

Colonización de los embalses españoles por crustáceos planctónicos y evolución de la estructura de sus comunidades.

JOAN ARMENGOL

Departamento de Ecología, Facultad de Biología, Universidad de Barcelona

INTRODUCCIÓN

Como resultado de un programa de investigación limnológico de los embalses españoles, realizado en cooperación con el Ministerio de Obras Públicas (MARGALEF *et al.*, 1976), se ha obtenido información acerca de la organización de las comunidades de crustáceos planctónicos que los habitan.

Los crustáceos que se han capturado en los embalses han recibido una especial atención no sólo por los aspectos prácticos que de ellos podían estudiarse, sino también por la contribución que representan al conocimiento de la fauna ibérica. En este sentido, ya han sido tratados con anterioridad los aspectos sistemáticos, la biología de las especies y su distribución geográfica en la península (ARMENGOL, 1978a), y lo mismo cabe decir respecto a la tipificación de los embalses a partir de las especies halladas (ARMENGOL, 1978b).

Los resultados generales, así como las conclusiones de este programa, han sido recopiladas en MARGALEF *et al.* (1976), en tanto que algunos aspectos concretos del mismo han sido publicados o se hallan en fase de serlo (ESTRADA, 1975; MARGALEF, 1975; PLANAS, 1975; PRAT, 1978a, 1978b, 1980a, 1980b).

La construcción de embalses representa una interesante experiencia ecológica, y la colonización de las aguas re-

tenidas suministra datos válidos sobre la forma en que se produce dicha colonización, así como la manera como se organizan las comunidades. Esta experiencia es doblemente interesante en una zona geográfica como la península ibérica, que ha pasado de prácticamente no tener lagos a contar con más de 700 embalses, ya que en la colonización han intervenido muchas especies no estrictamente planctónicas a la vez que se ha facilitado la introducción de otras nuevas para la península.

La gran variedad climatológica que se da en esta zona posibilita la existencia de grupos de embalses muy diferentes en relación con su ciclo hidrológico. El estudio comparado entre ellos suministra información acerca de cómo evolucionan las comunidades según el régimen más o menos irregular de las fluctuaciones a que están sometidos.

La inclusión en este sentido de algunas series de embalses permite estudiar los cambios que se producen en las comunidades al pasar de unos a otros. Este aspecto, que no es exclusivo de los embalses, tiene su paralelismo en los rosarios de lagos que se alinean a lo largo de los ríos de muchas zonas montañosas. En este trabajo se intenta estudiar no sólo los cambios en la composición de especies, sino también la persistencia de la comunidad a partir de la variación del índice de diversidad.

MATERIAL Y MÉTODOS

La selección de los embalses estudiados se realizó en base a los objetivos de todo el programa. Teniendo en cuenta que éste debía ser lo más amplio posible, se prefirió realizar un muestreo extensivo que permitiera abarcar un gran número de embalses. Los criterios que se siguieron para su elección han sido expuestos con anterioridad (MARGALEF *et al.*, 1976); tan sólo se mencionará aquí que en total se eligieron 105 embalses repartidos con relativa uniformidad (fig. 1).

No se pretendió en ningún momento realizar un estudio monográfico de cada

embalse, sino recopilar información que junto con la restante de tipo biológico, más los datos físicos y químicos, permitiera formar una idea lo más aproximada posible de las características generales de cada uno.

En cada embalse se eligió un único punto de muestreo situado a unos 500 m de la presa, para evitar las proximidades del muro, donde por efecto del viento y la corriente, se pueden acumular en exceso materiales alóctonos o incluso organismos del plancton, efecto que puede alterar los resultados.

Un muestreo lo suficientemente próximo a la presa, pero sin entrar en la zona de acumulación, a pesar de no dar

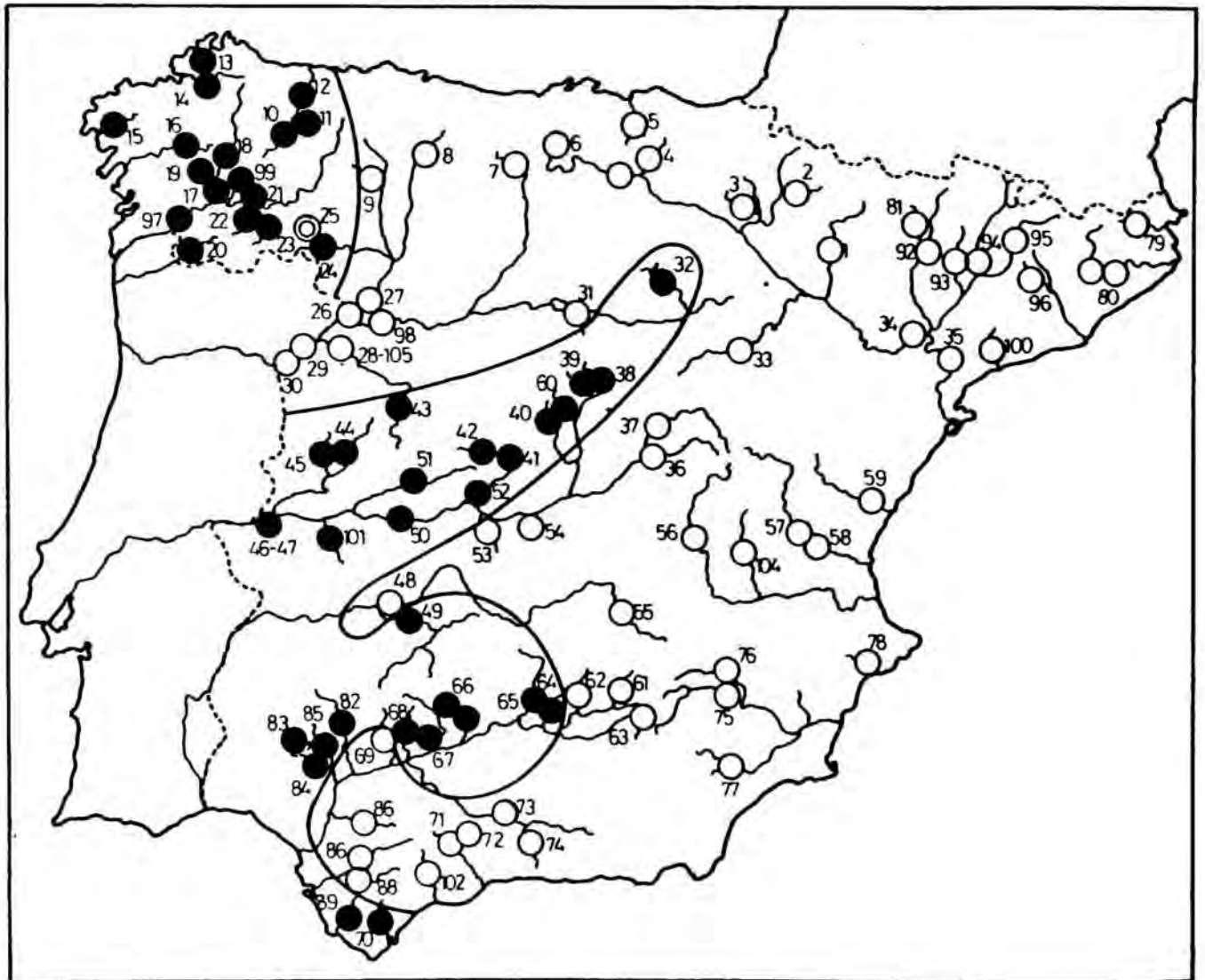


Fig. 1. Distribución de los embalses estudiados, agrupados según el grado de mineralización del agua (ESTRADA, 1975). En círculos negros los embalses de aguas ácidas; en círculos blancos, los de aguas mineralizadas.

Fig. 1. Distribution of the studied reservoirs, classed by the degree of mineralization of water (ESTRADA, 1975). Solid circles indicate the soft water reservoirs and open circles those of highly mineralized waters.

una información sobre todos los puntos del embalse permite tener una idea aproximada de los procesos que tienen lugar en él, lo que constituye un dato importante para su tipificación.

En cada punto de muestreo se efectuaron capturas de los crustáceos planctónicos (macrozooplancton) con una red cónica de 0,75 m de diámetro y 1,2 m de longitud fabricada con nylal de 250 μ de poro y construida según el método descrito por Steuer y recopilado por SCHWOERBEL (1970).

Se efectuaron en todos los casos pescas verticales desde 20 m de profundidad, o desde 1 m del fondo cuando la altura del agua era menor. Se pretendió con esto eliminar el efecto de la migración vertical de los crustáceos a la vez que recolectar un tanto por ciento muy elevado de los individuos que se encontraban en el perfil estudiado. También se efectuaron pescas de arrastre horizontales, entre 1 y 2 m de profundidad y sobre un transecto de longitud variable, según la densidad de crustáceos. Estas muestras se utilizaron para identificar las especies y efectuar estudios sobre la variabilidad de las poblaciones de algunas especies (géneros *Daphnia*, *Bosmina*).

Las muestras recolectadas eran guardadas en formaldehído al 4 % y, posteriormente, contadas con un microscopio estereoscópico binocular, en una placa de Petri de fondo reticulado, previa identificación de las especies al microscopio. Sólo se ha efectuado el recuento de una parte alícuota de la muestra, con lo que los resultados son relativos al número de especies y a su abundancia en cada muestreo.

CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LOS CRUSTÁCEOS DEL ZOOPLANCTON DE LOS EMBALSES

La realización de un estudio extendido a todo el estado ha permitido, entre otras cosas, obtener material en amplias regiones que prácticamente no habían sido estudiadas con anterioridad. El tipo de ambiente en que se ha trabaja-

do, a pesar de no ser el más idóneo para obtener un gran número de especies, puesto que se reduce únicamente al ambiente pelágico, ha permitido también encontrar otras de tipo heleoplanctónico y litorales.

Los resultados obtenidos durante cuatro años de muestreo, a lo largo de los cuales se han escalonado cuatro campañas de 105 embalses, han hecho posible precisar la distribución y características ambientales de muchas de las especies ya citadas en la península, a la vez que encontrar otras nuevas para ella. No obstante, el número de éstas ha resultado ser mucho menor de lo que en principio se esperaba.

La información obtenida se ha agrupado por campañas. En principio, cada una debía tener un carácter estacional, pero debido al tiempo de muestreo necesario y a las diferencias climatológicas que hay entre algunas regiones de la península, los resultados se superponen a varias estaciones (tabla I). Para soslayar este punto se decidió agrupar las muestras en dos categorías, según el embalse estuviera estratificado o no. Este criterio permite contrastar los dos períodos más característicos por los que pasan tanto los lagos como los embalses de la zona templada. El resultado final es que la 1ª y 4ª campañas corresponden al período de mezcla, la 2ª al de estratificación y durante la 3ª los embalses del sur y este estaban estratificados en tanto que los del norte y oeste se hallaban en época de circulación.

En total, se han hallado 64 especies de crustáceos: 39 son cladóceros, 20 copépodos y 4 ostrácodos (tabla I). Algunas consideraciones precisan el alcance de estas cifras. Únicamente 29 de las especies son estrictamente planctónicas, de forma que el número de especies no características del plancton es bastante alto. Como dato comparativo, la tabla II muestra el número de especies que se aceptan como planctónicas en la literatura especializada y que se conocen en varias zonas europeas, según datos procedentes de KIEFER (1967) y HRBÁČEK, STRAŠ KRABA & KOŘÍNEK (1967).

TABLA I - Especies identificadas y frecuencia con que han aparecido en las diferentes campañas. Los períodos que abarcan cada campaña son: primera, de octubre de 1972 a febrero de 1973; segunda de mayo a agosto de 1973; tercera de marzo a mayo de 1974, y cuarta de noviembre de 1974 a febrero de 1975.

TABLE I - Check list of the species and frequencies in the different surveys. Epochs of the surveys are as follows: 1st, from October 1972 to February 1973; 2nd from May to August 1973; 3rd from March to May 1974 and 4th from November 1974 to February 1975.

