

# ANÁLISIS Y MODELADO DE LA ESTRUCTURA DE TAMAÑOS DEL PLANCTON EN LAGUNAS DE ALTA MONTAÑA DEL PARQUE NACIONAL DE SIERRA NEVADA

VALERIANO RODRÍGUEZ, ANDREAS REUL, JOSE M<sup>a</sup> BLANCO, BEGOÑA BAUTISTA, LUCENA RODRÍGUEZ, MARÍA MUÑOZ, ROBERTO LUÍS PALOMINO, CARMEN RODRÍGUEZ Y JAIME RODRÍGUEZ

## RESUMEN

Este artículo es una síntesis de los resultados obtenidos en el subproyecto C del proyecto coordinado "Modelos de funcionamiento de comunidades pelágicas en ecosistemas singulares (lagos de alta montaña del Parque Nacional de Sierra Nevada: una herramienta para la conservación" (129C/2003), cuyos objetivos fueron caracterizar y analizar comparativamente dos lagunas de muy distinta naturaleza (La Caldera y Río Seco) en base al análisis de los espectros de abundancia de tamaños, así como desarrollar un modelo dinámico de la evolución de los espectros de tamaño en respuesta a forzamientos ambientales. En el verano de 2005, cuando la sequía contribuyó a reducir notablemente el agua embalsada en La Caldera, esta laguna mostró mayores abundancias de fitoplancton que Río Seco, pero un menor biovolumen. El análisis de los espectros de tamaño indicó que las diferencias de abundancia eran debidas a la presencia de elevadas densidades de picoplancton en la laguna muy oligotrófica de La Caldera, sin repercusión en el biovolumen, en tanto que los mayores biovolumenes de Río Seco se debían a la mayor importancia relativa de las células de tamaño grande pertenecientes al microplancton, como es de esperar que ocurra en sistemas más oligo-mesotróficos. La integración de los espectros indica una acumulación de biomasa en el sector del nanoplancton pequeño (2-5  $\mu\text{m}$ ) en el caso de La Caldera, pero una acumulación en el sector de tamaños del microplancton (>20  $\mu\text{m}$ ) en Río Seco. En la campaña de 2006 se detectó una intensa proliferación de picoplancton al inicio del verano en Río Seco, aunque rápidamente los valores volvieron a los niveles habituales. Ahora no se detectaron diferencias entre los espectros de ambas lagunas en el rango de tamaños de las células mayores del nanoplancton y microplancton. También en las dos lagunas la integración de los espectros muestra una distribución campaniforme del biovolumen a lo largo del eje de tamaños, indicando una mayor contribución de los tamaños intermedios (nanoplancton) al biovolumen total.

En cuanto al segundo objetivo, se ha formulado un modelo basado en clases de tamaños cuyas tasas de producción, hundimiento y asimilación de nutrientes son función del tamaño celular. Esta simplificación podría reducir el realismo del modelo, pero fue suficiente para simular el *bloom* primaveral de fitoplancton que se produce en estos lagos de alta montaña después del deshielo. En las simulaciones, los nutrientes disminuyen hasta prácticamente cero en los primeros cinco días debido fundamentalmente a la combinación de asimilación y hundimiento de las células más grandes. Sólo el nanoplancton fue capaz de persistir más allá del octavo día. Entre estas dos fechas, se encontró un espectro de tamaños lineal, justo cuando todas las clases de tamaños podían desarrollar su potencial

para crecer y sufrir el forzamiento físico. Cuando las células más grandes se hundieron, el espectro lineal cambió su forma a la típica curva acampanada centrada sobre el tamaño nanoplanctónico.

**Palabras clave:** lagos de alta montaña, espectros de tamaño, análisis de imagen, picoplancton, nanoplancton, microplancton, citometría de flujo

## SUMMARY

This article summarise the results obtained by subproject C as part of the coordinated project "Functional models of pelagic communities in singular ecosystems (high mountain lakes) in Sierra Nevada National Park: an implement for conservation". The main objectives were to characterise and analyse two very different lakes ("La Caldera" and "Río Seco") on the basis of abundance size spectra and a dynamic model of their response to environmental changes. In summer 2005, when drought reduced considerably the water in La Caldera lake, it showed higher phytoplankton abundances but lower biovolumen than Río Seco lake. Size spectra analysis suggested that abundance differences were due to high abundances of picoplankton cells in La Caldera lake, meanwhile higher biovolume in Río Seco lake were due to microplankton cells, as expected in more oligo-mesotrophic systems. Integrated spectra indicated biomass accumulation in small nanoplankton (2-5  $\mu\text{m}$ ) in La Caldera lake but in microplankton (>20  $\mu\text{m}$ ) in Río Seco lake, respectively.

A strong bloom of picoplankton cells occurred in Río Seco at the beginning of summer 2006, although it disappeared soon recovering the normal level. Size spectra analysis suggested no differences between both lakes within the size classes of nanoplankton and microplankton. Integrated spectra showed a biovolume bell-shaped curve, suggesting a higher contribution of nanoplankton cells to total biovolume both in La Caldera and Río Seco.

A phytoplankton growth model was built based on size classes whose production, sinking and nutrient-uptake rates were allometric functions of cell size. This simplification could reduce the realism of the model but was enough to simulate the spring bloom of phytoplankton in high mountain lakes after the ice melting. In our simulations, nutrient declined to almost zero after the first five days mostly due to the combination of uptake and sinking of biggest cells. Only nanoplankton was able to persist beyond day 8. Between these days, a linear size spectrum was found, just when all sized cells were developing their growth potential combined with physical forcing. Once the biggest cell sank, the linear size spectrum changed to the typical bell-shaped curve centered on nanoplanctonic sizes.

**Key words:** High mountain lakes, size spectra, image analysis, picoplankton, nanoplankton, microplankton, flow cytometry.

## INTRODUCCIÓN

El complejo de lagunas de alta montaña del Parque Nacional de Sierra Nevada (SE España), a pesar de su localización en una región, la mediterránea, milenariamente antropizada, todavía representa uno de los pocos reductos de ecosistemas prístinos que han podido conservar gran parte de sus características originales bajo el efecto de unos mecanismos de regulación natural. Son ecosiste-

mas que históricamente no han sufrido una influencia humana importante, seguramente en razón del rigor climático, de la dureza de las condiciones de habitabilidad, de la escasez de recursos naturales explotables y, más recientemente, del alejamiento de su valor paisajístico respecto a los tópicos generalmente establecidos.

Esta excepcionalidad de los humedales alpinos de Sierra Nevada es suficiente justificación para

su conservación, deseablemente apoyada en una gestión ecosistémica (MEFFE & CARROLL 1997) basada, a su vez, en un conocimiento exhaustivo de su funcionamiento y dinámica. Dicho conocimiento, al que el grupo de limnología de la Universidad de Granada viene contribuyendo con una investigación de excelencia desde hace más de treinta años (CARRILLO *et al.* 1995, 2002; CRUZ-PIZARRO & CARRILLO, 1996; CRUZ-PIZARRO *et al.* 1998; MARTÍNEZ, 1977; MORALES-BAQUERO *et al.* 1992, 2006, RECHE *et al.* 1996, 2009; SÁNCHEZ-CASTILLO *et al.* 1989) se impulsará aún más con estudios transdisciplinares de los procesos ecológicos, como base para el mantenimiento de la integridad ecológica de dichos sistemas.

Pero la importancia ecológica de las lagunas de alta montaña de Sierra Nevada trasciende el nivel local o regional, habiéndosele adscrito la capacidad de actuar como observatorio del cambio climático (MORALES-BAQUERO *et al.* 1992). La sensibilidad de estos cuerpos de agua a los cambios en la temperatura del aire, la utilidad de las comunidades psicrófilas como sensores biológicos de perturbaciones en razón de las alteraciones en los flujos de materia y energía de la red trófica (VAQUÉ *et al.* 2004), y la información paleoecológica del registro sedimentario (CONDE-PORCUNA *et al.* 2009) convierten a las lagunas alpinas en excelentes escenarios para la reconstrucción, seguimiento y la anticipación de los efectos de cambios globales sobre los ecosistemas, y para convencer de que no es posible entender totalmente su funcionamiento estudiando sólo sus dinámicas internas (PULIDO-VILLENA *et al.* 2005)

En este marco de trabajo, el proyecto coordinado de investigación aboga por la necesidad de abordar estudios integrados que contemplen la regulación de estos ecosistemas acuáticos tanto por factores puramente biológicos, como a través del análisis del acoplamiento de procesos físicos y biológicos en un marco ambiental severo, donde la estación de crecimiento es breve y se desarrolla bajo unas condiciones de elevada irradiancia y escasez de nutrientes. De hecho, las comunidades planctónicas que ocupan estas pequeñas lagunas son, al igual que las redes tróficas, relativamente simplificadas, compuestas por un

conjunto reducido de especies que, salvo la excepción de alguna especie rara o endémica, muestran una amplia distribución geográfica (MORALES-BAQUERO *et al.* 1992, 2001).

