

Ciclo anual y heterogeneidad espacial en el zooplanctón de una cadena de embalses del río Guadiana

JOAN ARMENGOL

Departamento de Ecología. Facultad de Biología. Universidad de Barcelona. Avda. Diagonal, 645. Barcelona-28. España.

INTRODUCCIÓN

En los embalses, la composición de las comunidades planctónicas en el resultado de un proceso de colonización y selección de las especies (ARMENGOL, 1980). Se supone que los cambios decrecen con el tiempo y que al final de este proceso la comunidad está más o menos estabilizada. Su composición depende en último término de una serie de factores externos al sistema, como son la climatología de la zona, la naturaleza geológica y edafológica de la cuenca y la forma y el grado de explotación del embalse por parte del hombre. Es difícil encontrar en los embalses comunidades que tengan el grado de organización de las de muchos lagos bien conservados y no sometidos de forma tan intensa a la actividad humana; pero, por el contrario, las comunidades de los embalses se aproximan más a los lagos humanizados, como son los de tipo eutrófico.

A pesar de que un embalse haya alcanzado una fase de relativa estabilidad, a lo largo del año se producen cambios cíclicos en su composición (VIDAL, 1970; TOJA, 1980a y b) en respuesta a las va-

riaciones estacionales de las características del agua. Estos cambios constituyen el ciclo anual de un lago o embalse.

La composición del plancton en un embalse no es uniforme, sino que se presentan diferencias locales (BORECKY, 1965; COWELL, 1967; DICKMANN, 1969) a lo largo del eje principal del embalse, debido a que en las proximidades de la cola las condiciones son más próximas a las de un río, mientras que cerca de la presa se asemejan más a las de un lago (MARGALEF, *et al.*, 1976).

El estudio de una serie de embalses consecutivos amplía las posibilidades de estudio de las variaciones espaciales, ya que el agua, al pasar a través de cada embalse, modifica sus características (DENISOVA, *et al.*, 1972; WROBEL & BOMBOWNA, 1976) y estos cambios repercuten a su vez en la composición de las comunidades que se encuentran en cada uno (ARMENGOL, 1980).

En este trabajo se trata de estudiar la manifestación de estas variaciones temporales y espaciales del zooplancton en un sistema formado por tres embalses (Cíjara, García de Sola y Orellana) situados en el río Guadiana.

MATERIAL Y MÉTODOS

La serie estudiada está formada por los embalses de Cijara, García de Sola y Orellana, que se extienden sobre un tramo de 113 km en la parte media del río Guadiana (fig. 1). Se encuentran situados casi totalmente en la provincia de Badajoz y salvan en conjunto un desnivel de 111 m, desde la cota 427 sobre el nivel del mar hasta la 316. En la tabla I se han indicado las principales características morfométricas así como la superficie de la cuenca y año de puesta en servicio.

El río Guadiana presenta un régimen hidrográfico bastante irregular, como consecuencia del clima peculiar de la zona por la que transcurre. Su paso por la región endorreica manchega contribuye a determinar muchas de sus características ya que es en esta zona donde se incorporan gran parte de las sales que determinarán el elevado grado de mineralización de sus aguas (principalmente cloruros y sulfatos). A este respecto las fluctuaciones del caudal del río en años sucesivos pueden ser muy importantes y, a su vez, condicionan las variaciones del nivel del agua en los embalses estudiados.

Como ejemplo de los cambios que pueden producirse, en la figura 2 pueden verse las fluctuaciones de nivel del embalse de García de Sola desde su puesta en servicio. Como puede verse en dicha figura 2, durante el período en que se realizó el estudio, los embalses estuvieron sometidos a una de las fluctuaciones más fuertes de su historia.

Los muestreos realizados en 1976 corresponden a la fase final de un período hidrológico que se caracterizó por las bajas precipitaciones y que alargó extraordinariamente el estiaje, llegando los tres embalses a estar prácticamente vacíos a mediados de octubre. Por el contrario, 1977 fue un año mucho más lluvioso y con una distribución más regular de las precipitaciones, con lo que los embalses mantuvieron un volumen de agua supe-

TABLA. I. — Algunos parámetros morfométricos y geográficos de los embalses estudiados. — *Some morphological and geographic parameters of the studied reservoirs.*

| | <u>Cijara</u> | <u>García de Sola</u> | <u>Orellana</u> |
|---|---------------|-----------------------|-----------------|
| Superficie del embalse (Ha) | 8000 | 3600 | 5530 |
| Volumen del embalse (Hm ³) | 1670 | 561 | 824 |
| Altura máxima (m.s.n.m.) | 427 | 363 | 361 |
| Profundidad máxima (m) | 73 | 55 | 46 |
| Profundidad media (m) | 20,85 | 15,58 | 14,90 |
| Longitud eje principal (Km) | 44 | 32,50 | 37 |
| Desarrollo del volumen | 0,85 | 0,84 | 0,97 |
| Superficie ₂ de la cuenca (Km ²) | 24353 | 25750 | 26125 |
| Año de entrada en servicio | 1956 | 1963 | 1961 |

rior y más constante. En la figura 3 pueden verse con más detalle las diferencias existentes entre estos dos años, a partir de las variaciones en el caudal medio mensual entrado en el embalse de García de Sola.

Los datos se han obtenido mediante un muestreo bimensual, que se inició en octubre de 1976 y finalizó en diciembre de 1977. Durante este período se estudiaron diez estaciones situadas en el eje principal de los tres embalses, tres estaciones en Cijara, cuatro en García de Sola y tres en Orellana (fig. 1). En todos los casos las estaciones se eligieron tratando de cubrir todo el rango de la posible heterogeneidad espacial de los embalses, de tal manera que las estaciones extremas de cada embalse corresponden a la presa y a la cola, respectivamente, y las restantes a la parte central.

Las muestras fueron tomadas con botellas Van Dorn de 8 litros de capacidad, a profundidades normalizadas de 0, 2, 5, 20 m y fondo, sin los niveles intermedios en las estaciones menos profundas.