	CAMPAÑAS					CAMPAÑAS								
	1ª	2ª	3ª	4ª		1ª	2ª	3ª	4ª					
CLADOCERA														
<i>Sida crystallina</i>	-	-	-	-	<i>Pleuroxus laevis</i>	-	2	-	-					
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	38	39	10	35	<i>Pleuroxus uncinatus</i>	-	1	-	-					
<i>Daphnia magna</i>	7	12	9	9	<i>Pleuroxus aduncus</i>	-	-	1	2					
<i>Daphnia pulex</i>	12	13	9	9	<i>Chydorus piger</i>	-	-	-	-					
<i>Daphnia parvula</i>	8	8	10	6	<i>Chydorus sphaericus</i>	15	18	21	16					
<i>Daphnia longispina</i>	53	53	50	56	COPEPODA									
<i>Daphnia hyalina</i>	35	42	31	40	<i>Neolovenula alluaudi</i>	5	5	4	6					
<i>Daphnia galeata</i>	2	2	2	-	<i>Diaptomus castaneti</i>	1	3	3	4					
<i>Daphnia cucullata</i>	1	5	-	2	<i>Eudiaptomus vulgaris</i>	-	1	1	1					
<i>Ceriodaphnia reticulata</i>	3	8	11	12	<i>Copidodiaptomus steueri</i>	22	22	24	26					
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	62	60	53	48	<i>Arctodiaptomus wierzejskii</i>	-	1	2	-					
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	10	11	14	11	<i>Arctodiaptomus salinus</i>	-	1	1	1					
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	2	4	2	4	<i>Mixodiaptomus laciniatus</i>	1	1	1	1					
<i>Ceriodaphnia laticaudata</i>	1	3	1	2	<i>Macrocyclus albidus</i>	19	30	22	25					
<i>Ceriodaphnia cornuta</i>	1	-	-	2	<i>Eucyclops serrulatus</i>	2	-	3	2					
<i>Simosa vetula</i>	5	2	2	4	<i>Eucyclops speratus</i>	4	-	1	4					
<i>Scapholeberis mucronata</i>	-	1	-	-	<i>Eucyclops macruroides</i>	1	1	-	-					
<i>Moina micrura</i>	-	7	-	1	<i>Tropocyclops prasinus</i>	34	31	36	46					
<i>Bosmina longirostris</i>	70	76	80	79	<i>Paracyclops fimbriatus</i>	1	2	8	4					
<i>Iliocryptus sordidus</i>	-	1	1	3	<i>Cyclops sp. pl.</i>	44	42	61	57					
<i>Macrothrix laticornis</i>	3	3	4	7	<i>Acanthocyclops robustus</i>	32	50	58	47					
<i>Drepanothrix dentata</i>	1	-	1	1	<i>Megacyclops viridis</i>	8	4	6	1					
<i>Eurycercus lamellatus</i>	5	2	2	1	<i>Diacyclops bicuspidatus</i>	-	1	1	-					
<i>Acroperus harpae</i>	1	-	-	1	<i>Diacyclops bisetosus</i>	-	-	1	-					
<i>Camptocercus rectirostris</i>	-	-	-	1	<i>Thermocyclops dybowski</i>	16	24	13	21					
<i>Alona guttata</i>	1	-	-	-	<i>Canthocamptus staphylinus</i>	6	1	3	3					
<i>Alona rectangularis</i>	3	3	2	1	OSTRACODA									
<i>Alona quadrangularis</i>	2	8	8	6	<i>Candona holzkampfi</i>	-	-	1	-					
<i>Alona affinis</i>	4	12	14	12	<i>Candona sp. pl.</i>	1	-	-	-					
<i>Alona sp. pl.</i>	-	1	4	-	<i>Cypria ophthalmica</i>	2	2	3	3					
<i>Leydigia quadrangularis</i>	4	13	13	12	<i>Cypridopsis sp. pl.</i>	2	1	-	-					
<i>Graptoleberis testudinaria</i>	-	-	-	1										
<i>Disparalona rostrata</i>	-	1	-	2										
<i>Alonella nana</i>	1	-	1	1										

No existe gran diferencia entre las especies planctónicas que estaban citadas en la península y las que se han encontrado en los embalses. Esto se explica por la pobreza de la fauna planctónica autóctona debido al pequeño número de lagos que existe en el país. No obstante, las diferencias se hacen mucho mayores al comparar los datos con los de otras zonas con mayor número de lagos.

En este caso, se tropieza con el inconveniente de que aquellos estudios corresponden a zonas mucho más reducidas que la nuestra y que, además, muestran una mayor abundancia de especies litorales por estar comprendida esta zona en el muestreo. Ésta es una característica general de los lagos, cuyas oscilaciones de nivel son menores que en los embalses, y que permite que se establezcan comuni-

dades litorales con independencia de las planctónicas. Como dato comparativo se puede mencionar que PATALAS (1971) encuentra 62 especies en 257 lagos del Canadá y ANDERSON (1974) 97 especies en 340 lagos de los National Parks en las Canadian Rocky Mountains.

La composición de las diferentes comunidades del zooplancton es muy dispar y en su distribución las especies presentan una afinidad mutua baja. Pero se reconocen ciertas coincidencias y características comunes que justifican un análisis más atento.

Se puede hacer una primera distinción entre las especies planctónicas y las que no están especialmente adaptadas a este tipo de vida. Dentro de las eu-planctónicas se encuentran las especies más comunes de los embalses. Su distribución es, en general, bastante amplia, y en su mayoría se comportan como dominantes en ciertas épocas del año. Dentro de este grupo se encuentran algunas Daphnia (D. longispina y D. hyalina), Ceriodaphnia (C. pulchella y C. quadrangula), así como Bosmina longirostris entre los cladóceros, y Cyclops sp. pl., Acanthocyclops robustus, Tropocyclops prasinus,

Macrocyclus albidus y Thermocyclops dybowskii entre los copépodos.

Un segundo grupo de organismos, igualmente frecuentes y abundantes cuando se presentan, está formado por especies con una distribución geográfica menos amplia. Entre ellas destacan, por tener una difusión muy localizada, Daphnia magna, Copidodiaptomus steueri, Diaptomus castaneti y Megacyclus viridis. Estas especies acostumbra a ser buenas indicadores de características globales del embalse, por lo que resultan valiosas como base para una tipificación.

En todas las especies la abundancia fluctúa en el curso del año, y varias de ellas están ausentes en ciertas épocas. Algunas presentan una diapausa cíclica con momentos en los que se encuentran en vida latente, ya sea enterradas en el sedimento o en forma de huevos durables. En las especies que podríamos llamar "de temporada" la demografía se relaciona estrechamente con los cambios ambientales que se producen con el paso sucesivo de las estaciones. En este caso se encuentran Diaphanosoma brachyurum, Daphnia parvula y Ceriodaphnia cornuta.

La mayoría de las especies no planctónicas se presentan de manera accidental, como puede apreciarse considerando los datos sobre su aparición en las diferentes campañas (tabla I) o por su distribución geográfica (ARMENGOL, 1978a). Sin embargo, en algunos casos ciertas especies se presentan en el plancton con frecuencia, aunque en pequeño número. Su presencia se explica, en gran parte, porque son arrastradas por el río o también por una expansión temporal hacia aguas libres, propiciada por la ausencia de especies genuinamente planctónicas. La variabilidad de su presencia entre unas y otras campañas es un indicio de su carácter ajeno al plancton. Especies pertenecientes a este grupo son: Leydigia quadrangularis, Chydorus sphaericus, Alona affinis, Macrothrix laticornis y Paracyclus fimbriatus. No todas estas especies son ecológicamente uniformes, pues Scapholeberis mucronata, que por su distribución pertenece a este grupo, vive en el neuston. Otras especies son muy

TABLA II - Número de especies planctónicas que han aparecido en los embalses estudiados en relación con las que se encuentran en diferentes áreas europeas. Datos recopilados de KIEFER (1967) y HRBÁČEK, STRAŠKRABA & KOŘÍNEK (1967) en Limnofauna europaea.

TABLE II - Number of planktonic species collected in the studied reservoirs, compared with the numbers recognized in other european areas. Information summarized by KIEFER (1967) and HRBÁČEK, STRAŠKRABA & KOŘÍNEK (1967) in Limnofauna Europaea.

	CLADÓ- CEROS	COPE- PODOS	TOTAL
Península ibérica	17	18	35
Italia	21	18	39
Península balcánica	20	27	47
Europa central	24	18	42
Francia-Países Bajos	21	21	42
Países Bajos-Dinamarca	26	19	45
Embalses	15	13	28

típicas del bentos, como ocurre con Iliocryptus sordidus y Disparalona ros-trata.

COLONIZACIÓN Y EVOLUCIÓN DE LAS COMUNIDADES DE CRUSTÁCEOS DE LOS EMBALSES

COLONIZACIÓN DE LOS EMBALSES

Los embalses constituyen ambientes que en un principio pueden considerarse como ecológicamente vacíos. La llegada de nuevas especies a tales ambientes constituye un fenómeno de tipo aleatorio que al principio selecciona a aquéllas con gran capacidad de dispersión y elevada tasa de reproducción. En estas condiciones se favorece la llegada de especies pioneras o estrategas de la r.

La presencia en las proximidades del nuevo embalse de lagos que puedan suministrar especies puede acortar la duración de la fase de colonización. En la península este efecto se ha observado en los embalses que están situados en las proximidades de los escasos lagos existentes, como son el de Sanabria y las lagunas de Ruidera.

En el embalse de Cernadilla (24) existe una gran similitud con la composición faunística del lago de Sanabria, debido a que lago y embalse se encuentran comunicados a través del río Tera. En otros embalses de esta región, entre los que no existe una relación tan evidente como en el embalse de Cernadilla, también se dan algunas afinidades respecto a la composición de especies, en especial por la presencia de Diaptomus castaneti.

Las lagunas de Ruidera han influido en la composición de la comunidad del embalse de Peñarroya (55), que se encuentra aguas abajo en el mismo río. Entre las especies que se encuentran en ambos lugares hay que señalar: Daphnia magna, Simosa vetula, Alona affinis y Eurycercus lamellatus. Debido a que no se ha estudiado ningún otro embalse en esta región no se ha podido verificar si existe un efecto tan amplio como en el caso de Sa-

nabria. No hay que descartar tampoco que la coincidencia de especies entre las lagunas de Ruidera y los embalses de la zona sea casual, pues todas ellas son muy comunes en Iberia.

EVOLUCIÓN DE LAS COMUNIDADES DE LOS EMBALSES

Después del período inicial, caracterizado por la inestabilidad ambiental de los embalses como consecuencia del predominio de materiales alóctonos y del régimen de fluctuaciones en el nivel del agua, acostumbra a seguir otro en el que las especies pioneras son desplazadas por otras más especializadas o, por lo menos, más adaptadas a las nuevas condiciones del embalse.

Este período, más o menos largo según los casos, da como resultado una comunidad planctónica cuya composición depende de los factores históricos que han determinado su presencia en estas aguas, de la climatología y de las características geológicas de la cuenca. También el régimen de fluctuaciones del nivel del agua en función de su uso, los aportes de materia orgánica, nutrientes o sustancias contaminantes influye en el grado de evolución de esta comunidad.

Los cambios en la composición inicial de crustáceos se producen en muchos casos con gran rapidez. YEATMAN (1954) encontró que en el embalse de Woods (Tennessee) la fauna inicial, compuesta por especies de pequeñas charcas que quedaron inundadas por el embalse, fue desplazada casi inmediatamente por especies típicamente planctónicas. También en el embalse de Reelfoot se detectó un fenómeno similar, ya que en los 14 años que transcurrieron entre los estudios de EDDY (1930) y HOFF (1944), únicamente se encontró una especie en común.

Mucho más recientemente, KASIMOV et al. (1972) distinguen tres fases en la colonización de los embalses de Azerbaiján. En la primera se observa una gran abundancia de rotíferos, que son paulatinamente reemplazados, en la segunda, y a medida que el agua se hace más transpa-

rente, por crustáceos. En el tercer estado adquiere más importancia la estabilización de la producción y biomasa del zooplancton, hasta entonces muy irregular.

Debido a que en la península ibérica las condiciones ambientales que se dan en los embalses son muy diferentes según su emplazamiento geográfico, la naturaleza de los cambios que se producen y la duración de cada fase también son muy variables. En los embalses situados en la parte meridional, donde el clima es semiárido, las fluctuaciones anuales en el nivel del agua son muy acusadas, vaciándose prácticamente en verano. En estas condiciones dominan los organismos poco especializados, que aprovechan al máximo los recursos del momento y desaparecen rápidamente. Son las mismas especies pioneras que persisten durante mucho tiempo, alargando, por tanto, la fase inicial. En estos casos apenas puede hablarse de estabilización, si no es en el sentido de recurrencia de unos mismos y rigurosos filtros selectivos.

Algunos casos de entre los embalses estudiados ilustran este fenómeno. En el embalse de Bembézar (68), situado en la cuenca del Guadalquivir, se detectó entre la 3ª campaña (marzo de 1974) y la 4ª (noviembre de 1974) una variación de 7 especies, probable consecuencia del vaciado casi completo del embalse en los meses de verano. Otros cambios similares, aunque no tan pronunciados, se produjeron en otros embalses de la zona que también tuvieron oscilaciones muy grandes en el nivel del agua durante el verano. En Aracena (83), entre la 2ª y 3ª campaña desaparecieron 6 especies de crustáceos, y en Orellana (48), también entre estas dos mismas campañas, variaron 5 especies.

En los embalses en los que no se producen fluctuaciones tan marcadas como las comentadas, a un período inicial de gran variabilidad en la composición de especies le sigue otro de estabilización en el que se van seleccionando las especies más adaptadas. En esta fase la fauna del embalse puede aparecer formada por especies ubicuas que coexisten con

otras más especializadas que han ido llegando posteriormente. La coexistencia de especies del mismo género es frecuente en estos casos, en especial en Daphnia, que suele presentar tres especies en el mismo embalse y excepcionalmente hasta cuatro, y también en Ceriodaphnia, que puede estar representada hasta por tres especies en determinados embalses.

Aunque es lógico suponer que donde coexisten especies bastante próximas se produzca una fuerte competencia interespecífica, en realidad ello no implica la rápida desaparición de algunas de ellas. HUTCHINSON (1961) pone de manifiesto que incluso en los lagos es frecuente la coexistencia de varias especies afines, debido a que el medio pelágico es especialmente idóneo para mantener un equilibrio dinámico entre ellas que hace menos probable la eliminación de alguna. La tendencia a alargar o acortar el tiempo medio de vida, a desarrollar períodos de diapausa (ya sea por enquistamiento o por producción de huevos perdurables como formas de resistencia) hasta que las condiciones sean más favorables, etc., sin duda hacen menos rigurosa la competencia.