Estas circunstancias tan singulares sugieren ensayar otras aproximaciones alternativas a la taxonómica que contemplen criterios de agrupación, de modo que faciliten la descripción de la comunidad y, al mismo tiempo, permitan apreciar su variabilidad. Entre estos criterios de agregación, el uso de las distribuciones de organismos por tamaños se ha convertido en una herramienta habitual para el estudio de los ecosistemas pelágicos. La respuesta del espectro de tamaños del sistema durante fluctuaciones que acontecen a una escala temporal reducida es un tópico desarrollado en el área de Ecología de la Universidad de Málaga desde hace décadas (RODRÍGUEZ & MULLIN, 1986), sobre todo en aguas costeras (RODRÍGUEZ *et al.* 1987; GILABERT *et al.* 1990, RUIZ *et al.* 1991) pero también en los sistemas de agua dulce objeto de este trabajo (ECHEVARRÍA *et al.* 1990, RODRÍGUEZ *et al.* 1990). Tal aproximación se ha mostrado como un buen indicador del estado trófico de distintos sistemas acuáticos y de una hipotética perturbación de su estado estacionario. Las condiciones ambientales imprimen características particulares en la forma de la distribución de tamaños, favoreciendo (o desfavoreciendo) selectivamente el desarrollo de unos grupos sobre otros, de tal modo que el grado de anomalía de la distribución del plancton puede aceptarse como una medida objetiva del grado de perturbación al que está sometido un ecosistema (ECHEVARRÍA *et al.* 1990).

Con este enfoque conceptual, los objetivos del presente artículo han sido:

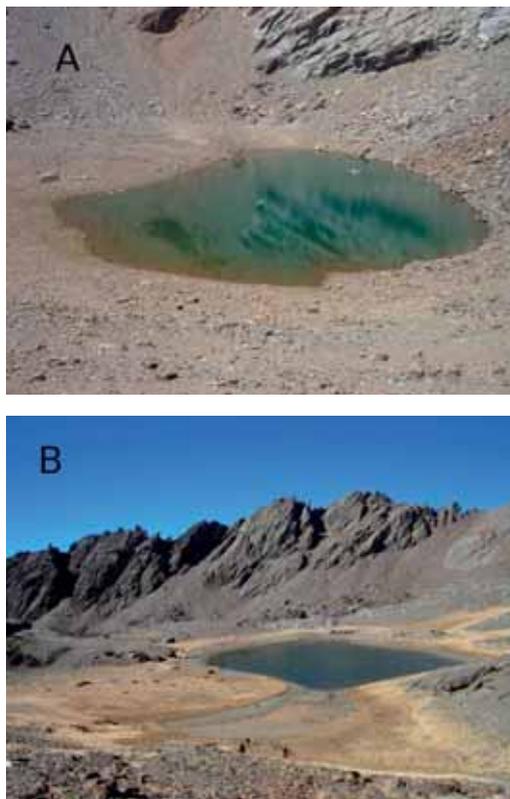
- Analizar mediante técnicas de citometría de flujo y análisis semiautomático de imagen la estructura de tamaños de las comunidades fitoplanctónicas de dos lagunas alpinas sensiblemente diferentes en el Parque Nacional de Sierra Nevada.
- Desarrollar un modelo dinámico basado en clases de tamaño, donde el fitoplancton tiene

un comportamiento determinado únicamente por las propiedades físicas y fisiológicas conferidas por su tamaño, que pueda llegar a servir como un sensor de las perturbaciones ambientales de origen antropogénico y ser usado como herramienta de gestión de los Parques Nacionales.

## ÁREA DE ESTUDIO

Los sistemas seleccionados para este estudio han sido las lagunas de La Caldera y de Río Seco. Aunque exhiben diferencias muy importantes, ambas lagunas también comparten algunas características, como su proximidad y ubicación a altitudes superiores a los 3000 m.s.n.m. ocupando el lecho de antiguos circos glaciares; congelación durante la mayor parte del año (octubre-noviembre a mayo-junio); influencia de los forzamientos meteorológicos sobre las propiedades físicas e hidrológicas; idéntica naturaleza de la roca de las cuencas de captación; aguas muy transparentes; limitada resistencia mecánica a la mezcla de la columna de agua (RODRÍGUEZ-RODRÍGUEZ *et al.* 2004); ausencia de macrofitos y peces; tasas de sedimentación bajas; oligotrofia; especies de fitoplancton de pequeño tamaño con una alta tasa de renovación (CRUZ-PIZARRO *et al.* 1994); reciclado rápido de nutrientes; intercambio de fósforo a través de la interfase agua/sedimento influido por procesos físicos (resuspensión, desorción) más bien que por mecanismos químicos mediados por las condiciones redox; entradas de fósforo, calcio y alcalinidad con la deposición atmosférica de polvo procedente del Sahara (MORALES-BAQUERO *et al.* 2006 a; PULIDO-VILLENA *et al.* 2005, 2006; RECHE *et al.* 2009; RODRÍGUEZ *et al.* 2001), y desarrollo de redes tróficas muy simples en las que el zooplancton representa el nivel más elevado y está constituido fundamentalmente por el copépodo *Mixodiatomus lanceolatus*, el cladóceros *Daphnia pullicaria* y el rotífero *Hexarthra bulgarica*.

La laguna de la Caldera (Fig. 1A) es la de mayor tamaño de todo el complejo lagunar de Sierra Nevada (200×115 m; 2.1 ha) y la de mayor profundidad máxima (10 m) y volumen (108.000 m<sup>3</sup>).



**Figura 1.** Características de las cuencas de captación en Laguna de La Caldera (A) y en la Laguna de Río Seco (B).

**Figure 1.** Contrasting catchment characteristics of La Caldera lake (A) and Río Seco lake (B).

Ocupa un lecho rocoso impermeable y carece de flujos visibles de entrada y salida, de modo que las precipitaciones de nieve constituyen el principal aporte de agua. Su cuenca de captación se extiende a 23.5 ha y carece absolutamente de vegetación. Es oligotrófica, con bajas concentraciones de clorofila (<2.5 µg/l), extremadamente limitada por fósforo (N:P = 196, RECHE *et al.* 2009), cuyas concentraciones suelen ser detectables únicamente durante el periodo inmediatamente posterior al deshielo (media de 2.7 µg/l, SÁNCHEZ-CASTILLO *et al.* 1989), mientras que la concentración de nitrógeno fue la más elevada de todas las lagunas (50.8 µg/l N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup>; SÁNCHEZ-CASTILLO *et al.* 1989). Con posterioridad al input alóctono de nutrientes aportados por la nieve y responsable del pulso

temprano de producción nueva (CRUZ-PIZARRRO & CARRILLO, 1996), la ausencia de escorrentía y vegetación en su cuenca de captación determinan que los únicos aportes posteriores alóctonos de nutrientes (MORALES-BAQUERO *et al.* 2006b) y carbono orgánico (PULIDO-VILLENA *et al.* 2005) estarán asociados a la deposición atmosférica. De hecho, La Caldera ha sido considerada tradicionalmente como un lago autotrófico debido a que las entradas de carbono orgánico al lago son despreciables (RECHE *et al.* 1996). El agua del lago es muy transparente, de modo que >10% de la radiación PAR alcanza el fondo (CARRILLO *et al.* 2002). Térmicamente se define como un lago templado subpolar dimítico con periodos en los que la temperatura de las aguas superficiales están por encima de 4°C (RODRÍGUEZ-RODRÍGUEZ *et al.* 2004). La oligotrofia promueve el predominio de especies de fitoplancton pequeño, estando la comunidad fitoplanctónica dominada por flagelados (Chrysophyceae y Dinophyceae) y por especies de cianofíceas (*Cyanarcus* sp) (SÁNCHEZ-CASTILLO, 1988; CARRILLO *et al.* 1995).

La laguna de Río Seco (Fig. 1B) forma parte de un conjunto de tres lagunas en el valle del mismo nombre. Es una laguna de menor tamaño que La Caldera (80x30 m; 0.42 ha), con una profundidad máxima de sólo 3 metros. No obstante, el almacenaje de agua a lo largo del verano es más estable que en la Caldera, aún en años de sequía, al ser un lago abierto con un flujo superficial de entrada que puede llegar a agotarse con el avance del verano. Se define como oligo-mesotrófica, estando limitada tradicionalmente por el nitrógeno, mientras que las concentraciones de fósforo son comparativamente elevadas (N:P = 57, RECHE *et al.* 2009). La cuenca de captación presenta vegetación en forma de prados inundados (borreguiles), que capturan parte de los nutrientes, y especialmente del nitrógeno, contenido en el agua de escorrentía. Aguas ligeramente más cálidas que La Caldera. El fitoplancton está dominado fundamentalmente por diferentes fases de *Korshikovella gracilipes*, que es una especie dotada de una gran capacidad colonizadora (SÁNCHEZ-CASTILLO *et al.* 1989).

## MATERIAL Y MÉTODOS

El trabajo de campo en ambas lagunas se realizó en los veranos de 2005 y 2006. En el primer verano se llevó a cabo un muestreo intensivo durante cuatro días consecutivos, entre el 26 y 29 de junio. En el segundo verano el muestreo consistió en visitas de periodicidad aproximadamente mensual entre junio y septiembre. En todos los casos la estrategia de muestreo fue básicamente la misma. La toma de muestras se realizó en una estación fija ubicada en la zona de máxima profundidad de cada laguna. En esta estación se procedía inicialmente a realizar una caracterización físico-química de la columna de agua mediante el registro en continuo de perfiles verticales de temperatura, luz, pH, oxígeno y conductividad. A continuación, con la intención de disponer de un buen registro de la variabilidad vertical en la columna de agua, se tomaron muestras cada 0.5-1 m en función del espesor de la columna de agua. Las muestras de agua para fitoplancton y nutrientes fueron recogidas con la ayuda de una botella van Dorn. De cada profundidad se tomaban tres réplicas de 5 ml en criotubos que se fijaban inmediatamente con glutaraldehído (2% c.f.), conservándose en oscuridad y frío hasta su procesamiento en el laboratorio para el análisis de la estructura de tamaños del pico y nanofitoplancton por citometría de flujo. Una submuestra de 100 ml se recogía en un frasco de vidrio opaco y se fijaba con lugol acético (1% c.f.) para el análisis de la estructura de tamaños del microfitoplancton mediante análisis semiautomático de imagen.

