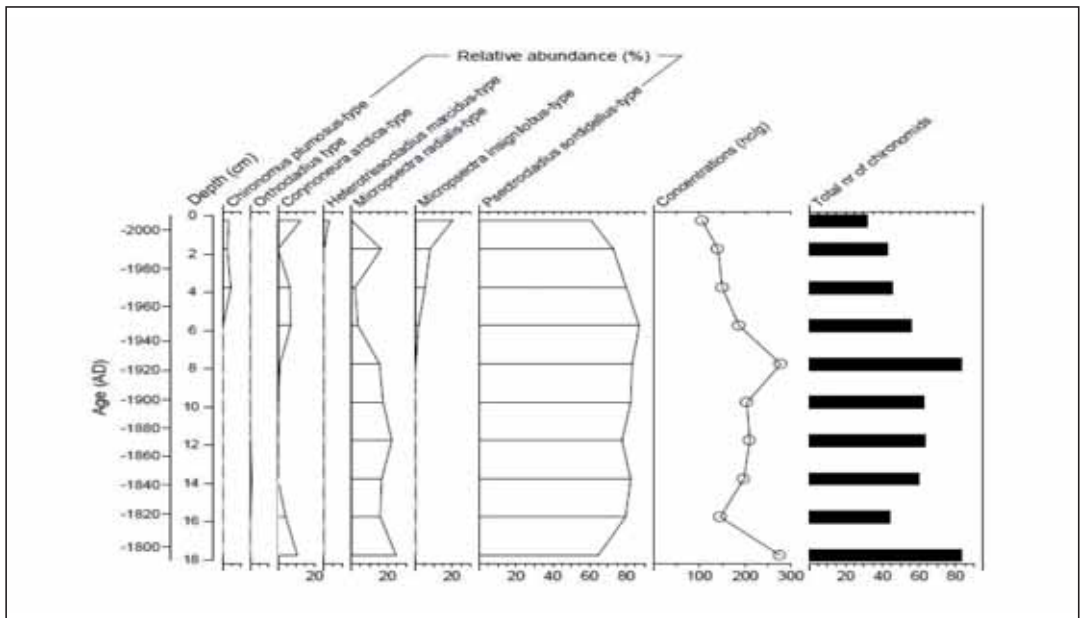


Figura 11. Abundancia relativa (eje X) de las principales especies de quironómidos del testigo corto de sedimento de la laguna de Río Seco.

Figure 11. Relative abundance (X-axis) of chironomids species from Laguna de Río Seco short core.

DISCUSIÓN

Vegetación e incendios en el Holoceno

Cambios en la vegetación

Las dataciones obtenidas de los numerosos sondeos obtenidos de tanto lagunas como borreguiles en SN indican que la edad de formación de estos humedales es postglacial u Holocena (últimos 11.000 años). Los últimos 17 cm del testigo de Río Seco consisten en material glacial y sugiere el período de transición entre un ambiente glacial y posglacial, dominado por polen de *Artemisia*, *Chenopodiaceae*, y *Ephedra*, con pequeña proporción de *Quercus perennes* y *Pinus*. Esta agrupación de especies debe representar una vegetación de pradera seca, relativamente fría en las zonas bajas y las laderas montañosas y es similar a la encontrada en la zona del Younger Dryas de la cuenca de Padul (785 msnm; PONS & REILLE 1988), y en la cueva de la Carihuela (1020 msnm; FERNÁNDEZ *et al.*, 2007).

El periodo del Holoceno temprano a medio (10,5-5,7 ka) se caracteriza por la disminución de especies de pastizales (*Artemisia*, *Juniperus* y *Chenopodiaceae*), y un incremento de *Pinus* y especies arbóreas y arbustivas de ambientes más húmedos como *Betula*, *Quercus* deciduos y *Alnus*. Esto implica condiciones generales más húmedas en este período respecto al anterior. La flora alpina incrementa su importancia (e.g., *Poaceae*, *Lactuceae*, *Plantago*, *Campanula*, *Papaver*, *Herniaria* y *Brassicaceae*) siendo el periodo de mayor desarrollo de flora alpina durante el Holoceno en Sierra Nevada. Las plantas acuáticas y de humedales son más abundantes y la presencia de polen y microfósiles de determinadas especies (la clorofita *Botryococcus* y el helecho *Botrychium*), indican niveles agua más altos en la laguna. CARRIÓN *et al.* (2010a) señalan que la primera parte del Holoceno es un período de variabilidad ambiental en el sur de España pero que en general constituyó el máximo mesofítico, el mínimo xerofítico, el de menos actividad de incendios y altos niveles de agua en los lagos. Sin embargo, aunque el Holoceno temprano (i.e., antes del 7800 cal BP) parece ser el periodo más húmedo

en Río Seco, el periodo del máximo mesofítico y el de niveles de agua más altos en los lagos en las zonas más bajas ocurre algo antes (CARRIÓN *et al.* 2010a, REED *et al.* 2001). Podemos excluir los efectos de la tala de bosques y el impacto humano como una explicación dado que no se observa una importante influencia antropogénica en la zona hasta hace 6000 años y la estratigrafía física de los sedimentos no apoya la hipótesis de los cambios geomórficos en la cuenca de la laguna como causante de esta diferencia (ANDERSON *et al.* 2011). La explicación más plausible es la de las diferencias climáticas debidas al gradiente de altitud. A lo largo del Holoceno el Sur de España se ha encontrado en la transición entre un clima atlántico europeo en el norte y el clima de monzones de África en el sur (REED *et al.* 2001). De este modo las diferencias en insolación entre verano e invierno pueden haber conducido a una mayor cobertura de nieve y consecuentemente a altos niveles de agua en la laguna pero no necesariamente en las zonas de tierras bajas donde las temperaturas de verano determinarían altas tasas de evaporación.