En nuestros embalses el proceso de evolución y organización de la comunidad planctónica no ha podido ser seguido con detenimiento en ningún caso. Haber efectuado cuatro muestreos en cada embalse a lo largo de cuatro años no permite afirmaciones rotundas. De todas formas, se han observado algunos cambios, especialmente entre los diaptómidos. En los embalses de Guadalteba (71) y Guadalhorca (103), Arctodiaptomus wierzejskii fue sustituido por Lovenula alluaudi entre la 3ª y 4ª campañas, y en Guadalmena (61) Copidodiaptomus steueri desplazó a Lovenula alluaudi entre las mismas fechas que en el caso anterior.

INTRODUCCIÓN DE NUEVAS ESPECIES EN LA PENÍNSULA IBÉRICA POR EFECTO DE LOS EMBALSES

Un fenómeno estrechamente relacionado con la colonización de los embalses

es la introducción de especies nuevas o raras en la región donde se han construido.

NAIDENOW (1969, 1972) encuentra en los embalses búlgaros una elevada frecuencia de especies consideradas "raras" en este país y entre las que se encuentran algunas que constituyen primeras citas para la región. Lo mismo puede decirse con respecto a otros embalses centroeuropeos, en los que hay una mayor abundancia de lagos. Esto es atribuido por el autor al carácter reciente de los embalses.

Tanto por su juventud como por sus fluctuaciones, los embalses admiten mucho más fácilmente cambios en la composición de la comunidad planctónica que los lagos que han tenido mucho más tiempo pa-

ra organizarse. Esto no quiere decir que en los lagos no se produzcan cambios actualmente, ya que cuando se dispone de información de muchos años es posible detectarlos y hasta descubrir regularidades, como ha puesto de manifiesto TONOLLI (1962) en el lago Maggiore.

Entre las especies que han aparecido por primera vez en España a raíz de este estudio, no todas pueden ser consideradas como de introducción reciente y producidas por la construcción de embalses. El estudio faunístico de los crustáceos españoles es incompleto, y en estas circunstancias el hallazgo de nuevas especies no debe ser siempre atribuido a fenómenos de migración reciente.

La riqueza en especies litorales, bentónicas y neustónicas de las muestras

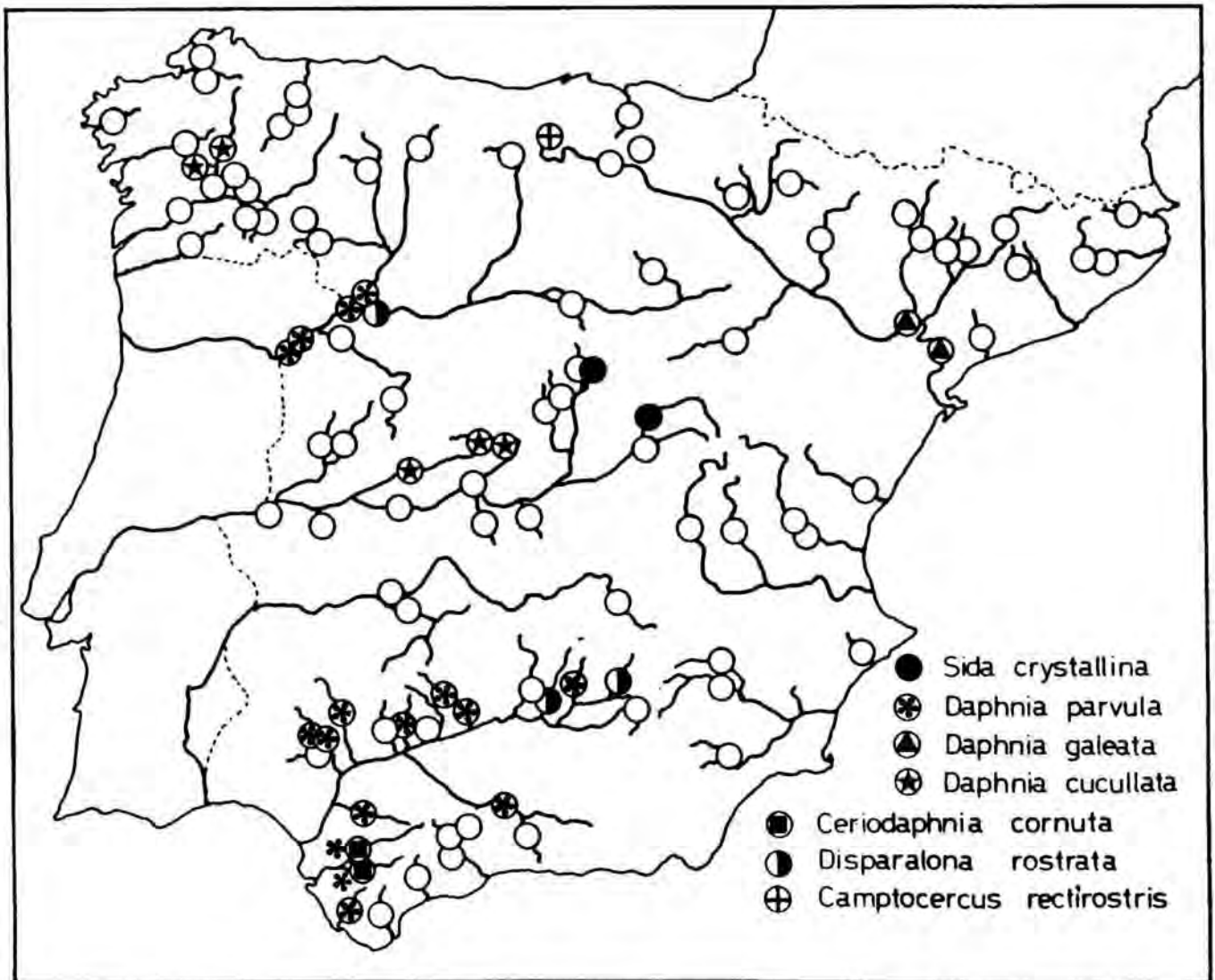


Fig. 2. Distribución de las especies que han aparecido por primera vez en la península ibérica.
Fig. 2. Distribution of the species new for the Iberian Peninsula.

recolectadas, ha constituido una buena oportunidad para estudiar algunas regiones mal conocidas. En este grupo se encuentran Sida crystallina, Disparalona rostrata, Camptocercus rectirostris y Candona fabaeformis. Todas ellas están adaptadas a vivir en charcos y pequeñas lagunas, bien sobre el sedimento o entre la vegetación sumergida de lagos.

En general, este grupo está formado por especies muy difundidas en Europa y que por sus características resulta difícil aceptar que se hayan introducido recientemente en la península. Sin duda, a medida que se vaya obteniendo más información de la fauna de nuestras aguas continentales podrá establecerse con más exactitud el alcance de estas afirmaciones.

Otro grupo de especies de aparición reciente comprende las de tipo planctónico. En algunos casos su distribución en nuestros embalses sugiere su posible área de procedencia. Ceriodaphnia cornuta es característica de aguas cálidas y de distribución tropical. En España ha aparecido en dos embalses situados en el extremo sur. Las relaciones geográficas de esta zona con el norte de África, en donde se encuentra normalmente, son realmente manifiestas. De hecho, se conocen algunas especies norteafricanas que se extienden en su distribución por el sur de España, especialmente en los diaptómidos (Copidodiaptomus numidicus y Hemidiaptomus maroccanus).

Otro grupo de especies de este tipo son representantes del género Daphnia de aguas muy frías y con capacidad para desarrollar caracteres ciclomorfofíticos. A diferencia de Ceriodaphnia cornuta, éstas se encuentran en la parte septentrional de la península. De ellas, Daphnia cucullata aparece en los embalses de aguas poco mineralizadas situados al oeste, y Daphnia galeata en los de aguas mineralizadas de la parte oriental del país (fig. 2).

Daphnia parvula es una especie típicamente americana (BROOKS, 1957). Su presencia en los embalses no constituye un caso excepcional, ya que se conoce otro ejemplo, Daphnia ambigua, que también es

característica de América y que ha sido hallada repetidas veces en Europa (SCOURDFIELD, 1974; DUMONT, 1974). Recientemente FLOSSNER & KRAUS (1976) han encontrado Daphnia parvula en Europa central, ampliando así las localidades de esta especie en nuestro continente.

ESTRUCTURA TÍPICA DE LAS COMUNIDADES DE CRUSTÁCEOS DE LOS EMBALSES

GRUPOS BÁSICOS DE ZOOPLANCTON

Se supone que los embalses, por su carácter reciente, tienden a reflejar los primeros estadios de organización de la comunidad planctónica.

En los embalses estudiados se ha tratado de ver reflejado este proceso de organización en la estructura de la comunidad, comparándola con la que se da en algunos lagos bien caracterizados. Para ello, los diferentes componentes del zooplancton se han separado en carnívoros y herbívoros, distinguiendo dentro de estos últimos a los copépodos de los cladóceros. Dentro de estos dos grupos se ha realizado una segunda división, en macro- y microfiltradores, con lo que al final se han obtenido cinco grupos, que de forma más o menos marcada se reconocen en la mayoría de lagos (tabla III). Las relaciones cuantitativas entre ellos se intentan interpretar como diferentes fases de organización de la comunidad planctónica de los embalses.

Esta división de los crustáceos en cinco grupos puede parecer arbitraria entre otras igualmente posibles, por lo que se intenta realizar a continuación una discusión de los criterios en que se ha basado esta clasificación.

RELACIONES ENTRE CLADÓCEROS Y COPEPÓDOS

Uno de los criterios que se han tenido en cuenta para realizar esta división es la posición sistemática de los dos grupos de crustáceos más importantes.

TABLA III - Clasificación de los crustáceos según el tipo de alimentación y forma de captura. Según datos de MARGALEF (1953), FRYER (1957), BROOKS & DODSON (1965) y HUTCHINSON (1967).

TABLE III - Classification of the species of Crustacea according to the nature and collecting of food. After MARGALEF (1953), FRYER (1957), BROOKS & DODSON (1965) and HUTCHINSON (1967).

I. COPÉPODOS MACRÓFAGOS CARNÍVOROS

Cyclops sp.
Acanthocyclops robustus
Macrocyclus albidus
Megacyclus viridis

II. COPÉPODOS FILTRADORES

Neolovenula alluaudi
Diaptomus castaneti
Eudiaptomus vulgaris
Copidodiaptomus steueri
Arctodiaptomus wierzejskii
Arctodiaptomus salinus
Mixodiaptomus laciniatus

III. COPÉPODOS MACRÓFAGOS HERBÍVOROS

Eucyclops serrulatus
Eucyclops speratus
Eucyclops macruroides
Tropocyclops prasinus
Thermocyclops dybowskii

IV. CLADÓCEROS MICROFILTRADORES

Diaphanosoma brachyurum
Ceriodaphnia reticulata
Ceriodaphnia pulchella
Ceriodaphnia quadrangula
Ceriodaphnia dubia
Ceriodaphnia laticauda
Ceriodaphnia cornuta
Bosmina longirostris

V. CLADÓCEROS MACROFILTRADORES

Daphnia magna
Daphnia pulex
Daphnia parvula
Daphnia longispina
Daphnia hyalina
Daphnia galeata
Daphnia cucullata

(MARGALEF, 1974); es decir, la diferenciación se realiza más por la función de cada uno que por su posición sistemática, aunque ambos conceptos no son independientes.

Los cladóceros son oportunistas en tanto que los copépodos tienden a ser más especializados o conservadores. Siguiendo la nomenclatura empleada por MCARTHUR & WILSON (1967), las primeras serían especies con estrategias más hacia el tipo r, en tanto que las segundas estarían más próximas al tipo K.

La evolución de los cladóceros parece dirigida en sentido neoténico (ERIKSON, 1943), lo que les ha proporcionado, entre otras cosas, una gran capacidad de reproducción (partenogénesis) y una duración de generación muy corta (2-15 días). El régimen alimentario de tipo herbívoro, por el sistema de filtración automática (sin seleccionar el tamaño de las partículas), resulta idóneo para especies con escasa capacidad de desplazamiento que se encuentran en ambientes extraordinariamente ricos en fitoplancton. Todas estas adaptaciones les permiten explotar ambientes muy fluctuantes, como son los embalses o los lagos eutróficos.

Los copépodos representan en el zooplancton especies más adaptadas a los ambientes estables, y son capaces de realizar una explotación más eficiente de los mismos. A pesar de que en los copépodos hay una variabilidad mucho mayor que en los cladóceros, tienen, a diferencia de estos últimos, una tasa de reproducción menor debido a que ésta es de tipo sexual, y un tiempo de generación más largo (de 3 meses a 1 año). También la captura de alimento es diferente, ya que pueden seleccionar las partículas de forma activa.

Cladóceros y copépodos responden de forma distinta, de acuerdo con sus estrategias, a las condiciones ambientales, de tal manera que la dominancia de uno u otro grupo estará relacionada de forma más o menos directa con la estabilidad del sistema. Según esta hipótesis los cladóceros resultarían más favorecidos en situaciones de stress como las que se dan en los embalses, en tanto que los co

En esta división se han considerado únicamente las especies herbívoras, dejando a las carnívoras para otro grupo. En realidad, tal separación se fundamenta menos en la sistemática que en los tipos biológicos que cada grupo representa

pépodos dominarían en situaciones más estables.

Los datos de que disponemos en relación con dicha hipótesis son, no obstante, contradictorios, quizás debido a lo poco que se ha profundizado en este tipo de estudios. MCNAUGHT (1975) ha emitido una hipótesis semejante, en la que propone que hay una sucesión de calanoides a cladóceros a lo largo de la sucesión de un lago oligotrófico a eutrófico.