En el laboratorio, las muestras en los criotubos fueron procesadas con un citómetro de flujo FACScan (Becton-Dickinson) equipado con un laser de argón de 15 mW que emite a una longitud de onda de 488 nm, y que permite identificar la estructura de tamaños y la composición funcional del fitoplancton en el rango de tamaños celulares de 0.5 a 20 µm. Aunque variable en función de la densidad de partículas, en general se utilizó un flujo de 60 µl/minuto durante 3 minutos, lo que significa un volumen de muestra analizado de 0.2 ml. Los ficheros originados tras la adquisición de datos de las muestras se analizaron con el programa "Attractors" (Becton-Dickinson), que permite discriminar poblaciones del

total de partículas registradas por el citómetro en función de su tamaño y señales de fluorescencia.

Las señales de dispersión frontal de luz producidas por las células fueron transformadas en valores de volumen aplicando las calibraciones desarrolladas por JIMÉNEZ-GÓMEZ (1995) mediante el uso combinado de técnicas de citometría y análisis de imagen.

La estimación de los biovolúmenes de las células fitoplanctónicas de mayor tamaño se realizó mediante un sistema de análisis semiautomático de imagen VIDS IV AMS conectado a un microscopio invertido (ECHEVARRÍA *et al.* 1990). Se utilizaron diferentes subprogramas dependiendo de las formas geométricas de los organismos (ECHEVARRÍA 1991).

Finalmente, la consideración conjunta de los datos obtenidos por citometría y análisis de imagen permitió construir los espectros completos

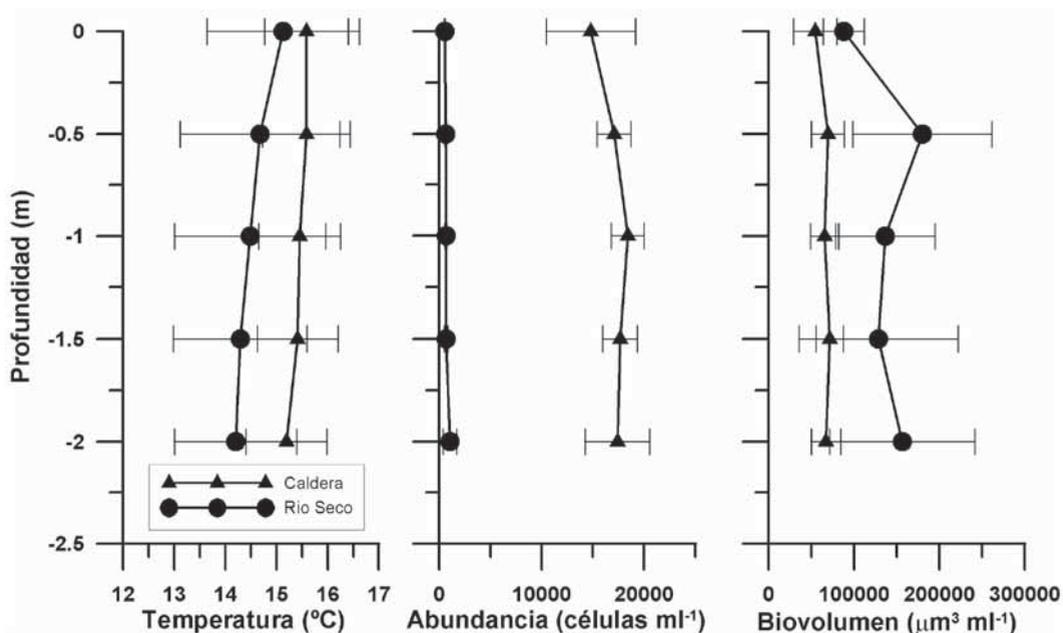
de tamaño para el fitoplancton sobre unos ejes log-log de abundancia (células/ml) frente a tamaño ( $\mu\text{m}^3$ ).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Campaña 2005

En la figura 2 se representan los perfiles verticales de los valores promedio de temperatura, abundancia de fitoplancton (células/ml) y biovolumen ( $\mu\text{m}^3/\text{ml}$ ) obtenidos a lo largo de los cuatro días consecutivos de muestreo en julio de 2005, en las lagunas de La Caldera y de Río Seco.

El año 2005 estuvo caracterizado por una fuerte sequía, que en la laguna de La Caldera se manifestó ya desde principio del verano con una disminución muy intensa del volumen de agua almacenado y de la profundidad máxima alcanzada. De hecho, la toma de muestras de agua sólo



**Figura 2.** Distribución vertical de los valores promedio de temperatura (A), abundancia (B) y biovolumen (C) de fitoplancton en las lagunas de La Caldera y de Río Seco obtenidos durante el muestreo realizado en julio de 2005.

**Figure 2.** Vertical distribution of mean values of temperature (A), phytoplankton abundance (B) and biovolume (C) in La Caldera lake and Río Seco lake, obtained during the sampling carried out in July 2005.

puedo realizarse hasta la profundidad de 2 metros. Esta fuerte reducción de la superficie inundada respecto a la superficie de la cuenca de captación puede tener consecuencias futuras sobre la carga de nutrientes a la laguna y su estado trófico, a lo que se sumaría el efecto que tiene la desecación del sedimento sobre su capacidad para retener fósforo, favoreciéndose en estas circunstancias la deserción de fósforo desde el sedimento (CONDE-PORCUNA *et al.* 2009). En cambio, el volumen de agua almacenada y la profundidad máxima alcanzada en la laguna de Río Seco no estuvieron afectados aparentemente por la sequía y se mantuvieron los valores que son habituales interanualmente, lo que permitió muestrear también hasta la profundidad de 2 m.

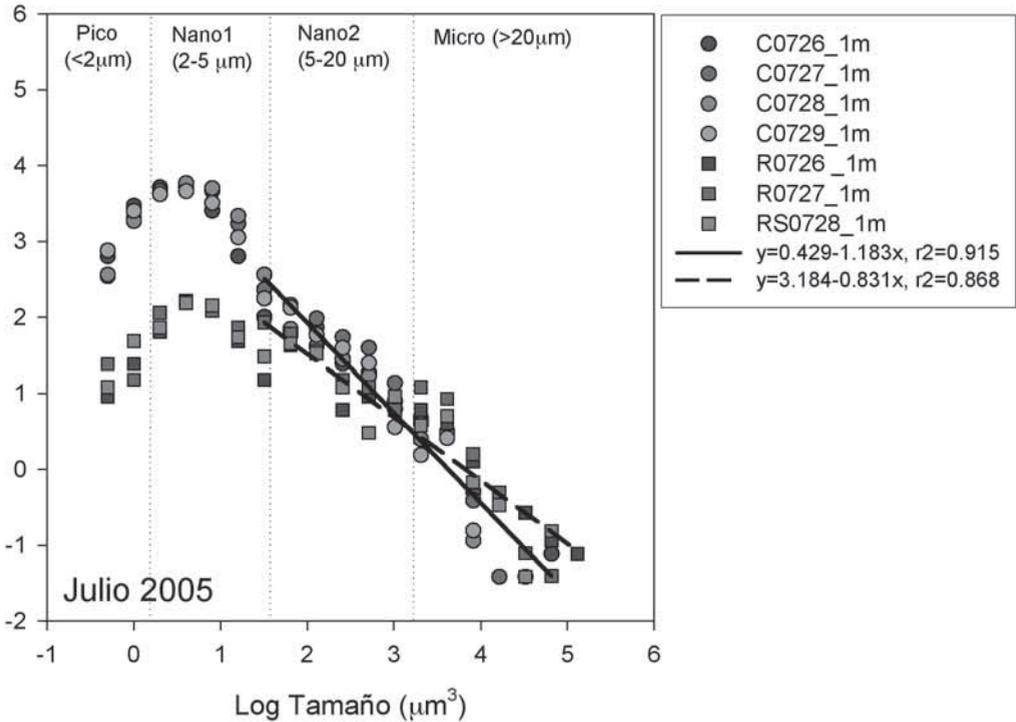
Dada la delgadez de la lámina de agua en ambas lagunas, no se observaron variaciones verticales importantes en ninguna de las variables estudiadas y, en consecuencia, no se produjo estratificación térmica ni segregación vertical del fitoplancton. Tampoco hubo variaciones diarias notables en las variables anteriores. La laguna de La Caldera estuvo caracterizada por los siguientes valores promedios de temperatura (15,9 °C), oxígeno disuelto (7.6 mg/l), clorofila (0.16 µg/l), nitrógeno total (~0.4 mg/l) y fósforo total (~10 µg/l). Los valores correspondientes en el caso de la laguna de Río Seco fueron: temperatura (14.6° C), oxígeno disuelto (8.1 mg/l), clorofila (0.18 µg/l), nitrógeno total (~0.5 mg/l) y fósforo total (~26 µg/l). Con excepción de la temperatura, que mostró valores particularmente elevados en el caso de La Caldera (Fig. 2.A), la comparación estadística de las dos lagunas mediante un test de Student o de Mann-Whitney no permitió establecer diferencias significativas entre ellas para las variables anteriores.