Desde hace 5,7 ka disminuye la proporción de *Quercus* deciduos y *Betula* en la laguna de Río Seco a la vez que incrementa la de *Quercus perenne*. Este cambio sugiere el principio de la aridificación de la flora del Sur de España, ampliamente documentada (CARRIÓN *et al.* 2010a; GIL-ROMERA *et al.* 2010). Resulta especialmente interesante la desaparición de *Betula* desde los 4,0 ka, especie que ha experimentado una reducción en la zona mediterránea española desde la mitad del Holoceno aunque aún se encuentran poblaciones relictas en las sierras Béticas, incluyendo Sierra Nevada.

Castanea sativa muestra un patrón inverso al de *Betula* en Río Seco, con incrementos desde hace 4,0 ka, y especialmente en el período posromano, probablemente debido a la arboricultura (CARRILLO *et al.* 2010). La disminución de *Betula* en Sierra Nevada puede haber favorecido la expansión de *Populus*, *Castanea*, *Acer*, *Salix*, *Ericaceae*, y *Buxus*.

El incremento de especies de pastizales tales como *Artemisia*, *Juniperus*, *Ephedra*, y algo más tarde *Chenopodiaceae*, a expensas de la vegetación

de herbáceas alpinas del Holoceno temprano implica un proceso de aridificación del clima que también se deduce de los importantes cambios observados en el ambiente acuático del lago, con un significativo decrecimiento de las plantas acuáticas. Se observa igualmente una disminución de *Pinus*, que puede deberse al clima pero también al impacto humano, de modo que esta tendencia se acentúa desde los 3,9 ka, incluyendo un incremento de carbones.

Los bosques de *Pinus* y su altitud

La imposibilidad de diferenciar el polen de las especies de *Pinus* en el Sur de la Península ibérica dificulta la interpretación biogeográfica. No obstante la existencia de bosques de *Pinus* en el sur de España ha sido ampliamente discutida (e.g., CARRIÓN *et al.* 2010a; RUBIALES *et al.* 2010). El polen de *Pinus* domina el Holoceno temprano y medio en Río Seco y disminuye entre los 4,0 ka y 2,5 ka. En general representa aprox. 30% y nunca exceden los mínimos sugeridos como evidencias de la presencia local de *Pinus* (ARIAS ABELLÁN 1981). Esto sugiere que los bosques de *Pinus* siempre han estado por debajo de la zona donde se sitúa la laguna. Existen tres argumentos que apoyan esta conclusión. En primer lugar y aunque la altitud máxima de la línea de árboles no está clara en Sierra Nevada, la máxima altitud para *P. nigra* actualmente se encuentra entre 1600-2100 m en la Sierra de Segura, mientras que *P. sylvestris* se encuentra a aprox. 2100 m en la Sierra de Baza y Sierra Nevada. Las plantaciones de *P. sylvestris* se localizan hasta los 2550 m, por debajo de la laguna de Río Seco (3040 m). En segundo lugar, la ausencia de madera y carbón abundante en los sedimentos de la laguna refuerza esta idea. En tercer lugar, un modelo de distribución de *P. sylvestris* en la Península Ibérica sugiere una presencia mínima de esta especie por encima de los 2000-2600 m (BENITO *et al.* 2008).

Impacto Humano

Pastoreo. *Sporormiella* es un género de hongo coprófilo que requiere de las heces de los herbívoros para completar su ciclo vital, así que su presencia está directamente asociada a la de éstos

(GILL *et al.* 2009). Las esporas de *Sporormiella* se encuentran desde hace 4000 años en Río Seco pero son más abundantes desde hace 2700 y probablemente indican la intensificación del pastoreo en este período. Este incremento coincide con altos porcentajes de polen de *Rumex*, asociado igualmente al pastoreo (ANDERSON *et al.* 2010). No podemos descartar la posible relación con un aumento de los herbívoros nativos (*Capra pyrenaica*) pero otros factores (i.e., aumento de carbones de incendios, de *Castanea* y *Olea*, pérdida de *Pinus*) sugieren que se debe posiblemente a la actividad humana de pastoreo estacional.

Plantas cultivadas. La altitud de Río Seco hace improbable el desarrollo agrícola en su cuenca. Aún así, el polen y carbones reflejan el patrón general de actividades agrícolas y ganaderas en Sierra Nevada y las zonas circundantes.