Por otro lado, la información recopilada por TONOLLI (1962) sobre los cambios en el zooplancton del lago Maggiore desde principios de siglo hasta 1958 (tabla IV), período en el que ha habido un aumento progresivo del grado de eutrofia, muestra que si bien crece la abundancia de cladóceros no es a expensas de un descenso de los calanoides, sino de los copépodos microfiltradores.

Recientemente, EDMONDSON (1977) ha encontrado que entre los cambios que se han producido en el lago Washington a raíz de su restauración, se halla un gran aumento tanto del número como de la biomasa de *Daphnia*, que ha pasado a ser dominante en el zooplancton, y un descenso en la población de *Diaptomus*.

RELACIONES ENTRE CARNÍVOROS Y HERBÍVOROS

Ambos grupos constituyen niveles perfectamente diferenciados en la cadena alimentaria de la mayoría de los ecosistemas, y como tales, junto con los productores primarios, son los grupos básicos en los que se estructura tróficamente una comunidad.

Aunque el régimen alimentario de los crustáceos planctónicos de las aguas continentales es fundamentalmente herbívoro, es frecuente la existencia de especies carnívoras. En los cladóceros la alimentación carnívora es una excepción; las formas más primitivas (*Leptodora*) y las más evolucionadas (*Polyphemus*, *Bythotrephes*) lo son.

En los copépodos no existe una dependencia tan estricta con respecto al tipo de régimen alimentario. Los calanoi-

Tabla IV - Abundancias en tantos por ciento de los cinco grupos de crustáceos (I-V) en el lago Maggiore. Datos recopilados de TONOLLI (1962).

TABLE IV - Percentages of the five groups of Crustacea (I-V) of crustacea of the lake Maggiore. Information summarized from TONOLLI (1962).

	1909	1948	1957
	-13	-50	-58
Copépodos			
carnívoros (I)	11,65	0,12	9,08
filtradores (II)	41,21	9,12	40-41
macrófagos herbívoros (III)	12,75	6,03	0,74
Cladóceros			
microfiltradores (IV)	28,78	32,90	14-18
macrofiltradores (V)	5,63	10,69	35,60

des de nuestras aguas son exclusivamente herbívoros y de tipo filtrador, lo mismo que los cladóceros, aunque a diferencia de éstos no capturan el alimento de manera tan automática. Los ciclópodos, por la forma de capturar el alimento, son de predadores (HUTCHINSON, 1967) y realizan una selección activa del tamaño de las partículas. Los de mayor tamaño (1,5-2,5 mm) son exclusivamente carnívoros (comen copépodos, cladóceros, larvas de insecto, gusanos), y los más pequeños (0,5-1,5 mm) capturan preferentemente vegetales (algas, rotíferos y protozoos; FRYER, 1957).

RELACIONES ENTRE FILTRADORES

Así como en los copépodos las relaciones que se establecen entre los diferentes herbívoros se basan en si poseen o no aparato filtrador y, dentro de estos últimos, en el tamaño del cuerpo, en los cladóceros las diferencias dependen únicamente de la eficacia filtradora y de la relación que ésta tiene con el tamaño del cuerpo.

La separación entre cladóceros macro- y microfiltradores se basa en la hipótesis del tamaño-eficiencia de BROOKS & DODSON (1965), según la cual las especies de mayor tamaño son más eficientes en la filtración pero también son depredadas más fácilmente. De aquí resulta

que la dominancia de uno u otro grupo depende, por un lado, de las características del fitoplancton, y por otro de la cantidad y tipo de depredadores.

ORGANIZACIÓN DE LAS COMUNIDADES DE LOS EMBALSES

Analizando los diferentes casos que se han presentado en los embalses, los organismos filtradores de un reducido número de especies de cladóceros (a veces una sola especie) coexisten con algún copépodo carnívoro. Esta situación se produce en algunos embalses más bien como etapa previa hacia niveles de organización más evolucionados que como una estructura estable, por lo que es poco frecuente. Asimismo, los casos de máxima organización, con la presencia de los cinco grupos, son poco abundantes. De forma general, las comunidades zooplanctónicas de los embalses se caracterizan por su estructura relativamente simple, o mejor de tipo poco evolucionado, ya que la mayoría carecen de alguno de los grupos, o su número ha sufrido variaciones a lo largo de los sucesivos muestreos realizados.

En este estudio no se ha tenido en cuenta la contribución de los rotíferos dentro de los microfiltradores, y que por sus características se englobarían en un grupo independiente (VI). Los rotíferos representan organismos mucho más adaptados a las fluctuaciones que los cladóceros y contribuyen de manera muy importante en los primeros estadios de colonización del embalse.

La realidad siempre se muestra mucho más compleja de lo que se desprende de una simple clasificación en un número

concreto de casos, ya sea porque ésta varía de forma continua o por la existencia de factores externos que tienden a enmascararla. Sin embargo, si se considera de forma general el conjunto de casos, se pueden obtener resultados que en principio eran difíciles de adivinar.

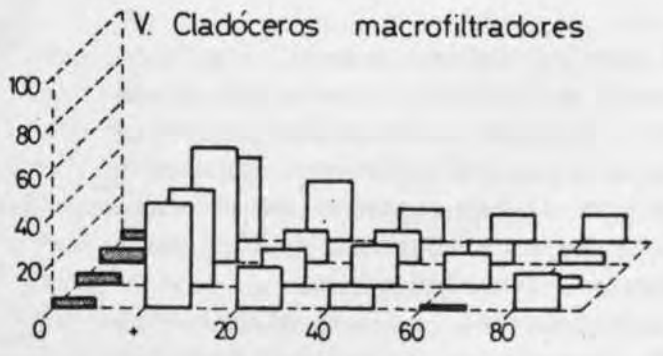
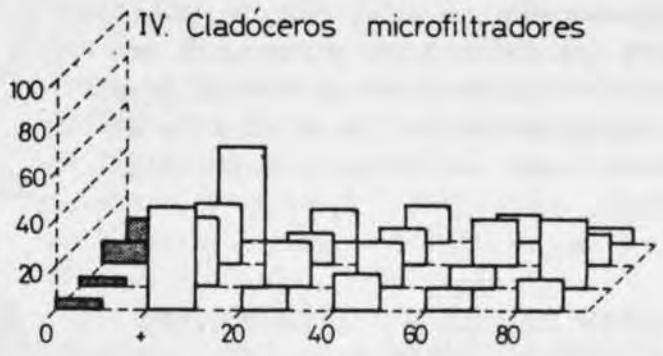
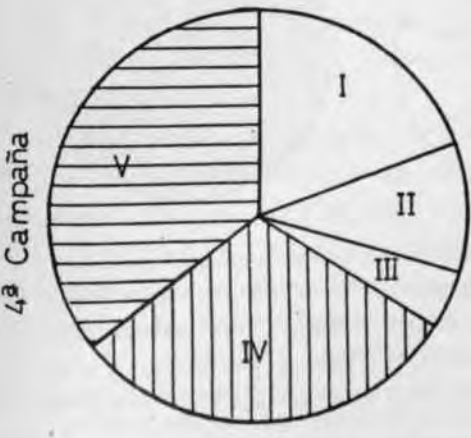
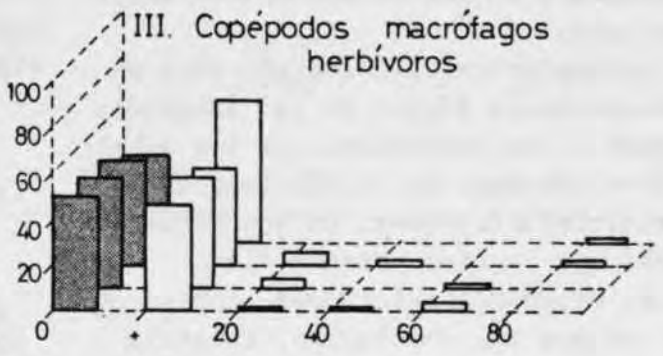
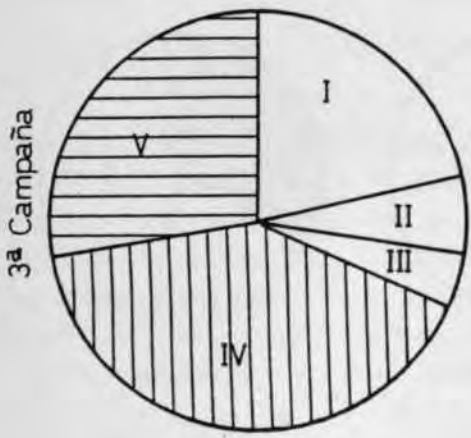
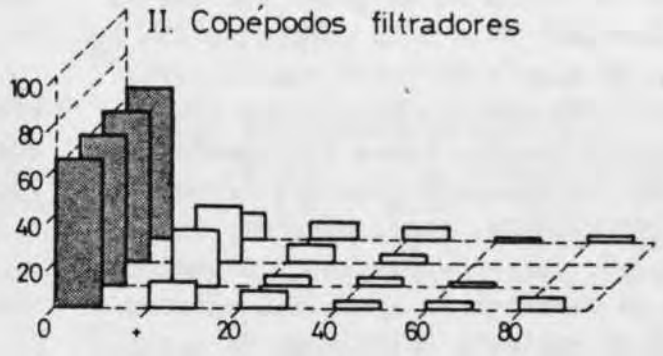
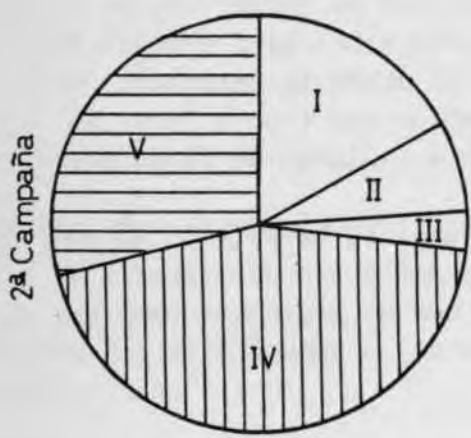
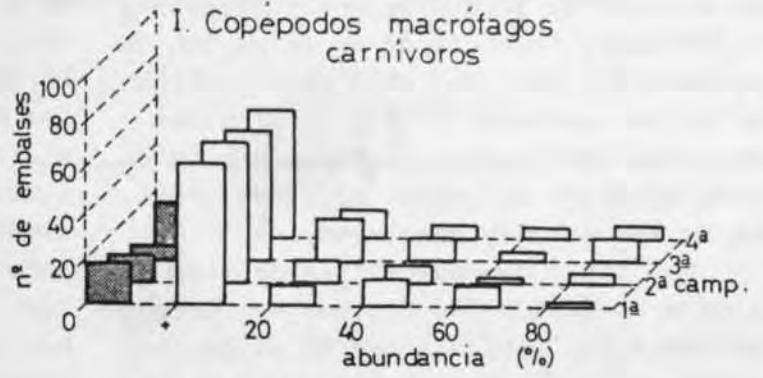
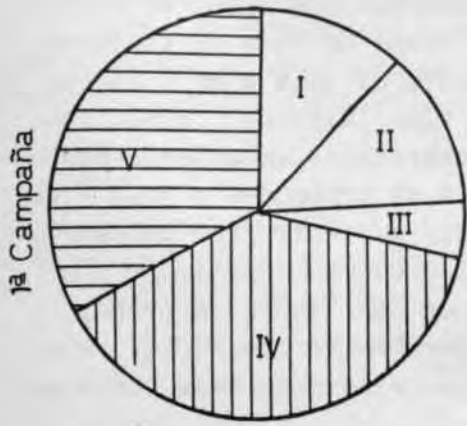
En el tratamiento de los datos se ha calculado, en primer lugar, la abundancia de cada grupo por embalse y campaña (fig. 3). Para ello se han sumado los porcentajes de todas las especies que componen los cinco grupos establecidos. Estos resultados presentan una gran variabilidad debido a que no se trata de comunidades estables, pues en su mayoría están en vías de organización.

Con el fin de ver si la aparente falta de uniformidad de los datos iniciales cubre en realidad alguna regularidad de fondo, se ha calculado la abundancia media para cada grupo pero separando los resultados por campañas. De esta forma se han tenido cuatro réplicas que permiten observar si la estructura resultante en cada caso varía temporalmente. La figura 3 muestra que únicamente hay diferencias en los copépodos carnívoros de la primera campaña respecto a las demás. La contribución de cada grupo de crustáceos al resultado final no es uniforme, debido a que la distribución geográfica y temporal tampoco lo es, por lo que es necesario analizar cada caso por separado.

Los diaptómidos presentan una distribución muy localizada en un cierto número de embalses. Se trata de un grupo muy especializado con respecto a determinados factores ambientales. A pesar de ello, acostumbran a ser elementos dominantes en el zooplancton de los embalses en que aparecen, por lo que su contribu-

Fig. 3. A la izquierda, distribución por campañas de los cinco grupos de crustáceos (I-V) considerados en el zooplancton de los embalses. A la derecha se presenta la distribución de abundancias dentro de cada grupo de crustáceos y campaña. La columna en negro indica el número de embalses en que el grupo no estaba representado y las demás el número de embalses con abundancias comprendidas entre 0,01-20 %; 20,01-40 %; 40,01-60 %; 60,01-80 %; 80,01-100 %.

Fig. 3. At left, distribution in each survey of the five groups of Crustacea (I-V) in the zooplankton of the reservoirs. At right, abundances in each group and survey. Solid columns represent the number of reservoirs in which the group was not present; the other columns the number of reservoirs with abundances between 0,01-20 %; 20,01-40 %; 40,01-60 %; 60,01-80 %; 80,01-100 %.



ción al promedio de todos ellos parece más marcada de lo que es en realidad. Esta frecuente ausencia de un grupo tan importante del plancton está correlacionada con una pobreza similar de diaptómidos euplanctónicos en la península ibérica en relación con otras regiones próximas en las que hay más lagos.