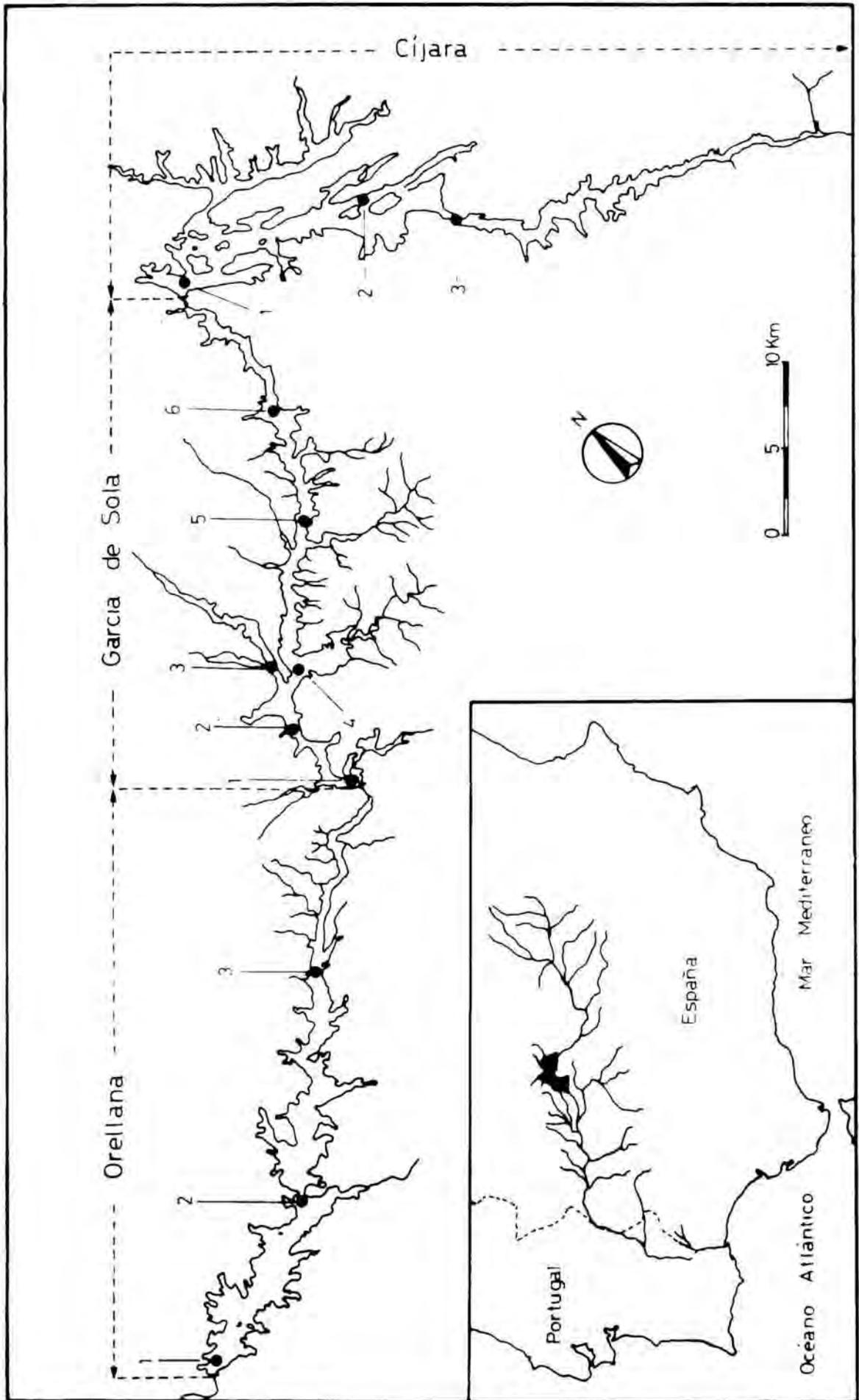


FIG. 1. Localización del área estudiada y de las estaciones muestreadas. — Area of study showing the sampling stations.