En la laguna de Río Seco el polen de *Olea* se encuentra desde hace 2700 años, varios cientos de años antes de la primera ocupación de la Península por los romanos, quienes fomentaron el cultivo del olivo en los últimos siglos antes de Cristo (RODRÍGUEZ-ARIZA & MOYA 2005). En los últimos 100 años el cultivo del olivo se ha expandido enormemente en la región y esto se refleja en el testigo del sedimento con el alto incremento de polen de *Olea*, a pesar de que su cultivo se produce principalmente por debajo de los 200 msnm. El polen de *Pinus* probablemente también viaja desde altitudes inferiores y muestra un incremento en el siglo XX como resultado de la plantación de *P. sylvestris* relativamente cerca de la laguna (10 km) pero a elevaciones no mayores de 2550 m.

Historia de los incendios

En el Sur de España, el clima parece haber sido más importante en la presencia de incendios en el Holoceno temprano y medio mientras que las consecuencias de la modificación humana del paisaje fue quizás más importante durante el Holoceno tardío (GIL-ROMERA *et al.* 2010). En la laguna de Río Seco se encuentran pocos carbones antes de 3,7 ka y, desde entonces hasta hace 100 años, el contenido en carbones es consistente-

mente más alto. CARRIÓN *et al.* (2007) indican que el incremento de carbones desde el 4,1 ka en la Sierra de Baza se debía a una combinación de la aridez creciente y a la expansión de una vegetación más inflamable así como al aumento de la deforestación por la actividad humana. Esta explicación es quizás menos apropiada para Sierra Nevada donde la actividad humana se reduce al pastoreo estacional y donde es improbable que la cobertura de la vegetación actual del piso crioromediterráneo fuera suficiente como para sufrir incendios. Los carbones probablemente reflejan incendios extralocales, ocurridos a menor altitud en Sierra Nevada, donde podemos concluir que los incendios fueron muy moderados pero comunes durante todo el Holoceno y que el incremento desde los 3,9 ka hasta la actualidad es muy similar a otros registros cercanos y evidencia que es una señal regional relacionada principalmente con el incremento de la aridez.

La laguna durante el Antropoceno

De manera general podemos destacar que la biota de la laguna de Río Seco sufre importantes cambios en el siglo XIX que se acentúan a partir de los años 60. Estos cambios se observan en quironómidos, diatomeas y cladóceros. Es destacable que los cambios más importantes en quironómidos y diatomeas ocurren alrededor años 60 del pasado siglo mientras que en cladóceros se observan más tarde, a mediados de los años 70.

Se observa una baja riqueza específica tanto en diatomeas como cladóceros y quironómidos, como corresponde a un lago alpino oligotrófico, aunque quizás especialmente acentuada en esta laguna. El análisis de las diatomeas fósiles revela la presencia de diversos hábitats para las mismas en la laguna. Así encontramos diatomeas epipéllicas, epilíticas y epifíticas. Estas últimas deben estar asociadas a los briófitos y la vegetación que habitan las orillas y zonas de borreguiles cercanas a la laguna. Llama la atención la ausencia de diatomeas estrictamente planctónicas, hecho que está de acuerdo con nuestros datos de seguimiento anual del plancton realizado desde la década de los 90, y que podría explicarse por la

escasa profundidad del sistema y la ausencia de estratificación. En cuanto a los cladóceros encontramos especies asociadas al litoral y de aguas someras (*C. sphaericus*), especies del bentos de zonas más profundas (*A. quadrangularis*) y especies puramente planctónicas (*D. pulex*).

En la comunidad de diatomeas el cambio más apreciable es la progresiva disminución hasta su desaparición de la especie dominante en el siglo XIX *A. alpigena*. Se trata de una especie poco frecuente de la que apenas se tienen datos sobre su ecología. Sin embargo, sí existen datos sobre la ecología de otras especies de *Aulacoseira* de sistemas alpinos y/o árticos. Estos estudios señalan que *Aulacoseira* spp. tiene preferencia por aguas de bajo concentración de carbono inorgánico disuelto y nutrientes y por aguas relativamente profundas (RÜHLAND & SMOL 2002) y proponen que esta especie ticoplancónica y muy silicificada, necesita aguas sometidas a turbulencias para poder mantenerse en la zona planctónica (WOLFE 1996; RAUTIO *et al.* 2000). Según estos datos la disminución de *A. alpigena* desde comienzos del siglo XIX podría asociarse a varios factores que se discuten más abajo.

F. construens var. *venter*, presente a lo largo del perfil con alta abundancia relativa, es una especie generalista propia de ambientes fríos (DOUGLAS & SMOL 1999).

El cambio más importante señalado por el PCA ocurre en los años 60 y se caracteriza por una disminución de especies asociadas a vegetación y/o cuyos óptimos de abundancia ocurren en condiciones de cierta acidez (*Gomphonema* spp., *Pinnularia* spp., *A. curtissima*, *A. scotica*, *A. subatomoides*) y especies claramente acidófilas como *Eunotia* spp., *Frustulia rhomboides*, *Caloneis* spp (RÜHLAND & SMOL 2005; PIENITZ & SMOL 1993) paralela al aumento de especies de ambientes más alcalinos (*F. pinnata*, *N. perminuta*, *N. cryptocephala* y *N. palea*).