Los copépodos macrófagos de tipo herbívoro, aunque más frecuentes, presentan una mayor variabilidad en su participación. Se trata de un grupo pobremente representado, pues sólo comprende dos especies de aparición relativamente frecuente, *Tropocyclops prasinus* y *Thermocyclops dybowskii*. Ambas son consideradas como típicamente litorales (GURNEY, 1933; HUTCHINSON, 1967; DUSSART, 1969), por lo que su presencia en el plancton tiene un carácter de ocupación estacional de un ambiente relativamente nuevo. Su abundancia en los diferentes embalses es muy baja.

La abundancia de los cladóceros es una consecuencia lógica de lo adaptados que están a las condiciones de los embalses. En ellos hay una ligera dominancia de los microfiltradores, lo que puede ser debido a cambios estacionales.

Los copépodos carnívoros, por su número, son los más abundantes. Muestran una distribución bastante uniforme en todas las campañas, a excepción de la primera, en que estaban más pobremente representados. La dominancia de este grupo puede relacionarse con la abundancia de cladóceros, que constituyen su principal alimento.

RELACIÓN ENTRE LA ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE LOS EMBALSES Y LA DE LOS LAGOS

Lagos y embalses poseen especies planctónicas comunes, pero en los primeros hay una mayor estabilidad ambiental que tendría que reflejarse, según las hipótesis que se han expuesto anteriormente, en un mayor predominio de los copépodos frente a los cladóceros.

La estructura que presentan los lagos más importantes de España (Banyoles

y Sanabria, ambos oligotróficos), responde a las características antes mencionadas. Banyoles tiene un 75 % de copépodos herbívoros frente al 18,5 % de cladóceros del mismo tipo (MIRACLE, 1976). En el lago de Sanabria las relaciones son similares: 64 % de copépodos y 35,5 % de cladóceros (fig. 4). Este tipo de estructura del zooplancton no constituye una norma general en los lagos; de hecho, hay una considerable variabilidad, relacionada con las características tróficas de cada uno.

El interés que actualmente tiene el estudio del proceso de eutrofización a que están sometidos una gran mayoría de lagos de todo el mundo ha permitido observar los cambios que tienen lugar en el zooplancton a lo largo de dicho proceso.

El lago Maggiore ha sufrido un aumento continuo del grado de eutrofia de sus aguas, lo que ha provocado cambios significativos en la composición del zoo

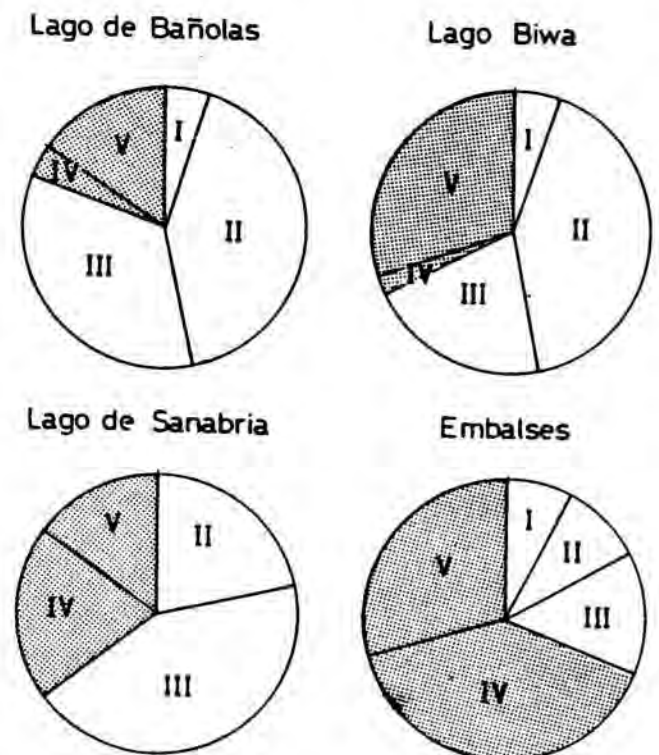


Fig. 4. Estructura de la comunidad de crustáceos, según los grupos que se han establecido en la tabla III, en los embalses estudiados y en tres lagos oligotróficos.

Fig. 4. Structure of the community of Crustacea following the classification of table III, in the studied reservoirs and in three oligotrophic lakes.

TABLA V - Abundancia en tantos por ciento de los diferentes grupos de crustáceos establecidos para los embalses en varios tipos de lagos. Según datos recopilados de PATALAS (1963, 1964, 1972), SMYLY (1968), ANDERSON (1974) y BOSSELMANN (1974).

TABLE V - Percentages of the different groups of Crustacea in several types of lakes. Information provided and summarized from PATALAS (1963; 1964; 1972), SMYLY (1968), ANDERSON (1974) and BOSSELMANN (1974).

		I	II	III	IV	V
PATALAS (1963), seis lagos del distrito de Wegorzewo (Polonia)	Mesotróficos	20,70	13,89	23,16	16,89	25,34
	Eutrófico	19,20	11,29	18,83	15,06	35,39
	Charcas	15,78	15,03	33,83	3,75	46,61
PATALAS (1964), 52 lagos del N. de Colorado (USA)		30,79	22,09	3,81	23,03	20,24
PATALAS (1972), grandes lagos de St. Laurence	Oligotróficos	3,25	53,30	29,52	11,60	2,33
	Oligotróficos	2,10	48,22	35,20	24,10	0,28
	Mesotróficos	0,96	5,04	48,50	25,20	20,30
	Mesotróficos	2,12	4,88	50,30	9,70	33,00
	Eutrófico	0,86	15,14	48,92	3,08	31,00
	Eutrófico	33,90	15,40	12,50	18,50	19,70
SMYLY (1968), English Lake District		17,96	44,69	0	35,31	2,02
ANDERSON (1974), 340 lagos de los National Parks de las Canadian Rocky Mountains		13,93	25,27	10,51	30,99	19,08
BOSSELMANN (1974), lago Esrom		11,55	74,29	0	1,05	13,09

plancton. TONOLLI (1962) estudió cuidadosamente su evolución a lo largo de sesenta años, divididos en tres períodos (1909-1913; 1948-1950; 1957-1958); en los resultados obtenidos (tabla IV) se observa un aumento de la proporción de filtradores; entre ellos, los cambios más acusados se dan en los cladóceros macrofiltradores, que pasan del 5,63 % al 35,6 %, y en los microfiltradores del mismo grupo, que disminuyen del 28,78 % al 14,18 %. También se observa una disminución de los ciclópodos.

Resultados análogos se desprenden de los datos obtenidos en otros lagos. El lago Biwa, en Japón, de tipo oligotrófico, muestra en su distribución anual del zooplancton unos resultados parecidos a los de los lagos españoles (fig. 4). Los copépodos herbívoros constituyen el 62 % y los cladóceros el 32 % (AZUMA, 1970).

La tabla V muestra los resultados obtenidos al elaborar los datos recogidos por diversos autores (PATALAS, 1963, 1964, 1972; SMYLY, 1968; ANDERSON, 1974, BOSSELMANN, 1974) en diferentes grupos de lagos. En general, estos datos se muestran bastante dispares, pero se puede observar un aumento del número de cladóceros respecto al de copépodos en los lagos eutróficos, en tanto que en los oligotróficos y mesotróficos dominan los copépodos.

En relación con los embalses, hay una mayor similitud entre las condiciones que se dan en éstos y los lagos eutróficos que con las de los oligotróficos, porque la eutrofia en los lagos representa una inestabilidad por aporte excesivo de nutrientes. En los embalses, a este efecto se suma el de la elevada tasa de renovación del agua. El 70 % de los embalses tiene más del 40 % de su

zooplancton compuesto por cladóceros, y un tiempo de renovación del agua de menos de un año.

GRUPOS DE EMBALSES Y ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD PLANCTÓNICA

Las características tróficas de un lago son especialmente importantes en la determinación del tipo de especies y su abundancia. En los embalses ocurre algo parecido, al menos al compararlos globalmente. Ahora se trata de ver hasta qué punto las diferencias tróficas del embalse condicionan realmente la estructura de la comunidad.

Los embalses han sido agrupados en seis tipos diferentes según el grado de mineralización del agua y sus características tróficas (MARGALEF *et al.*, 1977). La clasificación adoptada ofrece un buen marco para tratar de detectar posibles diferencias en la estructura de la comunidad.

La tabla VI muestra los resultados para cada grupo de embalses. La mayoría de los cinco grupos en que se divide la comunidad planctónica varía de manera bastante regular con el grado de eutrofia. Este dato es interesante por sí solo, prescindiendo de que se cumplan las

TABLA VI - Relación entre los cinco grupos de crustáceos (I-V) considerados en los embalses y los seis grupos (1-6) de embalses establecidos por MARGALEF *et al.* (1976).

TABLE VI - Correspondence between the five groups (I-V) of Crustacea considered in the reservoirs and the six groups (1-6) of reservoirs established by MARGALEF *et al.* (1976).

	I	II	III	IV	V
1	12,59	1,11	10,03	22,65	53,59
2	29,10	3,22	3,08	32,12	32,49
3	24,19	12,63	1,53	39,37	21,90
4	17,72	15,86	2,66	35,40	28,34
5	15,54	12,74	3,95	42,47	25,34
6	13,90	6,54	2,38	49,21	27,95

diferentes hipótesis que prevén variaciones en un sentido determinado (BROOKS & DODSON, 1965; MCNAUGHT, 1975).

Los carnívoros (I), copépodos filtradores (II) y cladóceros microfiltradores (IV), aumentan su importancia relativa a medida que aumenta la eutrofia del embalse. El aumento de los copépodos macrofiltradores en relación con los cladóceros del mismo tipo concuerda con los resultados obtenidos por EDMONDSON (1977) en el lago Washington, y está en desacuerdo con la hipótesis ya señalada de MCNAUGHT (1975).

En los cladóceros, el aumento relativo de los microfiltradores respecto a los macrofiltradores a medida que aumenta la eutrofia es otra de las relaciones que no se cumplen. Según BROOKS & DODSON (1965), en ausencia de depredadores (peces), como ocurre en España, deberían resultar favorecidos los macrofiltradores, que son mucho más eficientes. El aumento de copépodos carnívoros y macrofiltradores (diatómidos) podría explicar esta mayor predominancia de cladóceros microfiltradores en los embalses más eutróficos.

SERIES DE EMBALSES

Las series de embalses constituyen un buen ejemplo de como pueden ir cambiando las comunidades de crustáceos en función de los cambios físicoquímicos que se producen en el agua al pasar ésta de un embalse al siguiente. Esta situación no es extraña en la naturaleza. Las series de lagos que se forman a lo largo de un valle o las relaciones que se producen entre los lagos de un circo glaciar, situados aproximadamente al mismo nivel y cuyas aguas van a parar a lagos inferiores, constituyen ejemplos similares a los que se dan en los embalses.

Para los organismos este proceso de arrastre reviste especial importancia, ya que obliga, en muchas ocasiones, dependiendo del flujo de agua y la densidad de organismos, a que los embalses inferiores adopten el tipo de biocenosis

del embalse superior, en tanto que la presión de selección, por la que cada organismo es controlado por el ambiente y las especies que ya se encontraban antes, es neutralizada por la migración.

INFLUENCIA DE LA MIGRACIÓN EN LA COLONIZACIÓN DE LOS EMBALSES

El paso del agua de un río a un embalse implica una serie de cambios importantes en los organismos. En los embalses de cabecera la colonización por especies planctónicas se ve más dificultada que en los que se encuentran aguas abajo, que incorporan con rapidez a las especies arrastradas por el agua.

TONOLLI (1955) encuentra en cuatro lagos sucesivos situados en la meseta Engadina que tanto la composición como la densidad de organismos en las respectivas biocenosis son muy similares debido al efecto de la migración. En el mismo trabajo, este autor analiza el efecto de la puesta en comunicación de los lagos Garda y Ledro mediante bombeo de agua del primero al segundo. En cuatro años la composición y estructura de la biocenosis de este último cambió significativamente, haciéndose muy semejante a la del lago Garda.

El paso de un régimen fluvial a otro lacustre implica la modificación de la estructura de la comunidad planctónica. POPOVA *et al.* (1972) encuentran que en el embalse de Novosibirsk, por efecto de la llegada de agua de los ríos Ob y Yenisey, en la cola del embalse había un 90 % de rotíferos y un 10 % de crustáceos, en el centro 44 % y 56 % respectivamente, y en la presa 2,5 % y 97,5 %. Los autores interpretan estos cambios como consecuencia de la desaparición de las especies potamoplanctónicas, formadas principalmente por rotíferos.

En los embalses españoles la posibilidad de colonización por especies procedentes de los ríos es escasa, debido a que éstos son cortos y de caudal muy irregular, por lo que las especies potamoplanctónicas son muy pocas o bien faltan.

Existe una asimetría en la capacidad que tienen las especies de pasar de un embalse a otro. Mientras que el paso de especies hacia los embalses que se encuentran aguas abajo se ve facilitado por la direccionalidad del flujo, el transporte en el sentido contrario es dificultado por la falta de capacidad de movimiento activo contra la corriente. En las tablas VII y VIII se observa un ejemplo de colonización de dos series de embalses (Salime → Doiras → Arbón y Mequenza → Flix). Las especies que se hallan en el primer embalse acostumbra a estar en los siguientes, pero no al revés. Este aumento en el número de especies en los embalses inferiores se debe al efecto aleatorio de la llegada de nuevas especies, con la salvedad de que las que llegan a los embalses de cabecera se dirigen también a los demás.