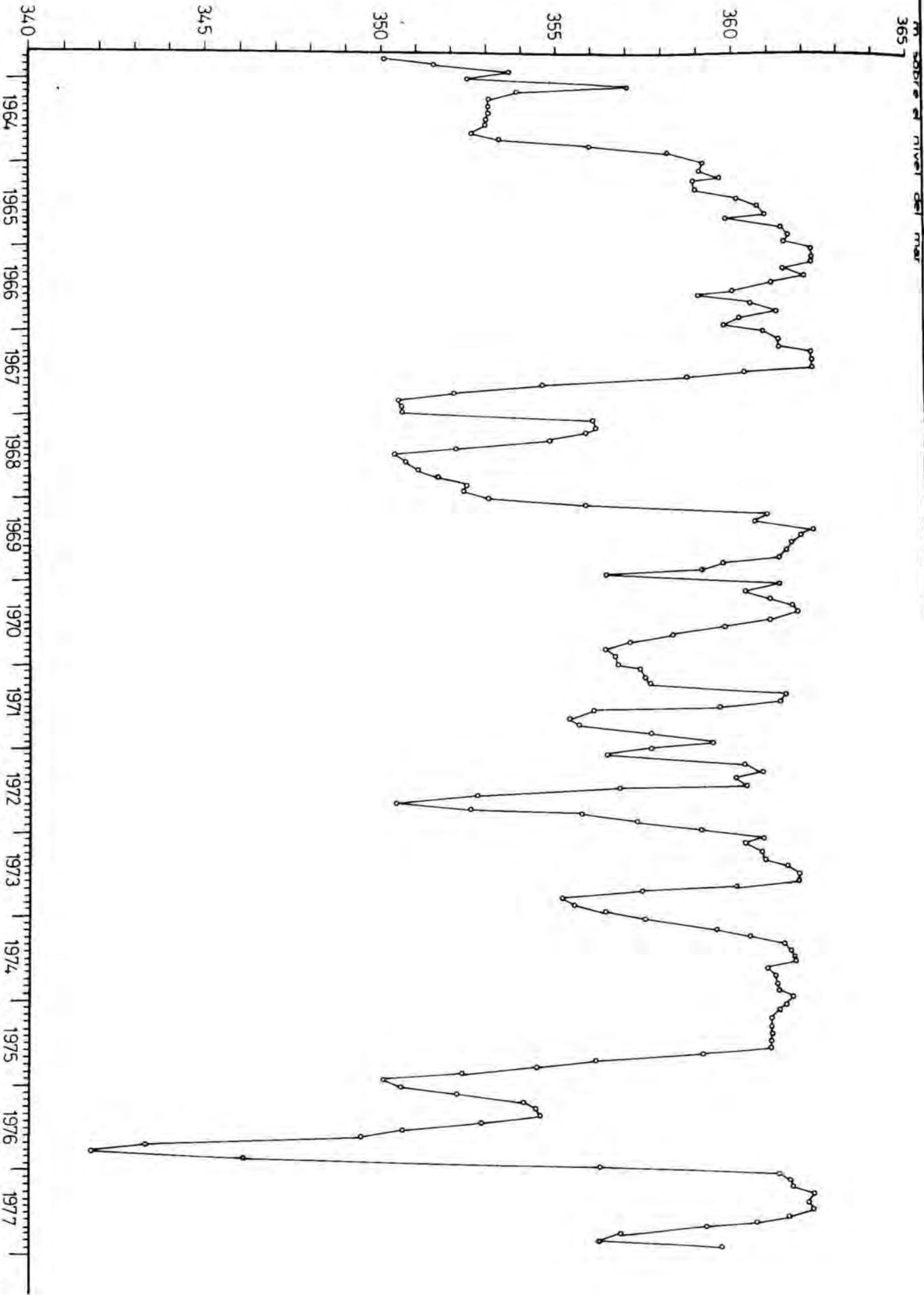


Fig. 2. Evolución de las cotas de nivel mensuales del embalse de García de Sola desde su puesta en servicio en 1965. — Monthly water levels of the García de Sola reservoir since its completion date in 1965.

Para el zooplancton, las muestras se filtraban inmediatamente después de su obtención a través de una tela de Nylal de 40 micras de poro y se conservaron en formol al 4 %. En el laboratorio se contaron las muestras después de su sedimentación, en un microscopio invertido Nikon. Los resultados de cada estación se integraron en todo el perfil y se expresan en número de individuos por litro.

RESULTADOS

DISTRIBUCIÓN Y ABUNDANCIA DE LAS DIFERENTES ESPECIES

PROTOZOA

Codonella cratera (LEIDY). La presencia de esta especie es muy desigual, tanto en el tiempo como en el espacio. Aparece y desaparece con gran rapidez, aunque en los momentos más favorables alcanza densidades de hasta 250 ind./l. Únicamente en octubre y diciembre de 1977 se la encontró en los tres embalses, siendo más abundante en las estaciones de la cola o centro y escaseando hacia la presa. Es el ciliado más abundante de cuantos han sido hallados aunque presenta fluctuaciones importantes a lo largo del año (fig. 4).

Epistylis rotans (SWEC). De las cuatro especies de ciliados que se han capturado, ésta es la única que se presenta durante todo el año, aunque en pequeña cantidad, puesto que nunca supera densidades mayores a las 5 colonias/l. Su distribución durante casi todo el año es muy desigual en el conjunto de embalses. Se encuentra durante casi todo el año en García de Sola y falta por completo en Cijara y Orellana en más de la mitad del período de estudio (fig. 5). Su abundancia es también desigual ya que siempre los máximos valores de densidad se dan en García Sola. Las preferencias de *E. rotans* son completamente diferentes del resto de los ciliados de estos embalses, pues es el único protozoo estival,

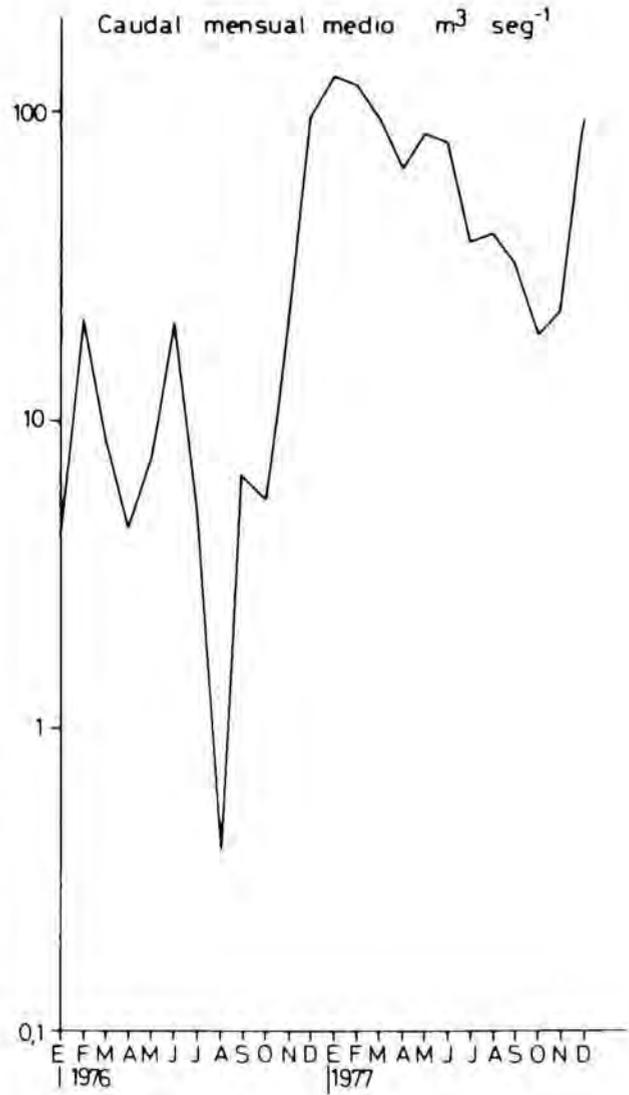


FIG. 5. Caudal mensual medio en el embalse de García de Sola durante 1976 y 1977. — Monthly mean of water flux in the García de Sola reservoir during 1976 and 1977.

mostrándose especialmente abundante en los momentos de mayor temperatura del agua y bastante indiferente a su mineralización como se verá más adelante (figuras 25 y 26).