Es destacable que ambos cambios- aumento de las especies más alcalinas y decrecimiento especies perifíticas- se hacen más patentes a partir de los años 70, coincidente con los cambios más importantes observados en los cladóceros.

En cuanto a los cladóceros, observamos una disminución de especies litorales asociadas a vegetación (*C. sphaericus*) y paralelo aumento de especies planctónicas, especialmente *D. pulex*, y de especies del bentos asociadas a zonas profundas como *A. quadrangularis*.

La estratigrafía tanto de diatomeas como de cladóceros puede relacionarse con varios factores que a su vez no son interdependientes. Las variaciones observadas en la profundidad máxima en Río Seco son de apenas 20 cm. a lo largo del periodo libre de hielo. Sin embargo, el área de la laguna experimenta cambios en extensión importantes que podrían influir enormemente en la biota con mayor o menor presencia de especies litorales. Así, una disminución del área de la laguna, especialmente de las zonas más someras, y del área de influencia de la zona cubierta por vegetación a la que se asocian las especies litorales como *C. sphaericus* y las diatomeas epifíticas afectarían a la proporción relativa de estas especies en el sistema. Estas diferencias que se observan en el transcurso de un año podrían extrapolarse a ciclos más largos si pensamos que en periodos secos y/o de baja disponibilidad de nieve/agua las áreas encharcadas someras que rodean a la laguna y los briófitos que crecen en el borde vertical de la laguna permanecerán menos tiempo cubiertos de agua y en años húmedos al contrario. La proporción de las especies asociadas a estas zonas someras donde crece vegetación litoral disminuirá por tanto durante el periodo o años secos mientras que aumentarían proporcionalmente las especies de zonas profundas y/o pelágicas como *A. quadrangularis* y *D. pulex* entre los cladóceros y las especies no epifíticas como las epipelágicas y epilíticas entre las diatomeas. Nuestra hipótesis es que a lo largo de los últimos 200 años estos cambios en extensión de la laguna han sido notables, es posible que el área de encharcamiento de la laguna fuera sensiblemente superior en el pasado y/o que el tiempo que permaneciera las zonas someras encharcadas fuera mayor que en la actualidad.

Las correlaciones observadas entre el factor 1 del PCA de diatomeas y cladóceros y de las principales especies con la serie de temperatura de Andalucía apoyan esta hipótesis. Por otro lado la mayor abundancia e incluso la aparición de es-

pecies de quironómidos asociadas a temperaturas más altas hace que sea muy tentador pensar que estas variaciones pueden ser consecuencia de un clima más cálido en las últimas décadas, datos que apoyan los resultados obtenidos para diatomeas y cladóceros.

Cambios en el clima también afectan a la concentración de Carbono inorgánico disuelto (DIC) (PSENNER & SCHMIDT 1992), con el incremento de sus valores concomitante al incremento de la temperatura del aire debido a procesos relacionados con ello como la mayor entrada de cationes al lago por el aumento de las tasas de disolución de rocas y al aumento de la actividad biológica por las estaciones de crecimiento más largas y/o a la presencia de valores mayores de luz, temperatura y nutrientes tal como demuestra SOMMARUGA-WÖGRATH *et al.* (1997) en lagos alpinos. Estos procesos contribuirían a explicar el incremento de especies de diatomeas con óptimos a mayor alcalinidad (*F. pinnata*, *N. perminuta*, *N. palea* y *N. cryptocephala*) a partir de los años 60.

A. alpigena, especie propia de valores bajos de alcalinidad, puede verse afectada por los cambios en DIC ligadas a la temperatura pero también por otros factores asociados al clima. SORVARI *et al.* (2002) encuentran una disminución de *A. subartica* relacionada con el incremento de temperaturas observado desde principios del siglo XIX que estos autores explican porque el acortamiento de la duración de cobertura de hielo/nieve sobre la laguna incrementa la estabilidad térmica de la columna de agua, disminuyendo así las turbulencias necesarias para la supervivencia de *A. alpigena* spp. Además, el acortamiento temporal del mantenimiento de las entradas y salidas de agua de la laguna provocarían la disminución del nivel de agua y a su vez la de la turbulencia en la laguna. En este sentido RUHLAND *et al.* (2006) observan un incremento de *A. alpigena* en los últimos 200 años en una laguna de turbera del Himalaya que explican por el incremento en la profundidad de la laguna como consecuencia del deshielo de zonas superiores debido al calentamiento global. Para estos autores *A. alpigena* es un indicador de condiciones más húmedas en la zona.

En cualquier caso, es llamativo que la disminución observada en esta especie a principios del siglo XX ocurre antes de los cambios observados en el resto de las especies pero está de acuerdo con cambios debidos al clima observados en sistemas similares de otras zonas alpinas y de zonas árticas (SOMMARUGA *et al.* 1999; SMOL *et al.* 2005).