No hay que suponer que siempre hay un aumento en el número de especies aguas abajo. De la misma forma que se producen cambios en las comunidades al pasar de un río a un embalse, ocurre algo parecido al volver éste nuevamente al río. CHANDLER (1937), DENDY (1944) y WARD (1972) coinciden en sus estudios sobre los embalses en que hay una rápida desaparición de las especies planctónicas al pasar el agua de los embalses al río.

MODIFICACIÓN DE LAS CARACTERÍSTICAS FÍSICOQUÍMICAS DEL AGUA EN LAGOS Y EMBALSES

Los embalses, al igual que los lagos, son capaces de transformar las características químicas del agua que reciben. En síntesis, se puede decir que una parte de los nutrientes que contiene el agua es total o parcialmente asimilada por las algas y transformada en materia orgánica que pasa a formar parte de la red trófica del ecosistema. Una fracción de dicha materia es eliminada por los animales que se alimentan de los organismos que se encuentran en estas aguas, o incluso por el hombre, al realizar una explotación más o menos adecuada de las especies que le son de utilidad. No obs-

tante, ésta es una de las formas menos importantes de depuración del agua de los lagos y embalses eutróficos, ya que una buena parte de la producción pasa a formar parte del sedimento al morir los organismos.

En situaciones de anoxia en el hipolimnion, que se manifiestan por un período más o menos largo en los meses de verano, la materia orgánica queda retenida en el sedimento y, en las aguas eutróficas en las que el déficit de oxígeno dura la mayor parte del año, principalmente de forma permanente.

Otra forma de eliminar nutrientes del agua consiste en la incorporación directa al sedimento, como ocurre en las aguas alcalinas ricas en carbonatos, que al precipitar forman complejos con los compuestos de fósforo. A pesar de que cuando hay una mezcla vertical del agua, como en primavera y otoño, hay paso de nutrientes del sedimento al epilimnion y una oxidación de la materia orgánica del sedimento, se produce un balance positivo en favor de la eliminación de estas sustancias.

Diversos autores se han ocupado de los cambios químicos que se producen al pasar el agua de un embalse al siguiente, proceso que también se conoce como "efecto de cascada". DENISOVA *et al.* (1972) encuentran al estudiar una serie de embalses del río Dniéper que la calidad del agua va mejorando aguas abajo. Los embalses de cabecera presentan durante una buena parte del año déficits de oxígeno en el hipolimnion que oscilan entre el 10 y el 15 % a causa de los aportes de materia orgánica, en tanto que los embalses inferiores no presentan déficit alguno. La alcalinidad también varía, aumentando aguas abajo (de 0,9-4,8 meq/l a 2,6-3,8 meq/l).

WROBEL & BOMBOWNA (1976) encuentran que a lo largo de una serie de tres embalses en el río Sola (Polonia), hay una disminución tanto en el contenido de clorofila como de la producción primaria. Al mismo tiempo, se observa un descenso de la cantidad de sustancias en suspensión.

Como puede verse, hay una tendencia

a que los embalses suministren agua de mejor calidad que la que reciben. Normalmente, se puede acelerar estas variaciones con una selección adecuada de la profundidad desde la que debe soltarse el agua. También es posible el efecto contrario, es decir, que por una gestión errónea de los vertidos, o por aportes secundarios, se produzca un empeoramiento de la calidad del agua.

EVOLUCIÓN DE LAS COMUNIDADES DE CRUSTÁCEOS A LO LARGO DE UNA SERIE DE EMBALSES

Los cambios que se producen en las características del agua tienen un efecto muy marcado sobre las comunidades de organismos que se encuentran en los embalses inferiores. BROOKS & DODSON (1965) han puesto de manifiesto que en las aguas eutróficas hay una dominancia de especies filtradoras de tamaño grande, y MARGALEF (1976) señala que uno de los efectos que produce la eutrofización de un ecosistema es la disminución de la diversidad, debido a que la mayor abundancia de alimento favorece a las especies oportunistas, con mayor tasa de reproducción, en detrimento de las más especializadas.

Cuando la calidad del agua mejora se produce el efecto contrario, es decir, aparecen especies de variado régimen alimentario y la diversidad aumenta en general. WROBEL & BOMBOWNA (1976) encuentran en los embalses del río Sola que, paralelamente al mejoramiento de la calidad del agua, hay un descenso en la densidad de individuos por litro.

Además de los cambios que pueden producirse debido a las características del agua, hay un efecto selectivo al pasar por sucesivos embalses. La siguiente hipótesis, muy verosímelmente, puede dar razón del mismo.

La capacidad de desplazamiento de cada especie determina, hasta cierto punto, el que unas sean arrastradas con mayor intensidad que otras, como es el caso de los cladóceros, que son relativamente lentos con respecto a la velocidad

del agua. Los copépodos, a pesar de su pequeño tamaño, se desplazan más rápidamente, con lo que tienen más posibilidades de evitar ser arrastrados.

Más importante que la velocidad de desplazamiento de los organismos parece ser la distribución no homogénea que éstos tienen en el agua, o incluso la capacidad de efectuar migraciones a lo largo del día.

Aunque estos procesos tienden a individualizar las comunidades que se encuentran en cada embalse, el papel que cada una de las causas antes citadas desempeña es desigual. Así, la selección de especies debida a las características propias de cada una (movilidad, tipo de migraciones, etc.) se podría pensar que es decisiva en la diferenciación de comunidades, pero por sí sola tendría un efecto secundario, ya que la capacidad de reproducción es tal que con gran rapidez se podrían alcanzar de nuevo las condiciones anteriores. El que no ocurra esto se debe a que las condiciones ambientales son algo diferentes y, por tanto, se establece una comunidad distinta aunque esté formada por las mismas especies.

Todos estos cambios que tienden a producir una diferenciación de las comunidades de crustáceos que se encuentran a lo largo de una serie de embalses, pueden sintetizarse en los siguientes puntos:

- aumento del número de especies;
- aumento de la diversidad;
- desaparición de las especies no planctónicas;
- variación de la estructura de la comunidad.

Un caso particularmente interesante de series de embalses es el de la confluencia de dos ríos en los que hay embalses antes y después de que se junten. A estos sistemas los he denominado series en Y, para diferenciarlos de los que tienen todos los embalses en un mismo río y sin que haya afluentes importantes en su tramo. Aunque su funcionamiento es idéntico al de las cadenas de embalses lineales, tienen la particularidad de que permiten observar mucho mejor los efectos que producen los cambios de

las características ambientales sobre las especies que confluyen.

En contra de lo que podría pensarse, no hay una mezcla de especies, sino que se produce una selección que elimina rápidamente a las menos aptas para las nuevas condiciones. En este proceso influye significativamente el caudal que lleva el río, ya que resultan más favorecidas aquéllas que vienen a través del río que lleva más agua.

SERIES DE EMBALSES ESTUDIADAS

En total se han estudiado cuatro series de embalses. De ellas dos son lineales: Salime (10), Doiras (11) y Arbón (12) en el río Navia, y Mequinenza (34) y Flix (35) en el Ebro. Los dos sistemas en Y comprenden los siguientes embalses: Belesar (18), Los Peares (19), Velle (17) y Frieira (97) en el río Miño, y San Esteban (21) en el río Sil, y por otro lado San Román (98), Villalcampo (26), Aldeadávila (29) y Saucelle (30) en el río Duero y Esla (27) en el río Es la.

SALIME-DOIRAS-ARBÓN

Los embalses del río Navia constituyen un buen ejemplo de una cadena de embalses de tipo lineal. Entre los tres cubren un desnivel de 220 m (desde las cotas 233 a la 13). Salime actúa de cabezera y es a la vez el mayor de todos, con 265 Hm³; le sigue Doiras con 114,7 Hm³ y en último lugar se encuentra Arbón con 38,2 Hm³. Los crustáceos de estos tres embalses (tabla VII) muestran una distribución asimétrica de las distintas especies, con tendencia a ir aumentando en número aguas abajo. Se presentan algunas irregularidades que son debidas, sin duda, a errores en el muestreo.

En cuanto a la diversidad, también puede verse en la tabla VII que existe un aumento con el paso de un embalse al siguiente, con excepción de Arbón en la última campaña.

TABLA VII - Abundancia media de cada especie en tantos por ciento y diversidad en la serie de embalses del río Navia.

TABLE VII - Abundance of each species and diversity of the communities in the chain of reservoirs of the Navia river.

	Flujo →		
	SALIME	DOIRAS	ARBÓN
28/X/1972			
Daphnia longispina	1,95	15,25	29,35
Ceriodaphnia pulchella	95,85	83,76	26,36
Bosmina longirostris	0,49	?	8,95
Tropocyclops prasinus	1,70	0,65	5,97
Diaphanosoma brachyurum	-	0,32	1,49
Alona affinis	-	-	0,50
Daphnia pulex	-	-	26,36
Canthocamptus staphylinus	-	-	0,50
DIVERSIDAD	0,306	0,697	2,256
20/VII/1973			
Daphnia longispina	92,17	25,70	40,30
Ceriodaphnia pulchella	5,61	48,86	31,09
Bosmina longirostris	2,22	23,83	24,13
Diaphanosoma brachyurum	--	0,14	0,50
Tropocyclops prasinus	-	0,42	1,49
Alona affinis	-	-	1,99
Chydorus sphaericus	-	-	+
Canthocamptus staphylinus	-	-	0,50
DIVERSIDAD	0,426	1,539	1,827
6/VI/1974			
Ceriodaphnia pulchella	61,00	52,94	41,66
Bosmina longirostris	8,50	31,37	25,00
Tropocyclops prasinus	28,50	?	2,50
Acanthocyclops vernalis	2,00	-	-
Alona affinis	+	13,72	25,00
Chydorus sphaericus	-	1,96	+
Macrocyclus albidus	-	-	+
Eucyclops serrulatus	-	-	+
Canthocamptus staphylinus	-	-	+
DIVERSIDAD	1,366	1,516	2,029
31/I/1975			
Daphnia longispina	73,59	15,15	11,19
Ceriodaphnia pulchella	10,22	28,28	17,34
Bosmina longirostris	15,24	54,94	71,09
Tropocyclops prasinus	0,93	1,01	0,36
Alona affinis	-	0,60	+
DIVERSIDAD	1,135	1,512	1,173

MEQUINENZA-FLIX

El río Ebro es especialmente caudaloso, y ello es importante en relación al tiempo medio de permanencia del agua en los embalses. Este problema no es tan

acusado en el embalse de Mequinenza, ya que con sus 1530 Hm³ de capacidad, el agua tarda 1,62 meses en renovarse. Por el contrario, el embalse de Flix, con sólo 11,4 Hm³ de capacidad, tarda en renovar todo su volumen 0,009 meses, que es un tiempo totalmente insuficiente para pensar en una mínima organización de la comunidad. Sin embargo, Flix tiene un nivel del agua constante, lo que permite que en su margen izquierda se desarrolle una abundante vegetación litoral que protege a las especies de ser arrastradas. No hay un aumento muy marcado de especies, y por otro lado también se produce alguna desaparición, pero en términos de organización de la comunidad se observa un aumento notable del índice de diversidad (tabla VIII).

SISTEMA DE EMBALSES DE LOS RÍOS DUERO-ESLA

El embalse de Villalcampo constituye el núcleo central de la confluencia de dos cuencas fluviales de características diferentes, la del río Esla y la del río Duero.

El embalse de Esla está formado exclusivamente por especies planctónicas, y el de San Román por especies planctónicas y litorales pero sin que se produzca una dominancia cuantitativa de ninguno de los dos grupos. Estas diferencias son debidas a las distintas características físicas de ambos embalses. Mientras que el embalse de Esla presenta una mayor capacidad y un tiempo de permanencia del agua grande (4,33 meses), San Román no es propiamente un embalse, sino un azud, y por tanto con las características inversas; por ello, en lugar de una comunidad planctónica lo que se encuentra es un conjunto de especies que han sido arrastradas por el río y quedan momentáneamente retenidas allí, pero sin llegar a constituir una comunidad propiamente dicha.

Villalcampo, con 61 Hm³ de capacidad y un tiempo de permanencia del agua de 0,12 meses, presenta unas características intermedias entre las de Esla y San Román. El embalse de Esla aporta una

TABLA VIII - Diferencias en la composición, abundancias y diversidad de especies en dos embalses consecutivos.

TABLE VIII - Differences in the composition, abundance and diversity of species in two consecutive reservoirs of the Ebro river.