Vorticella sp. Se trata de una especie presente durante casi todo el año, aunque está desigualmente repartida, tanto entre embalses como entre estaciones de un mismo embalse (fig. 6).

Cuantitativamente es poco importante ya que no supera en ningún caso valores superiores a los 5 ind./l. Su desigual distribución tanto en el tiempo como en el espacio hace que no se correlacione con

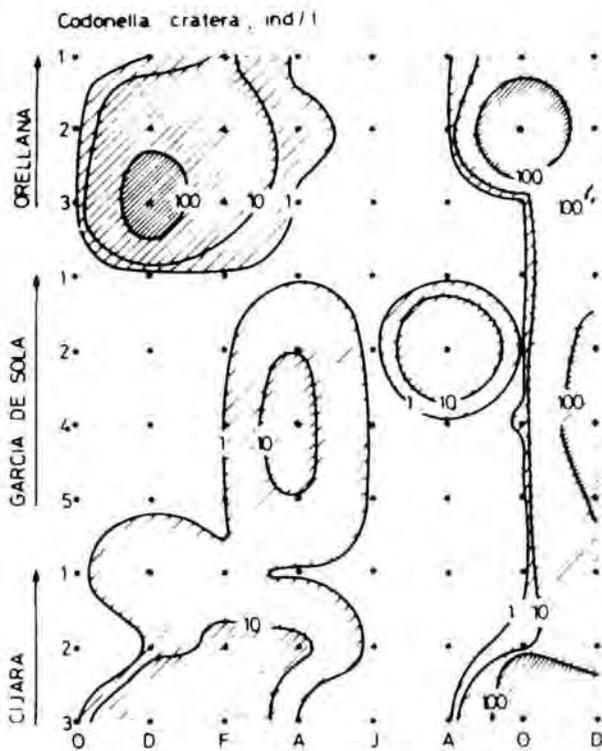


FIG. 4. Distribución espacial y temporal de *Codonella cratera*. — Los números se refieren a las estaciones de fig. 1, abajo iniciales de las correspondientes mesas, de octubre 1976 (o) a diciembre 1975. - Spatial and temporal distribution of *Codonella cratera*.

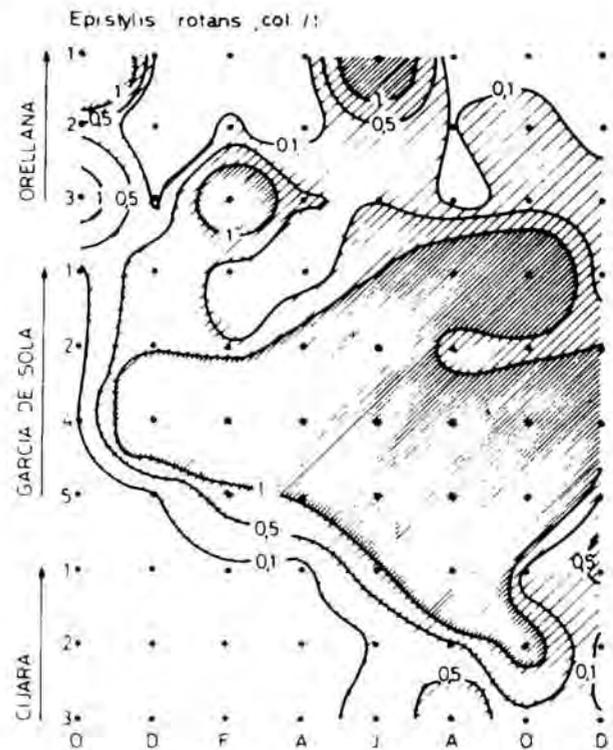


FIG. 5. Distribución espacial y temporal de *Epistylis rotans*. — Spatial and temporal distribution of *Epistylis rotans*.

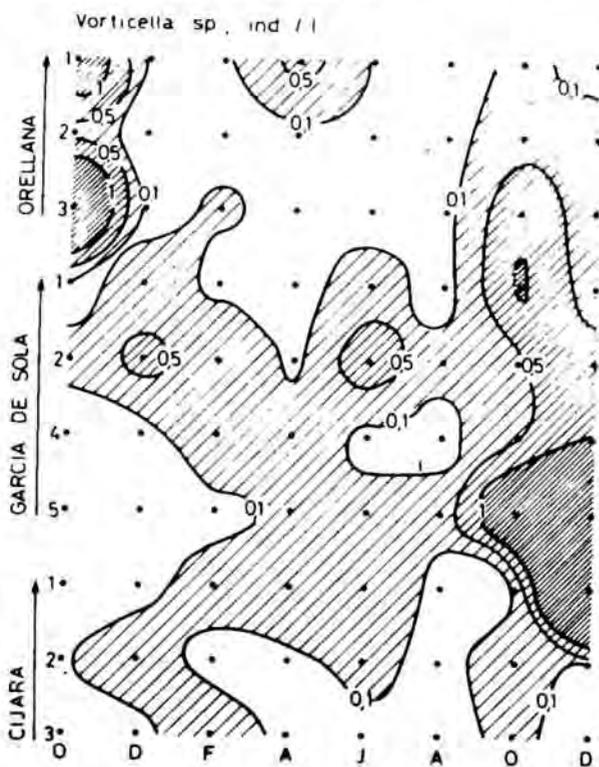


FIG. 6. Distribución espacial y temporal de *Vorticella sp.* — Spatial and temporal distribution of *Vorticella sp.*

la temperatura o mineralización. A pesar de ello, al considerar el ciclo anual parece, con *Codonella cratera* y *Zoothamnion sp.*, más asociada al invierno, posiblemente más por la turbulencia del agua que por los otros factores.

Zoothamnion sp. Su presencia es muy esporádica, apareciendo con cierta abundancia (6 colonias/l) y uniformemente repartida en el mes de febrero de 1977 (fig. 7). Durante el resto del año su presencia es excepcional. Como se ha indicado anteriormente es principalmente invernal.