Otro factor a tener en cuenta es el posible aumento de los valores de alcalinidad debido a la influencia de las deposiciones saharianas y al incremento de los índices de evaporación y, por ende, de la concentración de sales en la laguna. Esto explicaría el incremento de especies de diatomeas «más alcalinas», especialmente a partir de los años 70, y de cladóceros con elevadas requerimientos de Ca como *D. pulex*. La correlación existente entre la abundancia relativa de *D. pulex* y del factor 1 del PCA realizado sobre los cladóceros y el índice NAO es quizás el resultado más excitante y novedoso obtenido en el estudio paleolimnológico. Esta correlación puede explicarse porque las fases positivas del índice NAO determinan una mayor deposición atmosférica sahariana sobre el Mediterráneo (MOULIN *et al.* 1997) y podría implicar una mayor deposición de Ca sobre Sierra Nevada. Así PULIDO *et al.* (2006) demuestran la riqueza en Ca de las deposiciones saharianas en Sierra Nevada y que dicha deposición de Ca en la cuenca de captación y directamente en la laguna es suficiente para explicar el contenido en Ca de Río Seco. En las últimas décadas el índice NAO se ha mantenido predominantemente en fase positiva, siendo la tendencia más acusada y más larga de los 150 años de registro instrumental (BOJARIU & GIMENO 2003). Otro estudio que apoya esta hipótesis son los datos obtenidos de testigos de hielo en los Alpes franceses, que muestran un incremento en las deposiciones de polvo Sahariano desde principios de los 70 (DE ANGELIS & GAUDICHET 1991) coincidiendo con el incremento del índice NAO.

Las especies de *Daphnia* tiene un alto contenido en Ca respecto a otros táxones zooplanctónicos (JEZIORSKI & YAN 2006), hallándose una concentración umbral de Ca para la supervivencia en campo en 1,3 mg/L y aún más alto para la reproducción (CAIRNS, MScThesis). Dentro del género *Daphnia*, una de las especies con mayores

requerimientos de Ca es *D. pulicaria*, la especie que se encuentra actualmente en las lagunas de Sierra Nevada (aunque los restos fósiles se denominan como *Daphnia* del grupo *pulex* por la dificultad de diferenciar entre las especies del grupo, corresponden a *D. pulicaria*, la única especie de este grupo en Río Seco).

La concentración de Ca de Río Seco en el presente se sitúa alrededor de 1.5 mg/L, lo que indica una probable limitación por Ca de la población de *D. pulicaria*. Estudios en lagos con un amplio gradiente de Ca confirma que la abundancia y presencia de *Daphnia* se ve positivamente afectada por Ca (HESSEN *et al.* 2000). Se ha relacionado la disminución de Ca en aguas debido a la acidificación de los sistemas acuáticos como un problema para la supervivencia de *Daphnia* (JEZIORSKI *et al.* 2008). Sin embargo, no se ha explorado el efecto opuesto, es decir, la influencia positiva de un incremento de Ca sobre la supervivencia y densidad de *Daphnia*.

El índice NAO de invierno parece ser además un buen indicador de las condiciones climáticas anuales en Sierra Nevada. Los datos derivados del seguimiento anual realizado en Río Seco muestran una relación entre sus valores y el momento del deshielo de las lagunas de manera que valores del índice NAO más altos implican un deshielo más temprano. El período de cobertura de hielo ejerce una influencia notable en la físico-química y biología de las lagunas alpinas y de altas latitudes, tal como se ha demostrado en estudios realizados en Laponia (SORVARI *et al.* 2002) o Alpes (SOMMARUGA *et al.* 1999) y en el propio Río Seco (MORALES-BAQUERO *et al.* 2006). Además, encontramos una relación positiva entre el índice NAO de invierno de los años en los que se ha muestreado Río Seco y la abundancia media anual de *D. pulicaria*. Estos datos apoyan los resultados obtenidos en el testigo de sedimento e indican la influencia del índice NAO sobre esta especie. La influencia puede ser a través de la deposición directa de Ca en la laguna y su cuenca y/o a través de la relación entre el índice NAO y la climatología anual.

Es posible, por tanto, que variaciones en la circulación global atmosférica hayan determinado la

estructura de la comunidad de estos sistemas en una escala temporal larga a través de cambios en la biogeoquímica de los mismos. Los datos de cladóceros obtenidos en testigos de sedimento de otras lagunas de Sierra Nevada y que se encuentran en proceso actualmente, parecen confirmar esta hipótesis, observándose tendencias parecidas en ellas.

El incremento del índice NAO puede determinar un incremento de la alcalinidad y aumento de la disponibilidad de Ca a la laguna pero, a su vez, se relaciona con período más secos que influyen en la biogeoquímica del sistema y en la extensión que ocupan las zonas más somera encharcadas y con vegetación de la laguna.

Los cambios observados desde principios del siglo XIX y especialmente desde los años 60 en las diatomeas y quironómidos puedan atribuirse a un incremento temperaturas mientras que la acentuación de estos cambios y especialmente el observado en los cladóceros desde los años 70 sea el resultado de dicho incremento de temperaturas y del notable aumento observado en el índice NAO. Es fundamental comprender, en lo posible, la contribución relativa de las deposiciones saharianas, las variaciones climáticas gobernadas por el índice NAO y el calentamiento global a los cambios observados.