	Flujo →	
	MEQUINENZA	FLIX
4/VIII/1973		
<i>Daphnia magna</i>	0,12	-
<i>Daphnia longispina</i>	2,31	-
<i>Daphnia hyalina</i>	0,68	12,15
<i>Daphnia galeata</i>	0,13	27,76
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	1,70	2,20
<i>Ceriodaphnia reticulata</i>	+	4,30
<i>Bosmina longirostris</i>	1,24	3,69
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	32,00	0,65
<i>Acanthocyclops vernalis</i>	0,60	14,31
<i>Lovenula alluaudi</i>	61,00	29,00
<i>Moina micrura</i>	-	5,60
<i>Macrothrix laticornis</i>	-	0,21
DIVERSIDAD	1,37	2,58
29/V/74		
<i>Ceriodaphnia reticulata</i>	3,90	-
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	0,90	-
<i>Trococyclops prasinus</i>	+	-
<i>Daphnia longispina</i>	4,30	4,70
<i>Daphnia hyalina</i>	32,27	17,70
<i>Daphnia galeata</i>	33,52	39,00
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	3,90	5,50
<i>Bosmina longirostris</i>	0,11	9,80
<i>Acanthocyclops vernalis</i>	20,80	21,50
<i>Cyclops sp.</i>	0,20	0,80
<i>Chydorus sphaericus</i>	-	0,10
<i>Lovenula alluaudi</i>	-	0,60
DIVERSIDAD	2,09	2,32
20/II/1975		
<i>Leydigia quadrangularis</i>	+	-
<i>Daphnia hyalina</i>	3,36	20,90
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	0,11	00,20
<i>Bosmina longirostris</i>	50,50	47,00
<i>Tropocyclops prasinus</i>	0,58	0,40
<i>Acanthocyclops vernalis</i>	39,00	25,40
<i>Cyclops sp.</i>	3,13	3,70
<i>Lovenula alluaudi</i>	2,90	2,33
<i>Chydorus sphaericus</i>	-	+
DIVERSIDAD	1,55	1,83

comunidad planctónica organizada, con una estructura trófica dividida en los cinco niveles establecidos anteriormente. San Román aporta un gran número de especies, pero sin que constituyan una comunidad. Al reunirse ambos grupos de espe-

cies en Villalcampo, prácticamente todas las especies de San Román desaparecen por no estar adaptadas a la vida planctónica.

El resultado final, o por lo menos muy avanzado, del proceso que tiene lugar, lo podemos ver en Aldeadávila y Saucelle, cuarto y quinto embalses de la serie. Ambos presentan una comunidad de crustáceos formada principalmente por las especies que se hallaban en Esla, más alguna litoral resíduo de las de San Román (tabla IX).

SISTEMA DE EMBALSES DE LOS RÍOS MIÑO Y SIL

Se trata de un conjunto de embalses formado por dos en el río Miño, antes de su confluencia con el Sil, uno de este último río, y un grupo de dos embalses en el Miño después de la reunión de ambos.

La diferencia fundamental de este sistema respecto al que existe en el Due-ro es que se trata de embalses de similares características y, por tanto, con comunidades planctónicas típicas.

En este caso la dominancia de las especies de una comunidad sobre la otra se basa en el mayor aporte de agua de uno de los ríos (Sil) sobre el otro (Miño). En este proceso debe influir, sin duda, que el nuevo embalse que recibe los aportes de los dos ríos tendrá unas características mucho más similares a las del río que lleva más agua, y por tanto las especies de este río se verán más favorecidas.

Hay una rápida desaparición de las especies de *Daphnia* (*D. hyalina* y *D. cucullata*) que vienen del Miño, en tanto que se desalrolla *Daphnia longispina*, que viene del Sil. Con los copépodos ocurre algo parecido, ya que desaparece *Megacyclops viridis* y pasa a dominar *Cyclops sp.*

Respecto a la diversidad, se observa que hay un descenso notable de la misma, debido al proceso de mezcla de los dos ríos y que aumenta de nuevo en Frieira, siguiendo ya el proceso normal de las cadenas lineales (tabla X).

TABLA IX - Composición y abundancia de especies en los embalses situados antes y después de la confluencia de los ríos Duero y Esla.

TABLE IX - Composition and abundance of species in the reservoirs before and after the confluence of the rivers Duero and Esla.

EMBALSE DE ESLA (27)				
CAMPAÑA	1	2	3	4
<i>Daphnia hyalina</i>	5,84	26,67	67,70	39,00
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	4,01	5,26	1,00	-
<i>Copidodiaptomus steueri</i>	86,98	53,21	-	43,50
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	3,16	2,10	-	-
<i>Cyclops sp.</i>	-	2,10	9,10	13,41
<i>Acanthocyclops vernalis</i>	-	4,68	-	-
<i>Bosmina longirostris</i>	-	0,70	10,71	2,44
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	-	5,26	-	+
<i>Daphnia longispina</i>	-	-	-	1,45
<i>Tropocyclops prasinus</i>	-	-	-	+
<i>Macrocyclus albidus</i>	-	-	-	0,20



EMBALSE DE VILLALCAMPO (26)				
CAMPAÑA	1	2	3	4
<i>Daphnia hyalina</i>	5,56	4,10	19,30	18,18
<i>Daphnia parvula</i>	-	8,03	-	-
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	0,59	1,16	0,21	-
<i>Bosmina longirostris</i>	0,33	0,16	42,20	3,25
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	1,43	-	-	-
<i>Copidodiaptomus steueri</i>	91,72	1,93	9,62	28,13
<i>Tropocyclops prasinus</i>	+	-	-	0,65
<i>Cyclops sp.</i>	0,25	-	2,21	16,24
<i>Alona rectangularis</i>	+	-	-	-
<i>Chydorus sphaericus</i>	+	-	3,00	13,24
<i>Simosa vetula</i>	+	-	-	+
<i>Macrothrix laticornis</i>	+	-	0,11	2,59
<i>Moina micrura</i>	-	39,84	-	-
<i>Acanthocyclops vernalis</i>	-	44,58	21,00	-
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	-	0,20	-	-
<i>Alona guttata</i>	+	-	-	-
<i>Alona affinis</i>	-	+	-	-
<i>Disparalona rostrata</i>	+	-	-	-
<i>Alona quadrangularis</i>	-	-	-	15,38
<i>Eucyclops speratus</i>	-	-	-	0,86
<i>Paracyclops fimbriatus</i>	-	-	-	0,86
<i>Pleuroxus aduncus</i>	-	-	-	+
<i>Leydigia quadrangularis</i>	-	-	-	0,43



EMBALSE DE SAN ROMAN (98)			
CAMPAÑA	2	3	4
<i>Daphnia hyalina</i>	+	+	-
<i>Ceriodaphnia laticauda</i>	+	-	-
<i>Copidodiaptomus steueri</i>	-	+	-
<i>Bosmina longirostris</i>	+	+	+
<i>Tropocyclops prasinus</i>	+	-	-
<i>Acanthocyclops vernalis</i>	+	-	-
<i>Thermocyclops dybowskii</i>	+	-	-
<i>Chydorus sphaericus</i>	+	+	+
<i>Scapholeberis mucronata</i>	+	-	-
<i>Macrothrix laticornis</i>	+	-	+
<i>Leydigia quadrangularis</i>	+	-	-
<i>Moina micrura</i>	+	-	-
<i>Eucyclops macruroides</i>	+	-	-
<i>Canthocamptus staphylinus</i>	-	+	-
<i>Alona quadrangularis</i>	+	-	-
<i>Alona rectangularis</i>	+	-	-
<i>Alona costata</i>	+	-	-
<i>Alona affinis</i>	-	+	+
<i>Candona sp.</i>	-	+	-
<i>Disparalona rostrata</i>	+	-	-
<i>Paracyclops fimbriatus</i>	-	-	+
<i>Eucyclops speratus</i>	-	-	+
<i>Pleuroxus aduncus</i>	-	-	+
<i>Iliocryptus sordidus</i>	-	-	+



EMBALSE DE SAUCELLE (30)				
CAMPAÑA	1	2	3	4
<i>Daphnia hyalina</i>	29,01	18,71	10,69	4,17
<i>Daphnia parvula</i>	17,56	1,67	-	-
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	8,78	1,17	-	-
<i>Bosmina longirostris</i>	5,72	29,46	3,25	6,86
<i>Copidodiaptomus steueri</i>	32,06	4,18	6,10	20,14
<i>Megacyclops viridis</i>	6,87	-	-	-
<i>Alona quadrangularis</i>	-	+	-	-
<i>Acanthocyclops vernalis</i>	-	42,45	46,35	4,92
<i>Cyclops sp.</i>	-	2,23	33,33	63,88
<i>Alona affinis</i>	-	+	0,40	-
<i>Chydorus sphaericus</i>	-	+	-	-
<i>Pleuroxus uncinatus</i>	-	+	-	+
<i>Pleuroxus laevis</i>	-	+	-	-



EMBALSE DE ALDEADAVILA (29)				
CAMPAÑA	1	2	3	4
<i>Daphnia hyalina</i>	6,61	4,38	17,00	7,35
<i>Daphnia parvula</i>	-	0,83	+	-
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	6,81	-	-	-
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	-	0,31	-	-
<i>Bosmina longirostris</i>	10,02	9,80	25,11	10,23
<i>Copidodiaptomus steueri</i>	67,30	0,83	8,51	46,35
<i>Acanthocyclops vernalis</i>	9,22	84,46	33,60	-
<i>Cyclops sp.</i>	+	-	15,10	29,44
<i>Chydorus sphaericus</i>	-	+	-	0,83
<i>Paracyclops fimbriatus</i>	-	-	+	-
<i>Alona quadrangularis</i>	-	+	-	4,60
<i>Alona affinis</i>	-	-	0,42	-
<i>Macrocyclus albidus</i>	-	-	-	0,20
<i>Macrothrix laticornis</i>	-	-	-	0,62
<i>Leydigia quadrangularis</i>	-	-	-	0,41

TABLE X - Composición, abundancia y diversidad de especies en los embalses situados antes y después de la confluencia de los ríos Miño y Sil.

TABLE X - Composition, abundance and diversity of species in the reservoirs before and after the confluence of the rivers Miño and Sil.

EMBALSE DE BELESAR (18)				
CAMPAÑA	1	2	3	4
<i>Daphnia hyalina</i>	1,58	33,06	77,91	8,70
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	96,00	43,85	11,34	81,50
<i>Bosmina longirostris</i>	0,39	-	1,19	0,43
<i>Cyclops</i> sp.	1,34	-	-	-
<i>Chydorus sphaericus</i>	+	-	-	-
<i>Cypridopsis</i> sp.	+	-	-	-
<i>Daphnia cucullata</i>	-	10,37	-	-
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	-	0,10	-	-
<i>Tropocyclops prasinus</i>	-	+	-	3,15
<i>Thermocyclops dybowskii</i>	-	12,30	8,95	-
<i>Megacyclops viridis</i>	-	0,31	0,59	6,09
<i>Alona affinis</i>	-	-	-	0,10
DIVERSIDAD	0,25	1,84	1,06	0,99

EMBALSE DE SAN ESTEBAN (21)				
CAMPAÑA	1	2	3	4
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	47,01	23,38	25,18	-
<i>Bosmina longirostris</i>	1,95	0,26	20,86	0,16
<i>Cyclops</i> sp.	3,03	10,08	46,88	11,99
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	4,12	0,26	0,74	-
<i>Tropocyclops prasinus</i>	+	-	-	1,14
<i>Daphnia longispina</i>	43,82	44,83	1,49	85,97
<i>Thermocyclops dybowskii</i>	-	18,60	2,83	-
<i>Macrocyclus albidus</i>	-	2,32	-	0,65
<i>Chydorus sphaericus</i>	-	0,26	-	-
<i>Alona affinis</i>	-	-	-	0,16
DIVERSIDAD	1,48	1,99	1,76	0,70

EMBALSE DE VELLE (17)				
CAMPAÑA	1	2	3	4
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	78,18	57,39	17,69	2,35
<i>Bosmina longirostris</i>	4,10	14,53	4,42	0,76
<i>Cyclops</i> sp.	6,26	2,46	2,65	22,08
<i>Chydorus sphaericus</i>	0,26	+	-	-
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	0,43	0,24	-	-
<i>Daphnia longispina</i>	10,80	23,64	52,21	69,54
<i>Eurycercus lamellatus</i>	+	-	-	-
<i>Macrocyclus albidus</i>	-	1,48	0,88	-
<i>Alona affinis</i>	-	+	0,88	0,25
<i>Thermocyclops dybowskii</i>	-	-	3,53	0,76
<i>Tropocyclops prasinus</i>	-	-	17,69	4,06
DIVERSIDAD	1,12	1,61	2,00	1,29

EMBALSE DE LOS PEARES (19)				
CAMPAÑA	1	2	3	4
<i>Daphnia hyalina</i>	10,23	82,05	22,25	36,38
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	88,82	8,86	46,56	58,53
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	0,12	-	-	-
<i>Tropocyclops prasinus</i>	+	-	-	2,23
<i>Thermocyclops dybowskii</i>	0,23	8,54	15,24	0,60
<i>Megacyclops viridis</i>	0,59	0,54	5,90	-
<i>Daphnia cucullata</i>	-	+	-	-
<i>Macrocyclus albidus</i>	-	+	-	0,20
<i>Bosmina longirostris</i>	-	-	9,68	2,03
<i>Chydorus sphaericus</i>	-	-	0,13	-
<i>Alona</i> sp.	-	-	0,27	-
DIVERSIDAD	0,56	0,88	1,01	1,27

EMBALSE DE FRIEIRA (97)				
CAMPAÑA	2	3	4	
<i>Daphnia longispina</i>	12,63	9,48	52,41	
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	24,38	4,11	-	
<i>Bosmina longirostris</i>	43,10	49,73	1,85	
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	1,40	-	-	
<i>Cyclops</i> sp.	10,62	3,22	17,84	
<i>Thermocyclops dybowskii</i>	7,22	-	0,18	
<i>Macrocyclus albidus</i>	0,50	+	-	
<i>Alona affinis</i>	0,51	15,20	1,48	
<i>Chydorus sphaericus</i>	+	-	+	
<i>Simosa vetula</i>	+	-	-	
<i>Tropocyclops prasinus</i>	-	18,24	13,94	
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	-	+	12,26	
<i>Leydigia quadrangularis</i>	-	-	+	
<i>Paracyclops* fimbriatus</i>	-	+	-	
DIVERSIDAD	2,17	2,03	1,91	

SUMMARY

COLONIZATION OF SPANISH RESERVOIRS BY PLANKTONIC CRUSTACEA AND EVOLUTION OF THEIR COMMUNITIES STRUCTURE

A new reservoir can be considered ecologically as an empty space. The accession of new species is at random, but those with a greater capacity of dispersal are more favoured. Another factor of selection is the high eutrophy that characterizes the first stages of the reservoirs. Among other causes, the presence of submerged terrestrial vegetation is an important contribution, and species with the highest rate of reproduction are favoured. We can characterize the first stage by strong fluctuations both in the production in the photic zone and in the respiration of the bottom, where anoxic periods may last a long time. The Crustacea found along this stage can be characterized as pioneer, eurioic or *r*-strategists, and the community never shows a definite composition, as species composition shifts steadily.