Sin embargo, si se pusieron de manifiesto variaciones muy importantes y significativas entre las dos lagunas en relación con la abundancia (Fig. 2.B) y el biovolumen (Fig. 2.C) del fitoplancton. La Caldera se caracterizó por una mayor abundancia de fitoplancton que Río Seco (~17000 vs 700 cel/ml), pero un menor biovolumen que Río Seco (~65500 vs 140000 µm<sup>3</sup>/ml), lo que sugiere un cambio notable en la estructura de tamaños

entre ambas lagunas que debe tener su reflejo en los correspondientes espectros de abundancia de tamaños.

La figura 3 muestra los espectros de tamaño obtenidos para las muestras recogidas a 1 m de profundidad entre el 26 y 29 de julio en ambas lagunas, con una indicación de los intervalos de tamaño correspondientes a cuatro clases de tamaño: picoplancton (<2 µm), nanoplancton 1 (2-5 µm), nanoplancton 2 (5-20 µm) y microplancton (>20 µm). Los espectros son continuos y no muestran las irregularidades en forma de discontinuidad o bimodalidad observada en La Caldera por ECHEVARRÍA *et al.* (1990, 1993) en 1987. Dicha discontinuidad se sugería como un elemento diferenciador básico entre masas de agua de esta tipología y las marinas, justificándose el carácter esporádico de los organismos en el rango de tamaños de la discontinuidad en base a la menor diversidad biológica de los sistemas de agua dulce consecuentes a su menor tamaño, severidad física y mayor homogeneidad vertical, que conjuntamente dificultarían el solapamiento amplio entre las distribuciones de tamaño de las distintas especies presentes en el sistema.

El examen de la nube de puntos pone claramente de manifiesto que las células de tamaño inferior a 5 µm fueron mucho más abundantes en La Caldera que en Río Seco, como es de esperar en sistemas con un grado mayor de oligotrofia, mientras que las diferencias son bastante menos aparentes en el caso de las células de tamaño superior a 5 µm y, si acaso, en Río Seco parece ser algo mayor la abundancia de células grandes. Parece conveniente entonces considerar compartimentos de tamaño dentro del espectro total, estrategia para la cuál también se ha sugerido un mayor poder predictivo. El ajuste lineal de las nubes de puntos incluidos en este sector de tamaño >5 µm pone de manifiesto la existencia de diferencias significativas entre las pendientes de los espectros de Río Seco y La Caldera también en este subrango de tamaños, con la pendiente menos negativa en el caso de Río Seco (-0.831 vs -1.183), lo que confirma la mayor representación de las células grandes del microplancton en esta laguna menos oligotrófica.



**Figura 3.** Espectros de abundancias de tamaño correspondientes a la profundidad de 1 metro en las lagunas de La Caldera y de Río Seco en julio de 2005.

**Figure 3.** Abundance size spectra obtained at 1 meter depth in La Caldera lake and Río Seco lake in July 2005.

La integración del espectro en cada uno de los cuatro sectores de tamaño seleccionados (Fig. 4) indica la contribución de cada uno de ellos al biovolumen total, y pone de manifiesto como incluso valores elevados de abundancia del picoplancton (<2 µm) tuvieron muy poca repercusión sobre el biovolumen total del fitoplancton, de modo que las diferencias importantes de abundancia observadas entre La Caldera y Río Seco se diluyen cuando se traducen a biovolumen. En cambio, el colectivo de células con tamaños entre 2 y 5 µm (nanoplancton 1) sí responde de porciones importantes de biovolumen total, e incluso es el sector de tamaño que acumula una mayor cantidad de biomasa en todo el espectro de tamaños y muy especialmente en La Caldera, siendo su contribución muy baja en Río Seco. La laguna más oligotrófica también acumula mayores biovolúmenes en el nanoplancton 2 (5-20 µm), mientras que la oligo-eutrófica laguna de Río Seco se iden-

tifica claramente con una dominancia de las células de mayor tamaño del microplancton. En resumen, a partir del tamaño de 2 µm, la importancia relativa del nanoplancton 1, nanoplancton 2 y microplancton disminuye y aumenta respectivamente en las lagunas de La Caldera y Río Seco.

Así, la distribución observada confirma las teorías previas que apuntan que la comunidad fitoplanctónica en lagos de baja productividad estaría dominada por formas pequeñas del nanoplancton, siendo escaso el fitoplancton grande. La dominancia de formas fitoplanctónicas pequeñas debe ser consecuencia del carácter nutritivo del sistema, con bajas concentraciones de nutrientes inorgánicos que son más eficientemente incorporados por organismos cuyo pequeño tamaño les confiere una mayor relación superficie/volumen.

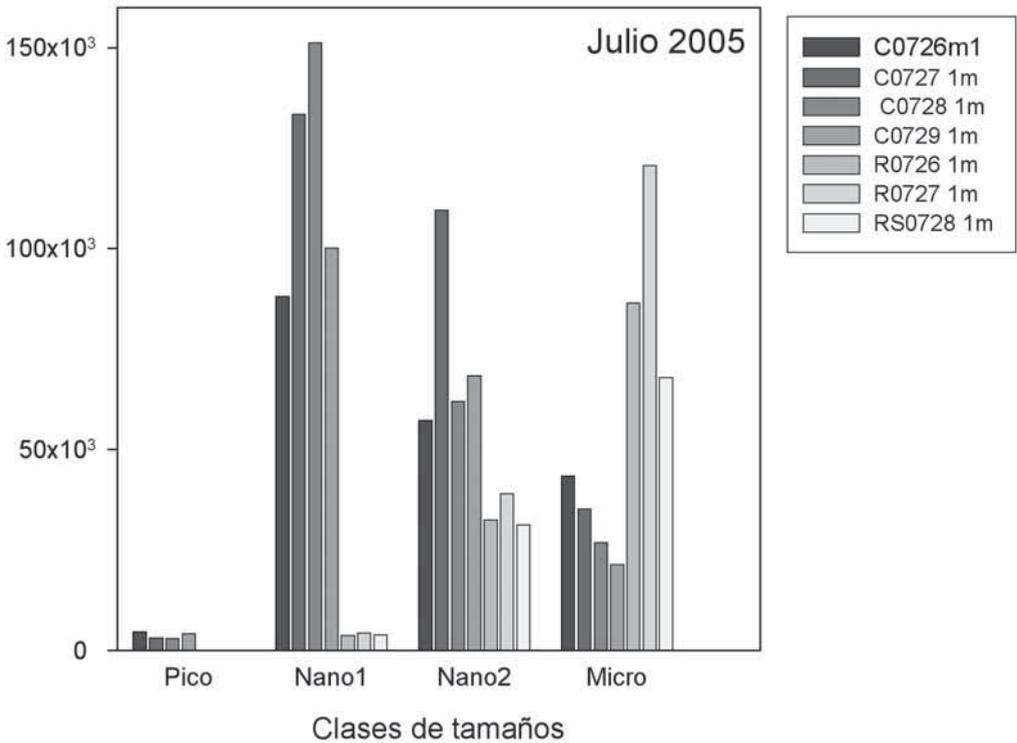


Figura 4. Biovolumen acumulado en cada uno de los cuatro intervalos de tamaños seleccionados en aguas de La Caldera y de Río Seco.

Figure 4. Integrated biovolume obtained for each of the four size ranks in La Caldera lake and Río Seco lake.

### Campaña 2006

Las precipitaciones acumuladas durante el año hidrológico de 2006 duplicaron a las de 2005 (800 mm vs 400 mm), lo que tuvo una repercusión inmediata sobre el volumen de agua almacenada y profundidad máxima alcanzada en la laguna de La Caldera, no así en Río Seco donde como era de esperar se mantienen los valores habituales del año anterior. Esta circunstancia permitió extender la toma de muestras de agua en La Caldera hasta la profundidad de 6 m al principio de la campaña estival (junio), pero el espesor de la columna de agua fue reduciéndose intensamente con el avance del verano hasta llegar a los valores de 2005 (2 metros) en septiembre. En ausencia de desagües visibles, esta drástica pérdida de nivel es difícil de imputar exclusivamente a la evaporación, por lo que a pesar de la naturaleza impermeable del terreno es ra-

zonable pensar la existencia de un drenaje oculto de agua.

En esta laguna, los valores máximos de temperatura (15.2 °C) se alcanzaron en julio y fueron muy parecidos a los obtenidos también en julio de 2005. La diferencia fundamental respecto a los resultados del año anterior reside en el registro de una estructuración térmica vertical de la columna de agua quizás facilitada por el mayor espesor de la columna de agua. Definiendo la estratificación térmica como una diferencia de temperatura mayor de 1.5 °C entre las aguas de superficie y de fondo (FREMPONG 1983, en RODRÍGUEZ-RODRÍGUEZ *et al.* 2004), ahora sí fue posible establecer distintas fases de estratificación y desestratificación en la laguna de La Caldera. La columna de agua estuvo fuertemente estratificada a finales de junio, cuando la diferencia de temperatura entre superficie y fondo fue de 3 °C, pero la

diferencia se redujo a 0.7 °C a mediados de julio y la desestratificación fue completa a finales de este mes, como ocurrió en 2005. No obstante, el calentamiento puntual de la capa superficial todavía fue capaz de producir diferencias de 2 °C en los primeros 50 cm de agua a mediados de agosto. Las concentraciones de clorofila variaron en un intervalo reducido (0.15-0.20  $\mu\text{g/l}$ ) y parecido a 2005, lo mismo que ocurrió con el fósforo total (6-10  $\mu\text{g/l}$ , sin un patrón temporal claro) y el nitrógeno total, que disminuye desde ~0.5 a ~0.35 mg/l a lo largo del verano.