ROTÍFERA

Keratella cochlearis (GOSSE). Es una de las especies que se encuentran durante todo el año en los tres embalses; tan sólo falta a veces en alguna estación en los momentos de mínima densidad de su ciclo anual. Se comporta como

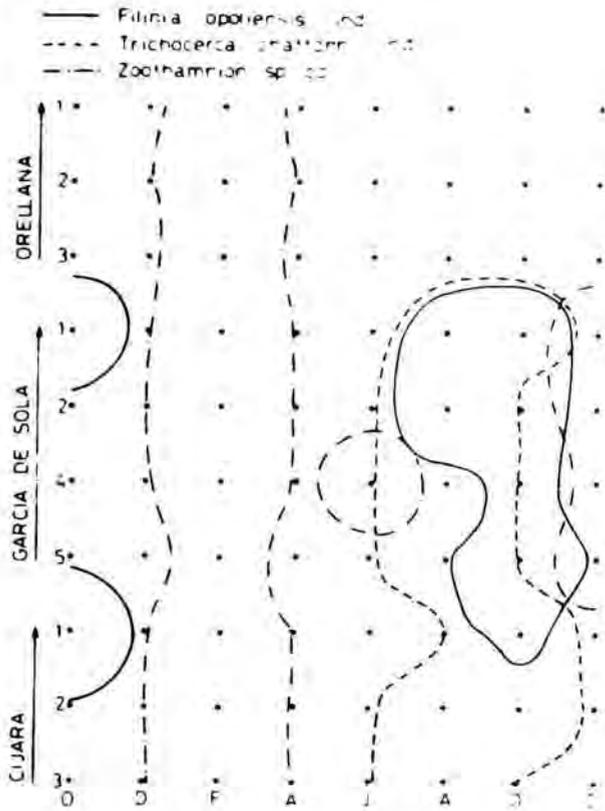


FIG. 7. Distribución espacial y temporal de *Filinia opoliensis*, *Trichocerca chattoni* y *Zoothamnion* sp. — *Spatial and temporal distribution of Filinia opoliensis, Trichocerca chattoni and Zoothamnion sp.*

una especie primaveral tardía, con su máxima abundancia anual en abril (con 7,2 ind./l de promedio en todo el sistema), que se prolonga hasta principios de verano, para después descender a abundancias inferiores a 1 ind./l. Excepcionalmente, en octubre de 1977 en la cola de Cijara se alcanzó una densidad de 75 ind./l que no se puede relacionar con ningún cambio simultáneo en los parámetros fisicoquímicos estudiados. La distribución espacial muestra un elevado grado de heterogeneidad, que se manifiesta especialmente en los meses de mayor abundancia de la especie (febrero a abril de 1977). Durante estos meses se observaron grandes diferencias, tanto entre embalses como entre las estaciones de presa y cola de un mismo embalse como se verá más tarde (pág. 64), siendo mucho más numerosa en las estaciones de la cola de cada embalse y en

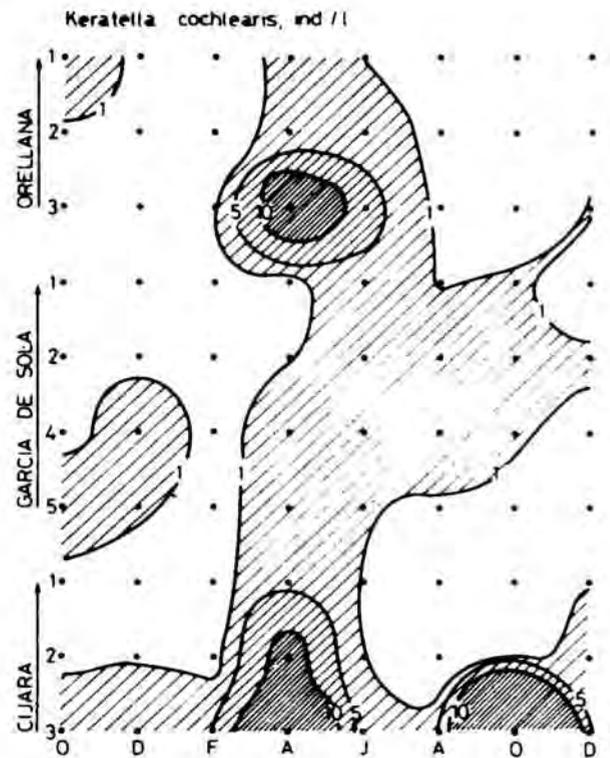


FIG. 8. Distribución espacial y temporal de *Keratella cochlearis*. — *Spatial and temporal distribution of Keratella cochlearis.*

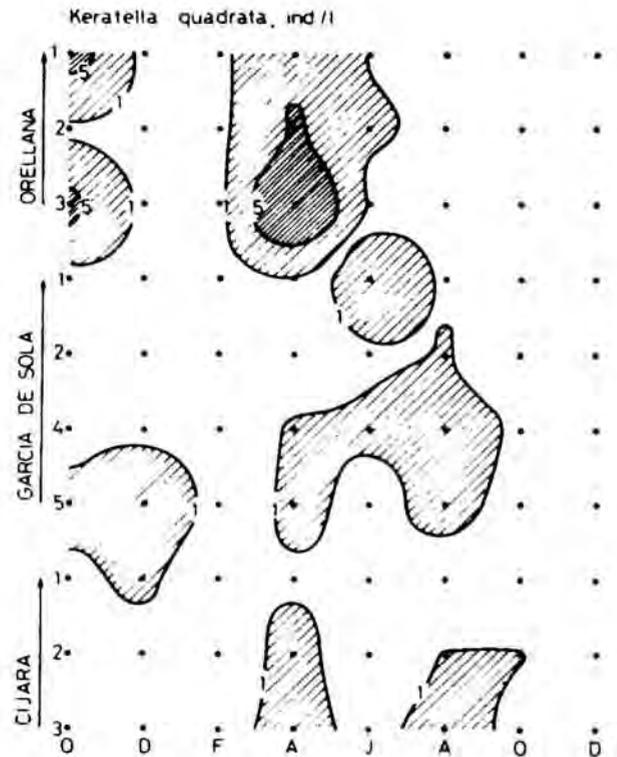


FIG. 9. Distribución espacial y temporal de *Keratella quadrata*. — *Spatial and temporal distribution of Keratella quadrata.*