El estudio de los sedimentos de sus lagunas, como archivo histórico de la región, se muestra como una herramienta eficaz para conocer la variabilidad natural de los sistemas ecológicos y la respuesta de los mismos a cambios en el pasado tanto en escala de tiempo largas (Holoceno) como más cortas (Antropoceno). Estos hechos resultan imprescindibles en la gestión en el presente y en el futuro del Parque nacional de Sierra Nevada.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Regino Zamora (UGR), Pascual Rivas Carrera (UGR) y Javier Sánchez (Parque Nacional de Sierra Nevada) su colaboración en temas logísticos; a Pedro, Isacio, Pepe Luis, and Rut Aspizúa por su ayuda en el campo y a Francisco Bonet García y al resto del personal del CEAMA por la ayuda con los datos modernos del clima y de incendios. Igualmente agradecemos a M.J. Esteban (UGR) por la aportación de las series de temperatura de Andalucía y a J.P. Smol y K. Rühland (PEARL, Queen's University) por los comentarios recibidos al manuscrito. Este trabajo ha sido financiado por el OAPN (Ministerio de Medio Ambiente), proyecto 087/2007. LJ y EM disfrutaron de una beca FPU y FPI respectivamente durante la realización del proyecto.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDERSON, R. S., JIMÉNEZ-MORENO, G., CARRIÓN, J.S. & PÉREZ-MARTÍNEZ, C. 2011. Holocene vegetation history from Laguna de Río Seco, Sierra Nevada, southern Spain. *Quaternary Science Reviews*. 30:1615-1629.
- ANDERSON, R.S., STARRATT, S., BRUNNER JASS, R.M. & PINTER, N., 2010. Fire and vegetation history on Santa Rosa Island, Channel Islands, and long-term environmental change in southern California. *Journal of Quaternary Science* 25: 782-797
- APPLEBY, P.G. & OLDFIELD, F. 1983. The assessment of 210Pb data form sites with varying sediment accumulation rates. *Hydrobiologia* 103: 29-35. Appleby, P.G. & F. Oldfield, 1983. The assessment of 210Pb data form sites with varying sediment accumulation rates. *Hydrobiologia* 103: 29-35.
- APPLEBY, P.G. 2001. Chronostratigraphic techniques in recent sediments. In: Last, W.M., Smol, J.P. (Eds.), *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments*, vol. I. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp. 171-203.
- ARIAS ABELLÁN, J.A. 1981. La repoblación forestal en la vertiente norte de Sierra Nevada. Cuadernos geográficos de la Universidad de Granada, pp. 283-305.