En la laguna de Río Seco, también como en 2005 la desestratificación térmica fue completa a mediados de julio. No obstante, y a pesar de la pequeña profundidad que caracteriza habitualmente a esta laguna, la estratificación debe ser posible al principio del deshielo y todavía se manifestó a finales de junio, cuando se midieron diferencias de temperatura de 2.3 °C en los dos metros de profundidad y una temperatura media para la columna de agua de 15 °C, mucho mayor que la temperatura media del mismo día en la laguna de La Caldera (10.5 °C). A partir de este momento, los valores medios de temperatura en ambas lagunas fueron parecidos. Las concentraciones de clorofila fueron sensiblemente superiores a las de La Caldera (0.18-0.27  $\mu\text{g/l}$ ), y también a pesar de su escasa profundidad fue posible observar una distribución vertical opuesta al gradiente térmico, con los mayores valores en las aguas más próximas al fondo. Las diferencias con La Caldera se intensifican en relación con la cantidad y abundancia relativa de los nutrientes. La laguna de Río Seco presentó una concentración de fósforo total sensiblemente superior (18-24  $\mu\text{g/l}$ ) a la medida en La Caldera, con los valores máximos a finales de julio, pero una concentración de nitrógeno total inferior (0.15-0.3 mg/l) que alcanza el valor máximo en agosto, lo que sugiere una limitación por nitrógeno. Las concentraciones de fósforo total y sobre todo las de nitrógeno total fueron inferiores a las medidas en el año de sequía de 2005.

Los espectros de abundancia de tamaños correspondientes a ambas lagunas muestran una imagen en principio muy similar a la obtenida el año anterior, es decir, una notable similaridad en el

sector de tamaños celulares superiores a 5  $\mu\text{m}$  y una fuerte divergencia entre ellas para las células de tamaño inferior a 5  $\mu\text{m}$  (Fig. 5).

La sorpresa surge cuando se observa que ahora las elevadas concentraciones de células pequeñas no corresponden a La Caldera, como fue el caso en 2005, sino a Río Seco. Aunque los *blooms* de fitoplancton son habituales al inicio del deshielo, suponiendo una producción nueva en el sistema como consecuencia de la utilización de los nutrientes acumulados en la nieve, la proliferación observada en Río Seco a finales de junio de células pequeñas, con un tamaño ligeramente superior a 2  $\mu\text{m}$ , que contienen clorofila pero no ficoeritrina, fue excepcionalmente intensa. Dicha proliferación coincidió con los elevados valores de temperatura referidos anteriormente, que superaban en más de 4 °C los medidos simultáneamente en La Caldera, también con las máximas abundancias de zooplancton (integrado casi en exclusividad por el copépodo *Mixodiaptomus laciniatus*) medidas a lo largo del verano de 2006, así como con concentraciones de células pequeñas en La Caldera bastante por debajo de lo observado en 2005. El bloom desapareció ya en el muestreo realizado al mes siguiente, cuando la abundancia de células pequeñas en La Caldera aumentó y recuperó los niveles de 2005 y, por el contrario, la abundancia en Río Seco disminuyó hasta los valores de La Caldera.

Los ajustes lineales realizados para las partículas de tamaños superiores a 5  $\mu\text{m}$  confirmaron la no diferencia entre las pendientes de los espectros correspondientes a ambas lagunas, aunque en los dos casos las pendientes fueron más negativas que en 2005, indicando un menor peso de las células grandes del microplancton en las aguas algo más empobrecidas del verano de 2006.

A diferencia de lo observado en 2005, y considerando la excepcionalidad de los valores de abundancia y biovolumen medidos en el bloom, la integración de los espectros para cada uno de los cuatro intervalos de tamaño seleccionados muestra (Fig. 6) una distribución del biovolumen a lo largo del eje de tamaños aproximadamente campaniforme, indicando una mayor contribución de

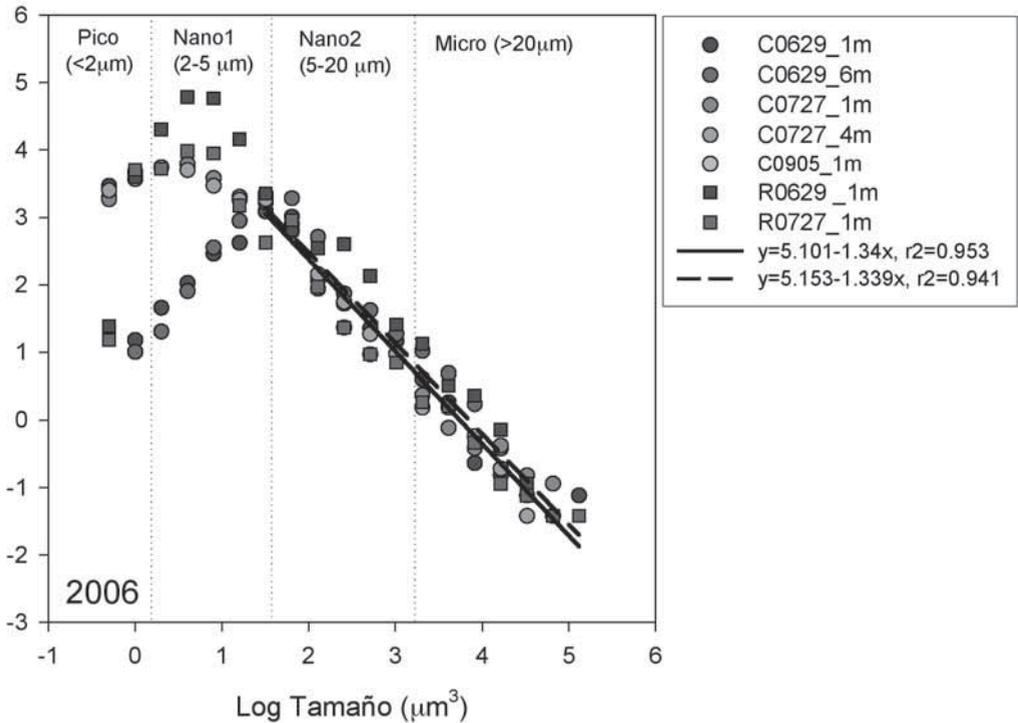


Figura 5. Espectros de tamaño correspondientes a la serie temporal realizada en las lagunas de La Caldera y de Río Seco en el verano de 2006.

Figure 5. Size spectra obtained in La Caldera lake and Río Seco lake during the sampling carried out in summer 2006.

las clases de tamaños intermedios (nanoplankton) al biovolumen total, y una mucho menor contribución de las clases extremas (picoplankton y microfitoplankton) en ambas lagunas.

La figura 7A muestra la abundancia total de fitoplancton registrado a lo largo del verano en las lagunas de Río Seco y de La Caldera. En el caso de Río Seco, como era de esperar a partir de la existencia de un bloom inicial, los valores disminuyen dos órdenes de magnitud hasta valores de 3200 cel/ml hacia el final de septiembre. En cambio, en la laguna de La Caldera la abundancia de fitoplancton mantuvo valores más regulares alrededor de un valor medio de 15500 cel/ml, mostrando un ligero máximo centrado en el verano.

La integración de los espectros totales de abundancia de tamaños permite estimar el biovolu-

men total de fitoplancton y su variabilidad temporal a lo largo del verano en Río Seco y La Caldera. Los valores de biovolumen de fitoplancton permanecen bastante estables sin mostrar fluctuaciones importante, con excepción del fuerte incremento registrado en la Caldera en el último muestreo realizado a finales de septiembre. En todos los casos en los que se dispone de medidas simultáneas en ambas lagunas, siempre el biovolumen de fitoplancton medido en Río Seco fue, al menos, un orden de magnitud superior al medido en La Caldera.