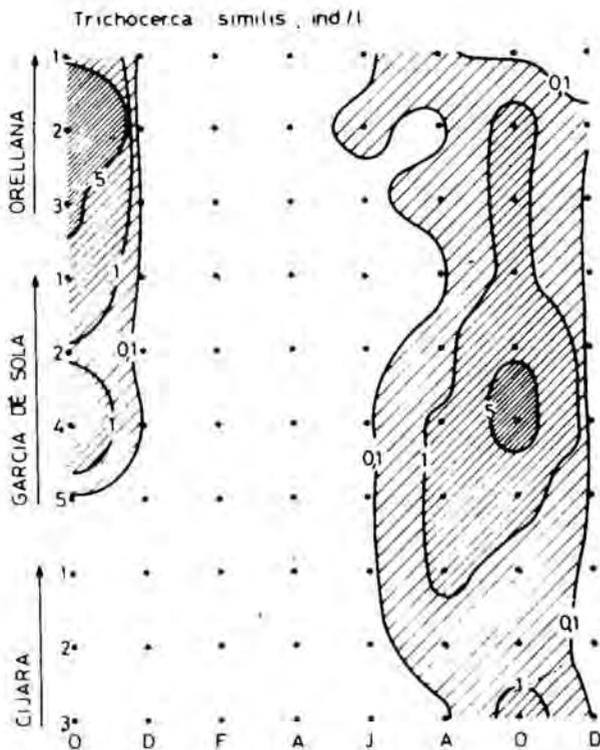


FIG. 10. Distribución espacial y temporal de *Trichocerca similis*. — Spatial and temporal distribution of *Trichocerca similis*.

Cijara y Orellana más que en García de Sola (fig. 8).

Keratella quadrata (MÜLLER). Muestra un comportamiento muy similar al de *K. cochlearis* en cuanto a su distribución a lo largo del año, aunque esta especie es mucho menos abundante. Únicamente llega a desaparecer totalmente de Orellana en el mes de agosto, mientras que en el resto de los embalses su desaparición es irregular y nunca de todas las estaciones. Presenta un máximo anual en abril (2,8 ind./l de promedio) que se continúa hasta los primeros meses de verano en algunas estaciones.

Durante la mayor parte del año, su distribución espacial es homogénea, quizá porque no alcanza nunca densidades muy elevadas. Únicamente en abril, coincidiendo con el máximo anual, se observa una heterogeneidad similar a la que se ha indicado para *K. cochlearis*.

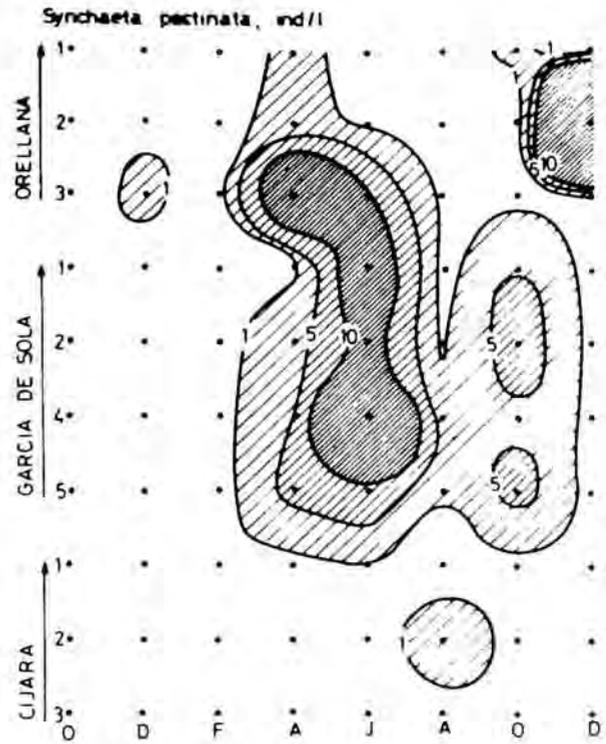


FIG. 11. Distribución espacial y temporal de *Synchaeta pectinata*. — Spatial and temporal distribution of *Synchaeta pectinata*.

Trichocerca similis (WIERZEJSKI).

Forma parte del conjunto de especies asociadas a agua mineralizada (ver pág. 62) y moderadamente cálidas. Presenta una marcada estacionalidad, que se manifiesta en dos máximos muy cortos, seguidos de su desaparición. El primer período de abundancia fue en octubre de 1976 asociado a la mayor conductividad del agua de todo el ciclo y el segundo, mucho menos importante, en idéntico mes de 1977. Su distribución espacial es bastante homogénea durante todo el año, sin que en ningún momento se observen diferencias entre embalses ni entre estaciones (fig. 10).

Aunque esta especie es considerada como característica de los meses de verano (MIRACLE, 1976; TOJA, 1980b), su presencia parece estar más asociada a la mineralización que a la temperatura, parámetros que normalmente se presentan asociados en sus fluctuaciones; sin embargo debido al desigual comportamiento

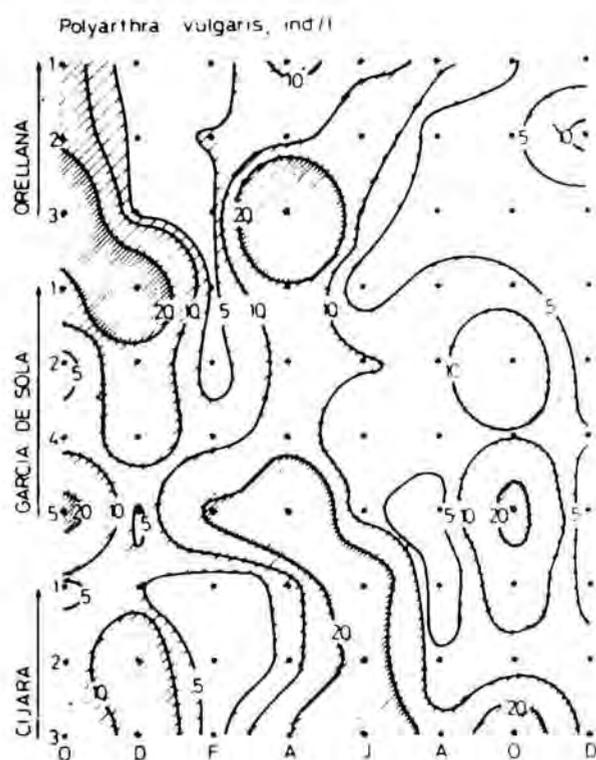


FIG. 12. Distribución espacial y temporal de *Polyarthra vulgaris*. — Spatial and temporal distribution of *Polyarthra vulgaris*.