- BAREA ARCO, J., PÉREZ MARTÍNEZ, C. & MORALES BAQUERO, R. 2001. Evidence of a mutualistic relationship between an algal epibiont and its host *Daphnia pulex*. *Limnology and Oceanography* 46: 871-881.
- BATTARBEE, R. W., L. CARVALHO, V. J. JONES, R. J. FLOWER, G. CAMERON, BENNION, H. & JUGGINS, S. (2001), Terrestrial, algal, and siliceous indicators: Diatoms, in *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments*, edited by J. P. SMOL *et al.*, pp. 155-134, Springer, New York.
- BECK, H.L., & BENNETT, B.G. 2002. Historical overview of atmospheric nuclear weapons testing and estimates of fallout in the continental United States. *Health Physics* 82:591-608.
- BENITO, M., SÁNCHEZ DE DIOS, R. & SAINZ OLLERO, H., 2008. The evolution of the *Pinus sylvestris* L. area in the Iberian Peninsula from the last glacial maximum to 2100 under climate change. *The Holocene* 18: 705-714.
- BOJARIU, R. & GIMENO, L. 2003. The role of snow cover fluctuations in multiannual NAO persistence. *Geophysical Research Letters* 30:1156.
- CAIRNS, A. 2010. Field assessments and evidence of impact of calcium decline on *Daphnia* (Crustacea, Anomopoda) in Canadian shield lakes MSc Thesis, York University.
- CARRILLO, A.F., CARRIÓN, J.S., FERNÁNDEZ, S. & ROMÁN, J.L. 2010. Toponimia y biogeografía histórica de plantas leñosas ibéricas. Servicio de Publicaciones de la Universidad de Murcia, Murcia.
- CARRIÓN, J.S., FERNÁNDEZ, S., GONZÁLEZ-SAMPÉRIZ, P., GIL-ROMERA, G., BADAL, E., CARRIÓN-MARCO, Y., LÓPEZ-MERINO, L., LÓPEZ-SÁEZ, J.A., FIERRO, E. & BURJACHS, F. 2010b. Expected trends and surprises in the Lateglacial and Holocene vegetation history of the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162 (3): 458-475.
- CARRIÓN, J.S., FERNÁNDEZ, S., JIMÉNEZ-MORENO, G., FAUQUETTE, S., GIL-ROMERA, G., GONZÁLEZ-SAMPÉRIZ, P. & FINLAYSON, C., 2010a. The historical origins of aridity and vegetation degradation in southeastern Spain. *Journal of Arid Environments* 74: 731-736.
- CARRIÓN, J.S., FUENTES, N., GONZÁLEZ-SAMPÉRIZ, P., SÁNCHEZ QUIRANTE, L., FINLAYSON, J.C., FERNÁNDEZ, S. & ANDRADE, A. 2007. Holocene environmental change in a montane region of southern Europe with a long history of human settlement. *Quaternary Science Reviews* 26: 1455-1475.
- DE ANGELIS & GAUDICHET, A. 1991. Saharan dust deposition over Mont Blanc (French Alps) during the last 30 years. *TELLUS* 43: 61-75
- DOUGLAS, M.S.V. & SMOL, J.P. 1999. Freshwater diatoms as indicators of environmental change in the High Arctic. In: STOERMER, E., SMOL, J.P. (Eds.), *The Diatoms: Applications for the Environment and Earth Sciences*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K., pp. 227- 244.
- EAKINS, J.D. & MORRISON, R.T. 1978. A new procedure for the determination of lead-210 in lake and marine sediments. *International Journal of Applied Radiation and Isotopes* 29: 531-536.
- ESTEBAN M.J., RODRIGO F.S. & CASTRO DÍEZ, Y. 1997. Estudio de variaciones climáticas en Almería. En *Recursos Naturales y Medio Ambiente en el sureste peninsular*. p.489-501.
- FAEGRI, K. & IVERSEN, J., 1989. *Textbook of Pollen Analysis*. Wiley, New York.
- FERNÁNDEZ, S., FUENTES, N., CARRIÓN, J.S., GONZÁLEZ-SAMPÉRIZ, P., MONTOYA, E., GIL, G., VEGA-TOSCANO, G. & RIQUELME, J.A. 2007. The Holocene and upper Pleistocene pollen sequence of Carihuela cave, southern Spain. *Geobios* 40: 75-90.
- GAO, X. & GIORGI, F. 2008. Increased aridity in the Mediterranean region under greenhouse gas forcing estimated from high resolution simulations with a regional climate model. *Global and Planetary Change* 62: 195-209.
- GILL, J.L., WILLIAMS, J.W., JACKSON, S.T., LININGER, K.B. & ROBINSON, G.S. 2009. Pleistocene megafaunal collapse, novel plant communities, and enhanced fire regimes in North America. *Science* 326:1100-1103.

- GIL-ROMERA, G., CARRIÓN, J.S., PAUSAS, J.G., SEVILLA-CALLEJO, M., LAMB, H.F., FERNÁNDEZ, S. & BURJACHS, F. 2010. Holocene fire activity and vegetation response in Southeastern Iberia. *Quaternary Science Reviews* 29:1082-1092.
- HESSEN, D.O., ALSTAD, N.E. & SKARDAL, L. 2000. Calcium limitation in *Daphnia magna*. *J. Plankton Res.* 22: 553-568.
- JEZIORSKI, A. & YAN, N.D. 2006. Species identity and aqueous calcium concentrations as determinants of calcium concentrations of freshwater crustacean zooplankton. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63: 1007-1013.
- JEZIORSKI, A., YAN, N.D., PATERSON, A.M., DESELLAS, A.M., TURNER, M.A., JEFFRIES, D.S., KELLER, B., WEEBER, R.C. MCNICOL, D.K., PALMER, M.E., MCIVER, K., ARSENEAU, K., GINN, B.K., CUMMING, B.F. & SMOL, J.P. 2008. The widespread threat of calcium decline in fresh waters. *Science*. 322: 1374-1377.
- MORALES, R., P. CARRILLO, J. BAREA ARCO, C. PÉREZ MARTÍNEZ & VILLAR ARGAIZ, M. 2006. Climate-driven changes on phytoplankton-zooplankton coupling and nutrient availability in high mountain lakes of Southern Europe. *Freshwater Biology* 51:989-998.
- MOULIN, C., LAMBERT, C.E., DULAC, F. & DAYAN, U. 1997. Control of atmospheric export of dust from North Africa by the North Atlantic oscillation. *Nature* 387:691-694.
- OLIVER, D. R. & ROUSSEL, M. E. 1983. Redescription of *Brillia* Kieffer (Diptera, Chironomidae) with Descriptions of Nearctic Species. *Canadian Entomologist* 115: 257-279.
- PIENITZ, R. & SMOL, J.P. 1993. Diatom assemblages and their relationship to environmental variables in lakes from the boreal forest-tundra ecotone year Yellowknife, Northwest Territories, Canada. *Hydrobiologia* 269/270: 391-404.
- PONS, A. & REILLE, M. 1988. The Holocene and upper Pleistocene pollen record from Padul (Granada, Spain): a new study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 66: 43-263.
- PSENNER, R. & SCHMIDT, R. 1992. Climate-driven pH control of remote alpine lakes and effects of acid deposition. *Nature* 356: 781-783.
- PULIDO-VILLENA E., RECHE I. & MORALES-BAQUERO, R. 2006. Significance of atmospheric inputs of calcium over the Southwestern Mediterranean region: high mountain lakes as tools for detection. *Global Biogeochemical Cycles* 20, doi: 10.1029/2005GB002662.
- RAUTIO, M., SORVARI, S. & KORHOLA, A. 2000. Diatom and crustacean zooplankton communities, their seasonal variability and representation in the sediments of subarctic Lake Saanajarvi. *Journal of Limnology* 59: 81-96.
- REED, J.M., STEVENSON, A.C., & JUGGINS, S. 2001. A multi-proxy record of Holocene climatic change in southwestern Spain: the Laguna de Medina, Cádiz. *The Holocene* 11: 707-719.
- RODRÍGUEZ-ARIZA, M.O. & MOYA, E.M. 2005. On the origin and domestication of *Olea europaea* L. (olive) in Andalucía, Spain, based on the biogeographical distribution of its finds. *Vegetation History and Archaeobotany* 14: 551-561.
- RUBIALES, J.M., GARCÍA-AMORENA, I., HERNÁNDEZ, L., GÉNOVA, M., MARTÍNEZ, F., GÓMEZ-MANZANEQUE, F. & MORLA, C. 2010. Late Quaternary dynamics of pinewoods in the Iberian mountains. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162: 476-491.
- RÜHLAND, K. & SMOL, J.P. 2002. Freshwater diatoms from the Canadian arctic treeline and development of paleolimnological inference model. *Journal of Phycology* 38: 249-264.
- RÜHLAND, K. & SMOL, J.P. 2005. Diatom shifts as evidence for recent subarctic warming in a remote tundra lake, NWT, Canada. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 226:1-16.
- RÜHLAND, K., N. R. PHADTARE, R. K. PANT, S. J. SANGODE & SMOL, J.P. 2006. Accelerated melting of Himalayan snow and ice triggers pronounced changes in a valley peatland from northern India. *Geophysical Research Letters* 33, L15709, doi:10.1029/2006GL026704.
- SMOL, J.P., WOLFE, A.P., BIRKS, H.J.B., DOUGLAS, M.S.V., JONES, V.J, KORHOLA, A., PIENITZ, R., RÜHLAND, K., SORVARI, S., ANTONIADES, D., BROOKS, S.J., FALLU, M-A., HUGHES, M., KEATLEY, B.E., LAING, T.E., MICHELUTTI, N., NAZAROVA, L., NYMAN, M., PATERSON, A.M., PE-