#### Modelado de la distribución de tamaños del fitoplancton

La abundancia de fitoplancton depende de muchos factores, lo que complica la construcción de modelos dinámicos capaces de predecir la proli-

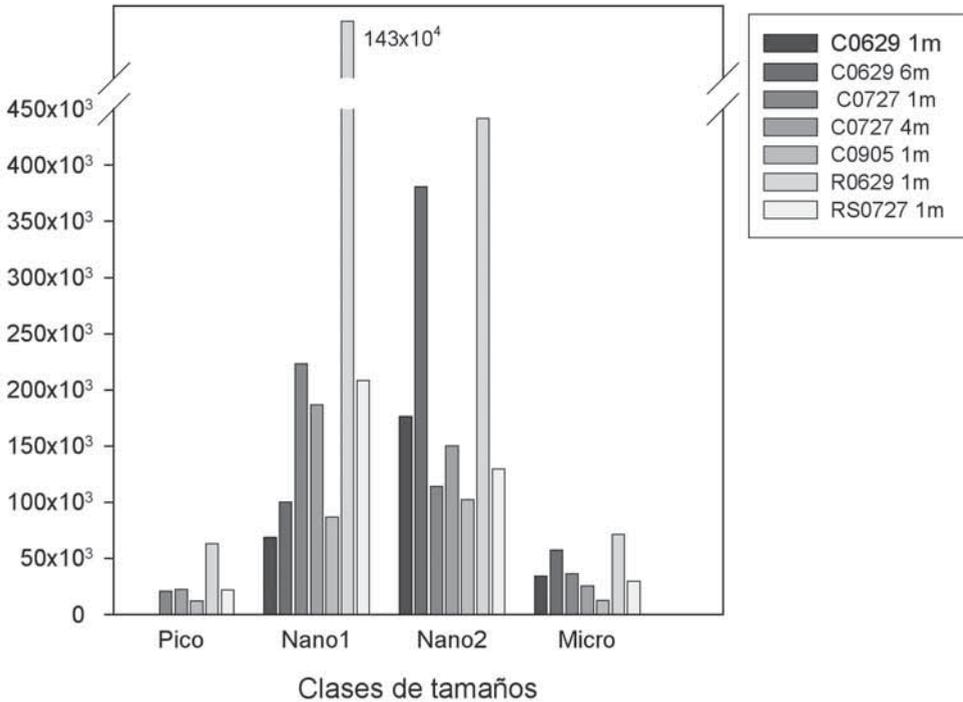


Figura 6. Biovolumen acumulado en cada uno de los cuatro compartimentos de tamaños seleccionados en las muestras recogidas durante el verano de 2006 en aguas de La Caldera y de Río Seco.

Figure 6. Integrated biovolume obtained for each of the four size ranks in La Caldera lake and Río Seco lake in summer 2006.

feración y posterior disminución de estos organismos cuando se produce un pulso de producción.

La tasa de crecimiento de las células, la velocidad de sedimentación y la utilización de nutrientes dependen estrechamente del tamaño según relaciones alométricas sencillas que pueden ser incorporadas fácilmente en el modelo. Este grado de generalización supone, evidentemente, una pérdida del realismo que podría aportar la determinación *in situ* de los parámetros cinéticos del fitoplancton, pero aún es capaz de reproducir el bloom que tiene lugar en las lagunas de alta montaña inmediatamente después del deshielo.

Para la construcción del modelo se han establecido ocho clases de tamaño de fitoplancton (desde  $2 \mu\text{m}$  hasta  $120 \mu\text{m}$  de diámetro esférico equivalente) siguiendo una escala geométrica.

Cada clase de tamaño tiene una tasa específica de crecimiento o producción  $r$ , una velocidad de sedimentación  $s$  y unos requerimientos de nutrientes que dependen del tamaño nominal  $c$  (Fig. 8).

Tasa específica de crecimiento ( $\text{día}^{-1}$ ):  $r_c = 1.58 c^{-0.25}$  (PETERS, 1983)

Velocidad de sedimentación ( $\text{metros día}^{-1}$ ):  $s_c = 0.0225 c^{1.15}$  (SMAYDA, 1970)

Utilización de nutrientes (u.a.  $\text{día}^{-1}$ ):  $n_c = r_c c$

Obsérvese que la utilización de nutrientes es el propio crecimiento de fitoplancton si se utilizan unidades arbitrarias, lo que permite la simplificación del modelo. Para la incorporación de nutrientes se estableció una cinética de Michaelis-Menten desde cero hasta el valor máximo de  $r_c$  con un valor arbitrario de  $K_m$  que será convenientemente

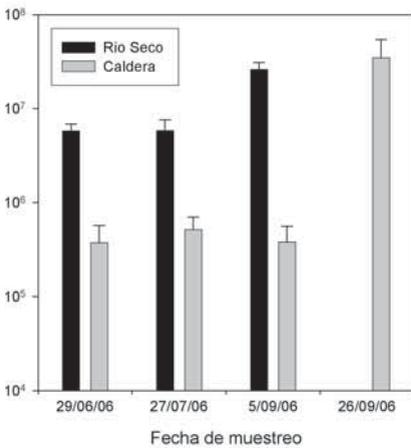
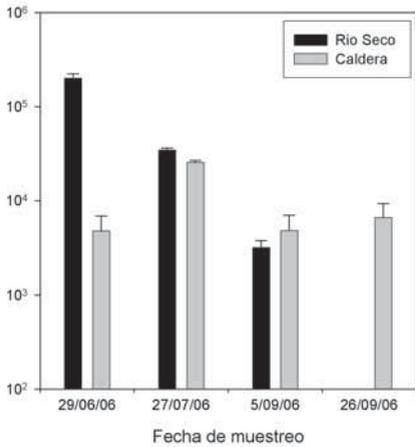


Figura 7. Evolución temporal de la abundancia total y biovolumen total de fitoplancton en las lagunas de Río Seco y de La Caldera a lo largo del verano de 2006.

Figure 7. Temporal trend of phytoplankton total abundance and total biovolume in La Caldera lake and Río Seco lake in summer 2006.

evaluado en el análisis de sensibilidad, incluyendo la posibilidad de que también dependa del tamaño.

Para la construcción del modelo físico se ha utilizado un modelo unidimensional con una profundidad máxima de 2.5 m., caracterizado por un perfil de irradiancia y turbulencia, ambos exponenciales (Fig. 9). Los valores de irradiancia a cada profundidad ( $I_z$ ) son relativos a un valor máximo superficial, arbitrario, que permite la

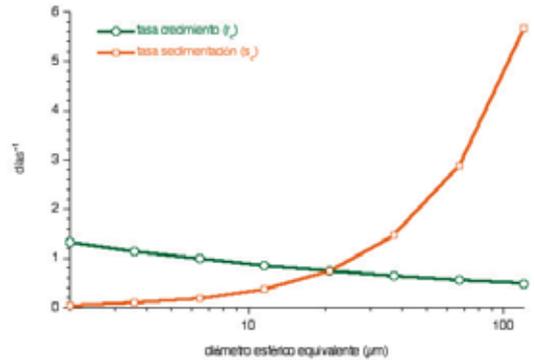


Figura 8. Tasas de crecimiento y sedimentación para las clases de fitoplancton usadas en el modelo.

Figure 8. Growth and sinking rates for each phytoplankton size class modelled.

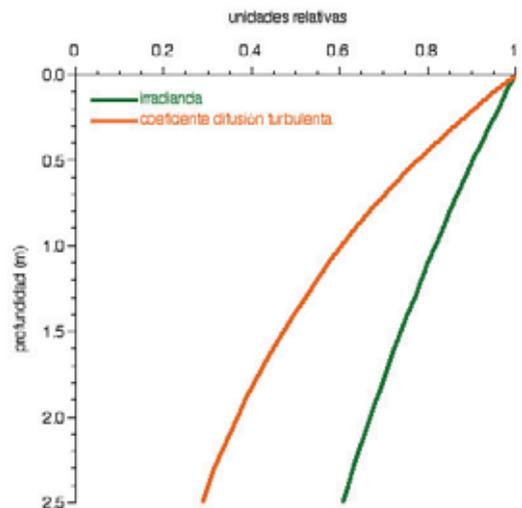


Figura 9. Las variables de control (irradiancia y difusión por mezcla) se han elegido de manera que disminuyen exponencialmente conforme aumenta la profundidad.

Figure 9. Control variables (light irradiance and turbulent diffusion) used in the model were supposed to decay exponentially.

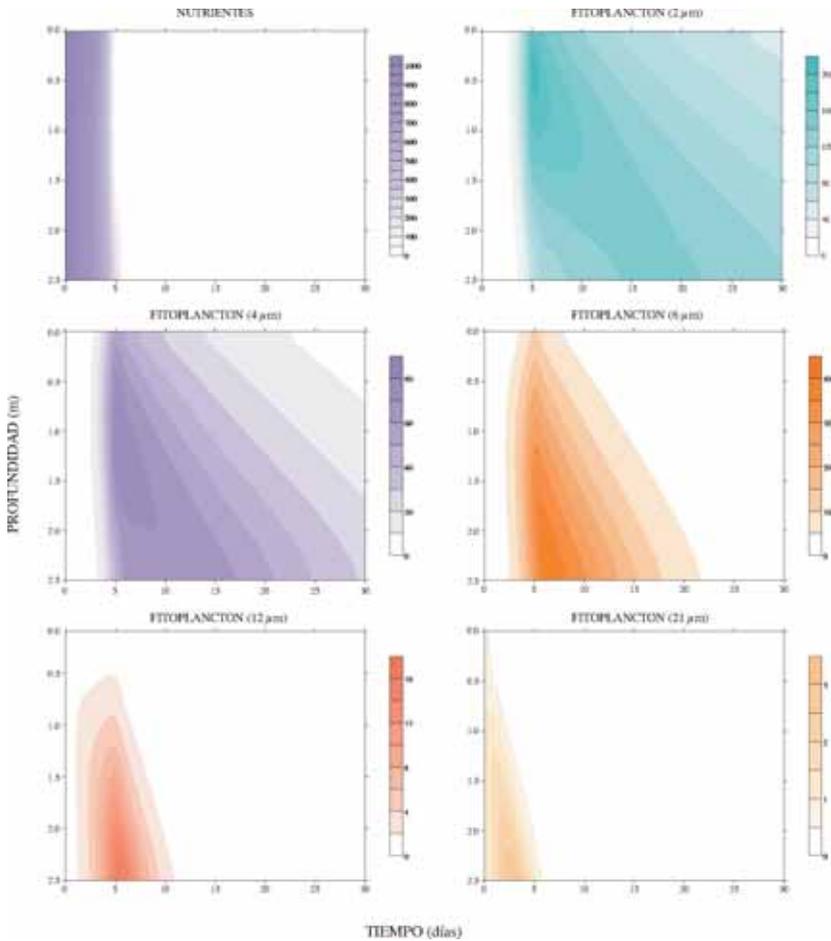
mayor tasa de crecimiento. Los valores del coeficiente de difusión turbulenta para cada profundidad ( $D_z$ ), a falta de medidas *in situ*, también están referidos a un valor máximo arbitrario en la interfase. La importancia de estos parámetros en el comportamiento del modelo se evaluará en el futuro con un análisis de sensibilidad.