This first stage lasts more or less, according to the kind of reservoir, and along it there is a tendency to reduce the intensity of the environmental fluctuations. At the same time the pioneer species are replaced by others more specialized and adapted to the new conditions. This time of change results at the end in a new planktonic community, which composition will depend not only on the historical factors but also on the climatology and the geologic characteristics of the basin. The fluctuations of the water level and the inflow of allochthonous organic matter, nutrients or pollutants has also a definite influence on the organization of the community.

In the Spanish reservoirs the process of colonization by Crustaceans differs perhaps of the hypothetical process in a country with large lakes which could provide a high density of diaspores. Under our circumstances a rather high number of heleoplanktonic species are found. It is possible to detect and evaluate the importance of the introduction of planktonic species from distant areas as North Africa or Central Europe (figure 2).

Although the species composition of the zooplankton of the reservoirs is strongly variable, an attempt has been made to precise the potential structure of a typical Crustacean community. Residence time of the water in the reservoirs is much shorter than in the lakes, and any drifting population, as in a chemostat, has to balance its losses by a commensurate rate of multiplication. Besides this basic condition for survival, the Crustacea differ in their re-

production rate, feeding strategy and competition capacity.

Five groups (I-V) (table III) have been distinguished and the first division in Copepoda and Cladocera is based on the rate of reproduction. The Cladocera have been divided in two classes, macro- and microfiltrators, according to feeding and predation (size-efficiency hypothesis of EROOKS & DODSON, 1965). The Copepoda are distributed in three groups, the first composed by the carnivorous Cyclopoids (more than 1,5 mm) and the other two by the plant feeders. The division between these last two groups is based on the capacity to capture food particles with a filtration mechanism (Diaptomids) or otherwise (little Cyclopoids).

The distribution of species in these groups shows a predominance of the Cladocera over the Copepoda (figure 3). The resulting community structure is compared with the described from some eutrophic and oligotrophic lakes (figure 4 and tables IV and V). In general, the reservoir communities are closer to those of the eutrophic lakes than to those of the oligotrophic ones.

Chains or cascades of reservoirs provide a good example for consideration in the way how the communities change when passing from one reservoir to the next. A series of reservoirs, if the manipulation of the level of drawing water is correct, takes out of circulation and into the sediment a fraction of the input nutrients and organic materials. The water flow in the first reservoirs of the series controls the fluctuations of the flow in the following ones, and usually an increase of the stability or diminution of fluctuations is observed downwater. The improvement in the water quality allows the evolution of the communities of such reservoirs that can be detected by an increase of the diversity (tables VII and VIII).

The confluence of two rivers, each one with reservoirs, presents a special case of chains. The species coming in each river can be different and when they meet a reorganization ensues with the elimination of some species that can be supposed less adapted to the new physicochemical characteristics of the mixed water. The new community resulting of this water mixing is more or less halfway, with a strong influence of the large river, at least in absence of toxic substances (pollutants) in the less important river (tables IX and X).

BIBLIOGRAFÍA

- ANDERSON, R.S. - 1974. Crustacean plankton communities of 340 lakes and ponds in and near The National Parks of The Canadian Rocky Mountains. J. Fish. Res. Board Can., 31: 855-869.
- ARMENGOL, J. - 1978a. Los crustáceos del plancton de los embalses españoles. Oecologia aquatica, 3:3-96.
- 1978b. Zooplankton crustaceans in Spanish reservoirs. Verh. int. Ver. Limnol., 20:1652-1656.
- AZUMA, M. -1970. Studies on the variability of the landlocked Ayu fish, Plecoglossus altinchi T. and S., in lake Biwa. Jap. J. Ecol., 20:63-76.
- BOSELMANN, S. - 1974. The Crustacean plankton of lake Esrom. Arch. Hydrobiol., 74(1):18-31.
- BROOKS, J.L. - 1957. The systematics of North American Daphnia. Mem. Connect. Acad. Arts. Sci., 13:1-180.
- BROOKS, J.L. & S.I. DODSON - 1965. Predation, body size and composition of plankton. Science, 150:28-35.
- CHANDLER, D.C. - 1937. Fate of typical lake plankton in streams. Ecol. Monogr., 7:445-479.
- DENDY, J.S. - 1944. The fate of animals in stream drift when carried into lakes. Ecol. Monogr., 14:333-357.
- DENISOVA, A.I., MAISTRENKO, Y.G., FELDMAN, M.B., NARHSHINA, E.P., ENAKI, G.A. & PALAMARCHVK, I.K. - 1972. Hydrochemistry of the Dnieper River under conditions of regulated flow. Verh. Internat. Verein. Limnol., 18:854-858.
- DUMONT, H.J. - 1974. Daphnia ambigua Scourfield, 1947 (Cladocera, Daphniae) of the European continent. Biol. Jaarb. Dodonaea, 42:112-116.
- DUSSART, B. - 1969. Les copépodes des eaux continentales, vol. II. 292 págs. París, Bou-bée.
- EDMONDSON, W.T. - 1977. Lake Washington and the predictability of limnological events. Jubilee Symposium on Lake Metabolism and Lake Management. University of Uppsala, August 22-27, 9 págs.
- EDDY, S. - 1930. The plankton of Reelfoot Lake, Tennessee. Trans. Am. microsc. Soc., 49:246-251.
- ERIKSON, 1934. Studien über die Fangapparate der Branchipoden nebst einige phylogenetischen Bemerkungen. Zool. Bidr. Uppsala, 15: 23-287.
- ESTRADA, M. - 1975. Statistical consideration of some limnological parameters in Spain reservoirs. Verh. Internat. Verein. Limnol., 19:1849-1859.
- FLOSSNER, D. & KRAUS, K. - 1976. Zwer fur Mitte leuropa neue Cladoceran Arten (Daphnia ambigua Scourfield, 1946, und Daphnia parvula Fordyce, 1901) aus Süddeutschland. Crustaceana, 30(3):301-309.
- FRYER, G. - 1957. The feeding mechanism of some freshwater Cyclopoid Copepods. Proc. Zool. Soc. Lond., 129(1):1-25.
- 1957. The food of some freshwater cyclopoid copepods and its ecological significance. J. Anim. Ecol., 26:263-286.
- GURNEY, R. - 1933. British freshwater Copepoda. III. Cyclopida, 384 págs. Ray Society. London.
- HOFF, J. - 1944. The Copepoda, Amphipoda, Isopoda and Copepoda (exclusive of the crayfishes) of Reelfoot Lake. J. Tenn. Acad. Sci., 14:16-28.
- HRBÁČEK, J., DVORÁKOVÁ, V., KORIŇEK, V. & PROCHÁZKOVÁ, L. - 1961. Demonstration of the effect of the fish stock on the species composition of Zooplankton and the intensity of the metabolism of the whole plankton association. Verh. Internat. Verein. Limnol., 14:192-195.
- HRBÁČEK, J., STRAŠKRABA, M. & KORIŇEK, V. - 1967. Cladocera. In: J. Illies, Limnofauna Europaea: 156-161. Stuttgart.
- HUTCHINSON, G.E. - 1961. The paradox of the plankton. Am. Nat., 95:137-146.
- 1967. Treatise on Limnology. Vol. II. Introduction to the lake biology and the limnoplankton. John Wiley. New York, London, Sydney. 1115 págs.
- KASYMOV, A.G., LIKHODEEVA, N.F. & TALIBOV, N.B. - 1972. Theoretical foundation of the study of productivity in Azerbaijanian lakes and reservoirs. Verh. Internat. Verein. Limnol., 18:863-866.
- KIEFER, F. - 1967. Copepoda. In: J. Illies. Limnofauna Europaea: 173-185.
- MCARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. - 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press. Princeton, N.J.
- MCNAUGHT, J. - 1975. A hypothesis to explain the succession from calanoids to cladocerans during eutrophication. Verh. Internat. Verein. Limnol., 19:724-731.
- MARGALEF, R. - 1953. Los crustáceos de las aguas continentales ibéricas. Biología de las aguas continentales, 10. Minist. Agricultura, Inst. Forest. Invest. y Exp., Madrid, 243 págs.
- 1974. Ecología. Omega. Barcelona. 951 págs.
- 1975. Tipology of reservoirs. Verh. Internat. Verein. Limnol., 19:1841-1848.

- 1976. Biología de los embalses. Investigación y Ciencia, 1:50-62.
- MARGALEF, R., PLANAS, D., ARMENGOL, J., VIDAL, A., PRAT, N., GUISET, A., TOJA, J. & ESTRADA, M. - 1976. Limnología de los embalses españoles. Vol. I y II. Dto. Ecología, Univ. Barcelona. Minis. Obras Públicas, Madrid.
- MIRACLE, R. - 1976. Distribución en el espacio y en el tiempo de las especies del zooplankton del lago de Banyoles. Monografías del Instituto Nacional para la Conservación de la Naturaleza, 5:1-270.
- NAIDENOW, W. - 1969. Fornierung der Zooplankton zönosen in den stauseen Bulgariens. Limnologische Donauforschungen. Ber. der XI Intern. Kont. zur Limnol. der Donau, Kiew, 1967.
- 1972. The formation of fauna in Bulgarian barrage lakes. In: Proceedings of the IBP-UNESCO Symposium on Productivity Problems of Freshwater. Kazimieva Dolny, Poland, May 6-2, 1970.
- PATALAS, K. - 1963. Pionowe rozmieszczenie skorupiakow planktonowych w morfologicznie różnych jeziorach okolic wegorzewa. (Vertical distribution of Crustacean plankton in morphologically dyfferentiated lakes of Wegorzewa district). Rocz. nauk. Roln., 82(B-2): 195-207.
- 1963. Sezonowe zniszny w pelagicznym planktonie skorupiakowyn szesciu jezior okolic Wegorzewa. (Seasonal changes in pelagic crustacean plankton in six lakes of Wegorzewa District). Rocz. nauk. Roln., 15(2) 82(B-2):209-234.
- 1964. The crustacean plankton communities in 52 lakes of different altitudinal zones of Northern Colorado. Verh. Internat. Verein. Limnol., 15(2):719-726.
- 1971. The crustacean plankton communities of lakes. Symposium on Ecology of the Cladocera. Trans. Amer. Micros. Soc., 90(1):117-118.
- 1972. Crustacean plankton and the eutrophication of St. Laurence Great Lakes. J. Fish. Res. Bd. Canada, 29:1451-1462.
- BLANAS, D. - 1975. Distribution and productivity of the phytoplankton in Spanish reservoirs. Verh. Internat. Verein. Limnol., 19; 1860-1870.
- POPOVA, T.G., VERSHININ, N.V., BLAGOVIDOVA, L.A. SEISKO, R.I. & CHAIKOVSKAIA, T.S. - 1972. Biological characteristics of the first reservoirs on the Ob and Yenisey rivers. Verh. Internat. Verein. Limnol., 18:872-876.
- PRAT, N. - 1978a. Benthic typology of Spanish reservoirs. Verh. Internat. Verein. Limnol., 20:1647-1651.
- 1978b. Quironómidos de los embalses españoles. Parte I. Tanypodinae y Orthocla diinae. Graellsia, 33:77-96.
- 1980a. Quironómidos de los embalses españoles. Parte II. Chironomidae. Graellsia (en prensa).
- 1980b. Fauna bentónica profunda de los embalses españoles. Distribución y Ecología. Oecologia aquatica, 4:3-43.
- SCHWOERBEL, J. - 1970. Methods of hydrobiology (freshwater biology). Pergamon Press. Oxford, London, Toronto, Sydney, Brannschweig, 200 págs.
- SCOURDFIELD, D.J. - 1947. A short-spined Daphnia, presumably belonging to the "longispina" group - D. ambigua sp. n. Jour. Quekett microsc. Club, (4)2:127-131.
- SMYLY, W.J.P. - 1968. Observations on the planktonic and profundal Crustacea of the lakes of the English District. J. Anim. Ecol., 37:693-708.
- TONOLLI, V. - 1955. The migration currents of zooplankton organisms carried by lacustrine outflow waters. Verh. Internat. Verein. Limnol., 12:412-420.
- 1962. L'attuale situazione del popolamento planctonico del lago Maggiore. Mem. Ist. Ital. Idrobiol., 15:81-134.
- WARD, J.V. - 1972. Downstream fate of zooplankton from a hypolimnial release mountain reservoirs. Verh. Internat. Verein. Limnol., 19:1798-1804.
- WROBEL, S. & BOMBOWNA, M. - 1976. The cascade tipe of dam reservoirs and the eutrophication. Limnologica (Berlin), 10(2):293-298.
- YEATMAN, M.C. - 1954. Plankton studies on Woods Reservoirs, Tennessee. J. Tennessee Acad. Sci., 31:32-53.