- RREN, B., QUINLAN, R., RAUTIO, M., SAULNIER-TALBOT, É., SIITONEN, S., SOLOVIEVA, N. & WECKSTRÖM, J. 2005. Climate-driven regime shifts in the biological communities of arctic lakes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102: 4397-4402.
- SOMMARUGA, R., PSENNER, R., SCHAFFERER, E., KOINIG, K. & SOMMARUGA-WÖGRATH, S. 1999. Dissolved organic carbon concentration and phytoplankton biomass in high-mountain lakes of the Austrian Alps: Potential effect of climatic warming on UV underwater attenuation. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 31: 247-253.
- SOMMARUGA-WÖGRATH, R., KOINIG, K., SCHMIDT, R., SOMMARUGA, R., TESSADI, R. & PSENNER, R. 1997. Temperature effects on the acidity of remote alpine lakes. *Nature* 387, 64-67.
- SORVARI, S. & KORHOLA, A. 1998. Recent diatom assemblage changes in subarctic Lake Saanajarvi, NW Finnish Lapland, and their paleoenvironmental implications. *Journal of Paleolimnology*, 20: 205-215.
- SORVARI, S., KORHOLA, A., & THOMPSON, R. 2002. Lake diatom response to recent Arctic warming in Finnish Lapland. *Global Change Biology* 8: 171- 181.
- STUIVER, M., REIMER, P.J., BARD, E., BECK, J.W., BURR, G.S., HUGHEN, K.A., KROMER, B., MCCORMAC, F.G., V. D. PLICHT, J. & SPURK, M. 1998. INTCAL98 Radiocarbon age calibration 24,000e0 cal BP. *Radiocarbon* 40: 1041-1083.
- SZEROCZYŃSKA K. & SARMAJA-KORJONEN K. 2007. Atlas of subfossil Cladocera from central and northern Europe. Friends of the Lower Vistula Society, Poland.
- WALKER, I. R. & MATHEWES, R. W. 1988. Late-Quaternary Fossil Chironomidae (Diptera) from Hippa Lake, Queen-Charlotte Islands, British-Columbia, with Special Reference to Corynocera Zett. *Canadian Entomologist*, 120: 739-751.
- WIEDERHOLM, T. 1983. Chironomidae of the Holarctic Region - Keys and Diagnoses .1. Larvae. *Entomologica Scandinavica* 5-5.
- WOLFE, A. P. 1996. Spatial patterns of modern diatom distribution and multiple paleolimnological records from a mall arctic lake on Baffin Island, Arctic Canada. *Canadian Journal of Botany* 74: 435-49.