Con las condiciones establecidas anteriormente, se puede deducir la ecuación de cambio de la biomasa de cada clase de tamaños ( $B_c$ ) como

$$\frac{dB_c}{dt} = r_c I_z \frac{N}{N + K_m} B_c - s_c \frac{\partial B_c}{\partial z} + D_z \frac{\partial^2 B_c}{\partial z^2}$$

Esta ecuación es integrada numéricamente con un programa en BASIC mediante el método de Euler, con unos pasos de integración  $\Delta t = 0.01$  d y  $\Delta z = 0.1$  m suficientes para evitar problemas de convergencia.

Las simulaciones aquí presentadas siempre partieron de una concentración uniforme de nutrientes en la columna de agua, situación que intenta representar el estado inicial de la laguna tras el deshielo. Tal como es previsible al asumir la no existencia de ningún aporte adicional (periódico o eventual) de nuevos nutrientes, el sistema colapsa después de la primera semana. En la figura 10 se muestran los resultados de nutrientes y las clases más pequeñas de fitoplancton.



**Figura 10.** Evolución del fitoplancton y nutrientes tras un pulso inicial con la columna de agua mezclada homogéneamente, rica en nutrientes y sin apenas biomasa fitoplanctónica.

**Figure 10:** Phytoplankton and nutrient dynamics after an initial condition of whole vertical mixing, full nutrients and scarce phytoplankton biomass.

Como se observa, los nutrientes se agotan en apenas cinco días, tras los cuales se hace patente el *bloom* fitoplanctónico, que decae progresivamente durante el par de semanas siguientes. Naturalmente, las primeras células en desaparecer son las de mayor tamaño y, con ellas, la mayor parte de los nutrientes. Cabe preguntarse si, como es de esperar, esta distinta velocidad de sedimentación combinada con las diferentes tasas de crecimiento de cada clase, conducirá hacia el perfil típico esperado de un espectro de tamaños con pendiente-1.

En la figura 11 se muestra la evolución temporal del espectro de tamaños considerando las clases más representativas.

A partir del día ocho sólo persisten las cuatro clases de tamaños más pequeños, quedando el resto por debajo del valor de partida. En las condicio-

nes generales ensayadas, esto ya se podía deducir a partir de la figura 5, donde se observa que el fitoplancton mayor de  $\sim 22 \mu\text{m}$  será incapaz de proliferar por muy adecuadas que sean las condiciones físicas, y por ello no se muestran los resultados. Es evidente que debe existir alguna estrategia vital que elude las restricciones impuestas por este sencillo modelo, por ejemplo, la capacidad de movimiento. No obstante, el valor de este ejercicio es el de predecir la aparición de un espectro lineal si se dan las condiciones adecuadas. El espectro que más se aproxima al esperado es el que presenta el fitoplancton entre los días cuatro y ocho, es decir, justo cuando se están agotando los nutrientes pero aún no ha sufrido esta escasez durante demasiado tiempo. En otras palabras, parece que el modelo predice una distribución lineal de abundancias en los días posteriores al *bloom*, cuando las células han podido desarrollar su potencial de crecimiento, combinado con las fuerzas físicas que las

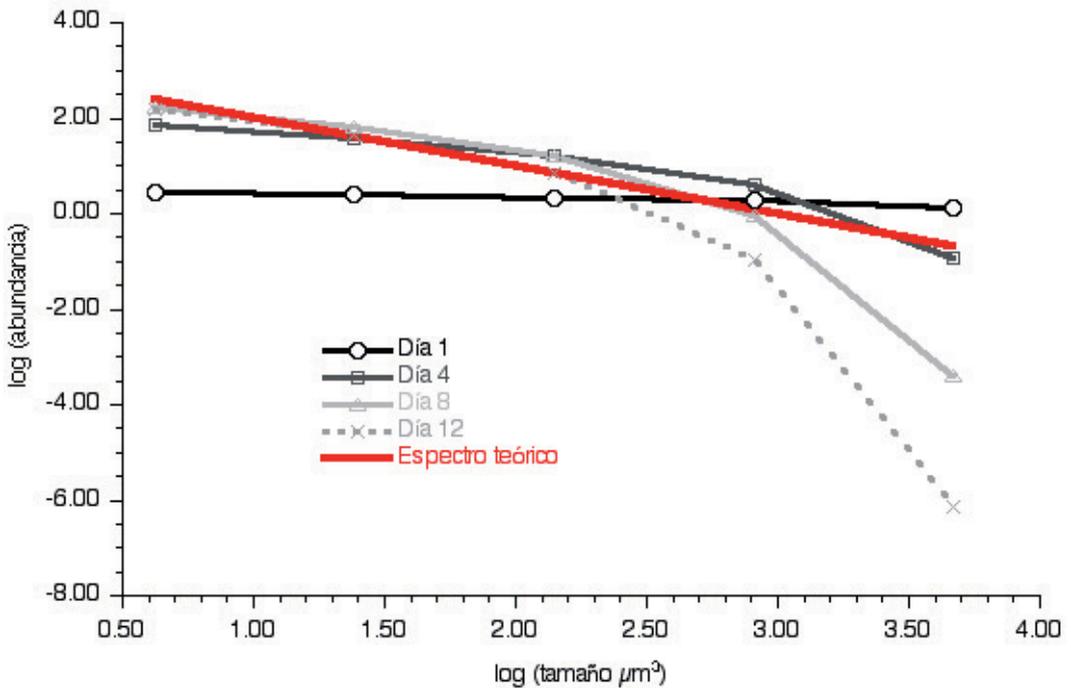


Figura 11. Evolución del espectro de tamaños del fitoplancton a lo largo del tiempo. La línea roja representa el espectro teórico esperado, de pendiente -1.

Figure 11. Evolution of the phytoplankton size spectrum during the simulation. Red line represents the theoretical size spectrum (slope = -1).

hunden y dispersan en la columna de agua. El siguiente paso que se ensayará en este modelo una vez finalizado el análisis de sensibilidad, aún en ejecución, será la inyección periódica de nutrientes, puesto que parece el mecanismo necesario para mantener la estructura de tamaños de la comunidad planctónica.

## CONCLUSIONES

### Utilidad del enfoque basado en espectros de tamaño en lagunas de alta montaña.

El principal problema al que se enfrenta un modelado realista es la falta de información a pequeña escala, tanto física como biológica, en estos ecosistemas que se *reinician* con periodicidad anual en los que, aparentemente, el conjunto total de variables de control y los propios límites del ecosistema son bastante más reducidos que en otros casos. Esta aparente simplicidad los hace mucho más vulnerables a sucesos eventuales (como el aporte puntual de nutrientes por deposición atmosférica) que provocan perturbaciones muy aparentes debido a la fragilidad en la que se tornan las pocas y estrechas relaciones dentro del ecosistema lagunar de alta montaña. En este contexto, como señala MORALES-BAQUERO *et al.* (2006a) las lagunas de alta montaña de Sierra Nevada constituyen ecosistemas excepcionalmente singulares en los que la conjunción de interacciones de carácter local y regional, y entre factores bióticos y abióticos, no permiten discernir los factores clave que controlan la respuesta del lago.

La dificultad para discernir dichos factores es especialmente grande en relación con la respuesta del compartimento biológico, ya que los forzamientos físicos, meteorológicos, etc., tienen

una influencia decisiva sobre la organización y la dinámica de las comunidades biológicas en estos sistemas, de modo que cualquier intento de encontrar explicaciones y respuestas implica no sólo el conocimiento preciso de las escalas espaciales y temporales que gobiernan tanto los procesos físicos como biológicos y su acoplamiento sino, sobre todo, la posibilidad de trabajar a la escala, la frecuencia y la resolución conveniente para la descripción precisa del proceso. Es en este aspecto donde el enfoque basado en la estructura de tamaños se muestra como una valiosa herramienta, por un lado porque caracteriza un grupo de variables mucho más estrechamente relacionadas con el intercambio de energía y, por otra, porque permite un modelado mucho más simple y estricto, donde el forzamiento físico determina directamente el comportamiento de las variables biológicas descritas como espectros de tamaño, especialmente en estos sistemas simplificados.

La tarea, no obstante, dista de ser sencilla, pues si bien este objetivo es relativamente factible en el caso de procesos físicos que pueden ser registrados automáticamente con los medios técnicos pertinentes, las dificultades se disparan en el caso de los procesos biológicos, en parte, simplemente, por la escasa operatividad y la mucha penuria con la que se realiza el trabajo de campo en lugares tan protegidos como inaccesibles para el trabajo científico.