de estos dos caracteres en 1976 se pudo observar que la población se mantuvo hasta finales de este año, a pesar del descenso de la temperatura del agua, mostrando su mayor preferencia o resistencia a las aguas mineralizadas. En 1977, en que ambos parámetros evolucionaron conjuntamente, no se apreció ninguna desviación en su ciclo típico y el máximo de su densidad fue en verano.

Trichocerca chattoni (BEAUCHAMP). Ha sido una especie de aparición muy ocasional, ya que sólo se capturó en el mes de agosto y en los embalses de Cíjara y García de Sola. Su abundancia nunca superó valores de 1 ind./l (fig. 7). Se comporta como una especie estenoterma de aguas cálidas, con una periodicidad muy marcada que la caracteriza bien como especie de verano dentro del ciclo anual.

Synchaeta pectinata (EHRENBERG). Dentro de este grupo de embal-

ses se comporta como una especie de transición entre las típicamente primaverales y las de verano. Después de desaparecer prácticamente durante los meses de otoño e invierno, en abril comienza a aumentar su densidad, para alcanzar la máxima abundancia anual en junio (7,9 ind./l de promedio). A partir de este momento va desapareciendo a lo largo del verano, con la excepción de García de Sola, donde vuelve a dar un pequeño máximo en octubre. En diciembre de 1977, en la estación central de Orellana hubo un gran desarrollo (101 ind./l) que no correspondió con ningún cambio señalado de las características ambientales. Si bien no se observan grandes diferencias en las densidades halladas entre las estaciones de presa y cola dentro de cada embalse, se detectó una mayor preferencia por el embalse de García de Sola, que es el menos mineralizado de los tres.

Polyarthra vulgaris (CARLIN). Además de ser uno de los rotíferos de mayor constancia a lo largo del período estudiado, es la especie más abundante de todas. Dentro de la continuidad de su presencia, su abundancia sufre una serie de fluctuaciones muy marcadas que permiten situarla perfectamente dentro del contexto de la sucesión normal. Presenta un primer máximo en primavera, que se prolonga hasta principios de verano, con abundancias que oscilan entre 6,1 y 18,7 ind./l de promedio lo cual coloca a esta especie entre las de transición de primavera a verano. En los momentos de mayor estiaje (octubre de 1976 y 1977) se produce un segundo máximo, mucho menor que el anterior (11,9 ind./l) y, a partir de este momento, va disminuyendo hasta alcanzar los valores mínimos en invierno (fig. 12).

Polyarthra major (BURCKHARDT). Únicamente se diferencia de *P. vulgaris* en que es menos abundante y persistente en el tiempo, por lo demás su comportamiento es similar, con un máximo muy marcado en primavera (45,5 ind./l de promedio), que se produce con cierta an-

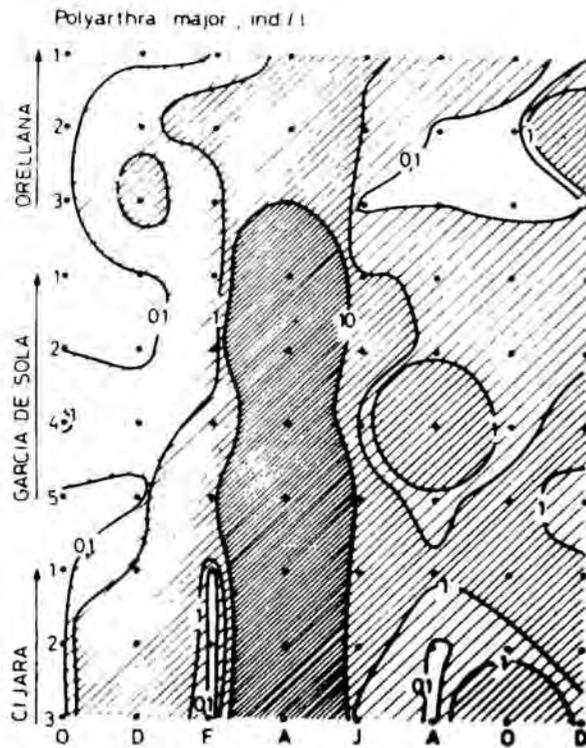


FIG. 13. Distribución espacial y temporal de *Polyarthra major*. — Spatial and temporal distribution of *Polyarthra major*.

telación al de *P. vulgaris*. En los momentos de mayor abundancia se observa una clara diferenciación entre las estaciones de presa y cola, alcanzando valores más altos en estas últimas. Entre embalses no se observan diferencias significativas entre Cijara y García de Sola, pero sí entre estos dos y Orellana, donde es siempre menos abundante y incluso desaparece en los meses de invierno (fig. 13).