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido financiado por el Organismo Autónomo de parques Nacionales (12B/2003). Agradecemos al personal del Parque Nacional de Sierra Nevada la predisposición mostrada para hacer más llevaderas las tareas de muestreo.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- CARRILLO, P., RECHE, I., SÁNCHEZ-CASTILLO, P. & CRUZ-PIZARRO, L. 1995. Direct and indirect effects of grazing on the phytoplankton seasonal sucesión in an oligotrophic lake. *Journal of Plankton Research*, 17: 1363-1379.
- CARRILLO, P., MEDINA-SÁNCHEZ, J.M. & VILLAR-ARGAIZ, M. 2002. The interaction of phytoplankton and bacteria in a high mountain lake: importante of the spectral composition of solar radiation. *Limnology and Oceanography*, 47(5): 1294-1306.

- CONDE-PORCUNA, J.M<sup>a</sup>., PÉREZ, C., deVICENTE, I., VALDÉS, J., CRUZ-PIZARRO, L., MORALES-BAQUERO, R., AMORES, V., RAMOS, E., ANDERSEN, F., JENSEN, H.S. & GARCÍA, R. 2009. Modelos de funcionamiento de comunidades pelágicas en ecosistemas singulares (lagos de alta montaña del Parque Nacional de Sierra Nevada): una herramienta para la conservación.II.En: "Proyectos de Investigación en Parques Nacionales" (L. Ramírez y B. Asencio, eds.), pp: 175-190.
- CRUZ-PIZARRO, L., RECHE, I. & CARRILLO, P. 1994. Plankton dynamics in a high mountain lake (Las Yeguas, Sierra Nevada, Spain). Indirect evidence of ciliates as food source for zooplankton. *Hydrobiologia*, 274: 29-35.
- CRUZ-PIZARRO, L. & CARRILLO, P. 1996. A high mountain oligotrophic lake (La Caldera, Sierra Nevada, España). In: Cruz San Julian, J.; Benavente, J. ed. Wetlands, a multiapproach perspective. Granada, University of Granada, pp. 111-130.
- CRUZ-PIZARRO, L., CONDE-PORCUNA, J.M. & CARRILLO, P. 1998. Diel variations in the egg ratio of *Hexarthra bulgarica* in the high mountain lake La Caldera (Spain). *Hydrobiologia*, 387/388: 295-300.
- ECHEVARRÍA, F. 1991. Variabilidad espacio-temporal de la estructura de tamaños del plancton en dos sistemas acuáticos epicontinentales. Tesis Doctoral. Universidad de Málaga, 241 pp.
- ECHEVARRÍA, F., CARRILLO P., JIMÉNEZ F., SÁNCHEZ-CASTILLO, P. CRUZ-PIZARRO, L. & RODRÍGUEZ, J. 1990. The size-abundance distribution and taxonomic composition of plankton in an oligotrophic, high mountain lake (La Caldera, Sierra Nevada, Spain). *Journal of Plankton Research*, 12: 415-422.
- ECHEVARRÍA, F., RODRÍGUEZ, J. & CRUZ-PIZARRO, L. 1993. Análisis comparado de la estructura de tamaños del plancton en dos sistemas acuáticos epicontinentales de muy distinta naturaleza. *Actas VI Congreso Español de Limnología*, Granada, 229-235.
- GILABERT, J., RODRÍGUEZ, J. & JIMÉNEZ-GÓMEZ, F. 1990. The planktonic size-abundance spectrum in an oligotrophic, hypersaline coastal lagoon. The Mar Menor, Murcia, Spain. In: *Trophic relationships in the marine environment* (M. Barnes y R.N. Gibson, eds), pp:18-27, Aberdeen University Press.
- JIMÉNEZ-GÓMEZ, F. 1995. Estructura de tamaños y dinámica del ultraplankton en el ecosistema pelágico. Tesis Doctoral. Universidad de Málaga, 172 pp.
- MARTÍNEZ, R. 1977. Phytoplankton species, biomass, and Diversity in lake La Caldera (Sierra Nevada, Granada, Spain). *Acta Hydrobiologica*, 19: 95-107.
- MEFFE, G. K. & CARROLL, C.R. 1997. *Principles of Conservation Biology*. Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.
- MORALES-BAQUERO, R., CARRILLO, P., CRUZ-PIZARRO, L., SÁNCHEZ-CASTILLO, P. 1992. Southernmost high mountain lakes in Europe (Sierra Nevada) as referent sites for pollution and climate change monitoring. *Limnetica*, 8: 39-47.
- MORALES-BAQUERO, R., PÉREZ-MARTÍNEZ, C. & RECHE, I. 2001. Ecosistemas de alta montaña, las atalayas de la troposfera. *Ecosistemas*, 3.
- MORALES-BAQUERO, R., CARRILLO, P. BAREA-ARCO, J. PÉREZ-MARTÍNEZ, C. & VILLAR-ARGÁIZ, M. 2006a. Climate-driven changes on phytoplankton coupling and nutrient availability in high mountain lakes of Southern Europe. *Freshwater Biology*, 51: 989-998.
- MORALES-BAQUERO, R., PULIDO-VILLENA E. & RECHE, I. 2006b. Atmospheric inputs of phosphorus and nitrógeno to the southwest Mediterranean region: biogeochemical responses of high mountain lakes. *Limnology and Oceanography*, 51: 830-837.
- PETERS, R.H. 1983. *The ecological implication of body size*. 329 p. Cambridge University Press.
- PULIDO-VILLENA, E., RECHE I. & MORALES-BAQUERO, R. 2005. Food web Reliance on allochthonous carbon in two high mountain lakes with contrasting catchments: a stable isotope approach. *Canadian Journal of Aquatic Fisheries and Aquatic Science*, 62: 2640-2648.
- PULIDO-VILLENA, E., RECHE, I. & MORALES-BAQUERO, R. 2008. Significance of atmospheric inputs of calcium over the southwestern Mediterranean region: high mountain lakes as tools for detection. *Global Biogeochemical Cycles*, 20, GB2012, doi:10.1029/2005GB002662.
- RECHE, I., PUGNETTI, A., CRUZ-PIZARRO L. & CARRILLO, P. 1996. Relationships between bacteria and phytoplankton in a high mountain lake. Importance of the organic carbon released by algae. *Archiv für Hydrobiologie*, 48: 31-38.

- RECHE, I., ORTEGA-RETUERTA, E., ROMERA, O., PULIDO-VILLENA, E., MORALES-BAQUERO, R. & CASAMAYOR, E.O. 2009. Effect of Saharan dust inputs on bacterial activity and community composition in Mediterranean lakes and reservoirs. *Limnology and Oceanography*, 54: 869-879.
- RODRÍGUEZ, J. & MULLIN, M.M. 1986. Relation between biomass and body weight of plankton in a steady-state oceanic ecosystem. *Limnology and Oceanography*, 31:361-370.
- RODRÍGUEZ, J., JIMÉNEZ-GÓMEZ, F., BAUTISTA B. & RODRÍGUEZ, V. 1987. Planktonic biomass spectra dynamics during a winter production pulse in Mediterranean coastal Waters. *Journal of Plankton Research*, 9: 1183-1194.
- RODRÍGUEZ, J., ECHEVARRÍA, F. & JIMÉNEZ-GÓMEZ, F. 1990. Physiological and ecological scaling of body size in an oligotrophic, high mountain (La Caldera, Sierra Nevada, Spain). *Journal of Plankton Research*, 12: 593-599.
- RODRÍGUEZ, J., JIMÉNEZ, F., BAUTISTA, B. & RODRÍGUEZ, V. 1987. Planktonic biomass spectra dynamics during a winter production pulse in Mediterranean coastal Waters. *Journal of Plankton Research*, 9: 1183-1194.
- RODRÍGUEZ-RODRÍGUEZ, M., MORENO-OSTOS, E., deVICENTE, I., CRUZ-PIZARRO, L. & RODRIGUES DA SILVA, S.L. 2004. Thermal structure and energy Budget in a small high mountain lake: La Caldera, Sierra Nevada, Spain. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 38: 879-894.
- RODRÍGUEZ, S., QUEROL, X., ALASTUEY, A., KALLOS G. & KAKALIAGOU, O. 2001. Sahara dust contribution to PM10 and TSP levels in southern and Eastern Spain. *Atmospheric Environment*, 35: 2433-2447.
- RUIZ, J., GUERRERO, F., RODRÍGUEZ V. & RODRÍGUEZ, J. 1992. Chlorophyll and size biomass spectrum of phytoplankton. Analysis of fluctuations in eutrophic, coastal waters. 25<sup>th</sup> *European marine Biology Symposium*, Ferrara, Olsen & Olsen Publ., pp:59-63.
- SÁNCHEZ-CASTILLO, P. 1988. Algas de las laguna de alta montaña de Sierra Nevada (Granada, España). *Acta Botánica Malacitana*, 13:21-52.
- SÁNCHEZ-CASTILLO, P., CRUZ-PIZARRO, L. & CARRILLO, P. 1989. Caracterización del fitoplancton de las lagunas de alta montaña de Sierra Nevada (Granada, España) en relación a las características físico-químicas del medio. *Limnética*, 5: 37-50.
- SMAYDA, T.J. 1970. The suspension and sinking of phytoplankton in the sea. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, 8, 353-414.
- VAQUÉ, D., AGUSTÍ, S. & DUARTE, C.M. 2004. Response of bacterial grazing rates to experimental manipulation of an antarctic coastal nanoflagellate community. *Aquatic Microbial Ecology*, 36: 41-52.