***Asplanchna priodonta* (GOSSE).** Se encuentra presente durante todo el año, siendo el rotífero más abundante después de *Polyarthra vulgaris*. A lo largo del período estudiado ha presentado dos máximos, coincidiendo con los meses más cálidos y de mayor mineralización. En octubre de 1976 se alcanzó la mayor abundancia de todo el período estudiado (21 ind./l de promedio) lo que se interpreta como una prolongación del máximo de verano que no se estudió. Con posterioridad no se volvió a incrementar la abundancia de esta especie hasta junio y agos-

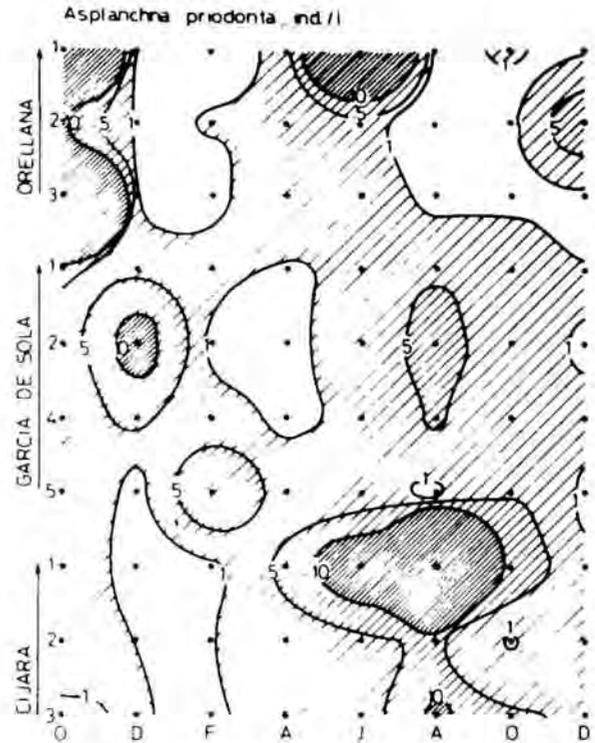


FIG. 14. Distribución espacial y temporal de *Asplanchna priodonta*. — Spatial and temporal distribution of *Asplanchna priodonta*.

to de 1977, cuando alcanzó densidades de 7,1-8,7 ind./l de promedio (fig. 14). Es más abundante en los embalses de Cijara y Orellana, coincidiendo con una mayor mineralización del agua de estos embalses y mostrando con ello una preferencia similar a la manifestación en su ciclo anual. A diferencia de las demás especies de rotíferos se presenta con mayor abundancia en las estaciones próximas a la presa, incluso en los máximos anuales, lo que se interpreta como una adaptación a la vida típicamente pelágica.

***Hexarthra mira* (HUDSON).** Es una especie mucho menos abundante y más temporal que *Asplanchna priodonta*, pero muestra un ciclo anual parecido. *H. mira* puede considerarse característica de aguas cálidas y mineralizadas, ya que apareció a finales de verano de 1976 y en los meses de junio a agosto de 1977. Durante el resto del año desapareció prácticamente de todas las estaciones (figura 15). No se observaron grandes dife-

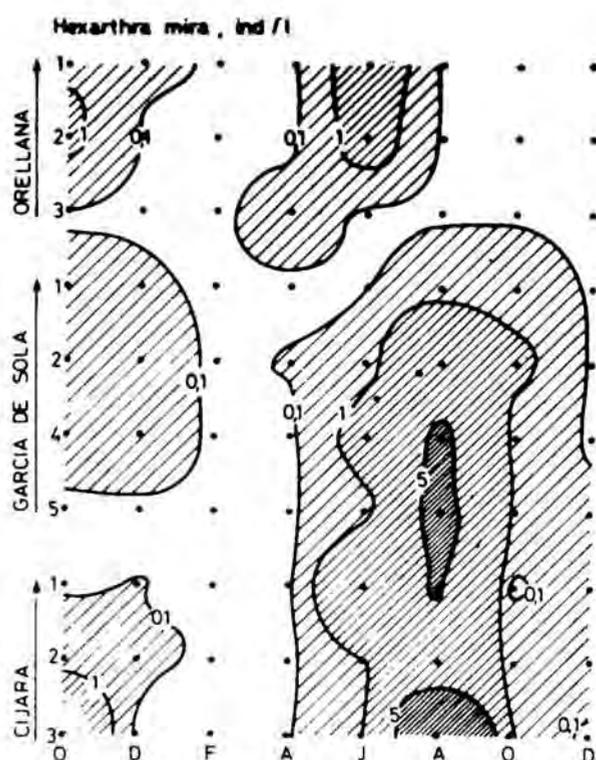


FIG. 15. Distribución espacial y temporal de *Hexarthra mira*. — Spatial and temporal distribution of *Hexarthra mira*.

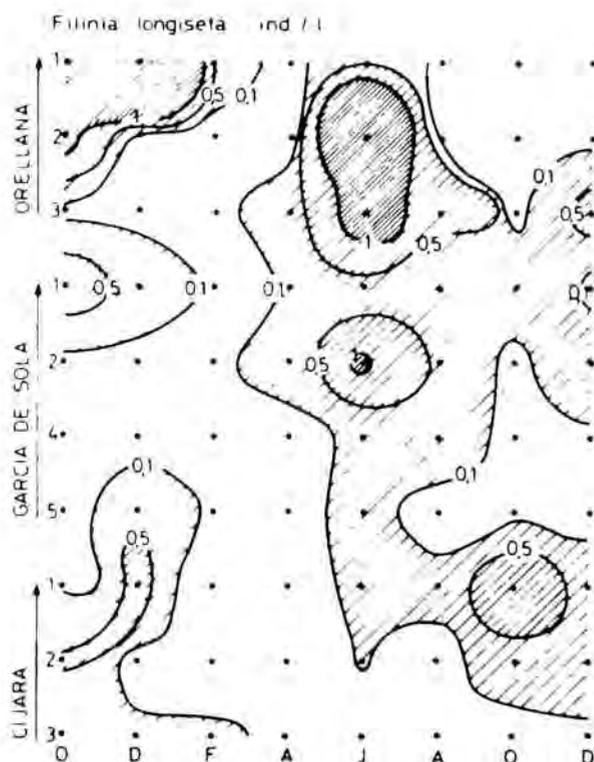


FIG. 16. Distribución espacial y temporal de *Filinia longiseta*. — Spatial and temporal distribution of *Filinia longiseta*.

rencias en las abundancias respectivas de los tres embalses, aunque fue algo más importante en las estaciones de cola en verano de 1977.

Filinia longiseta (EHRENBERG). Aparece entre las especies típicamente estivales. El comportamiento de esta especie es muy similar al de *Trichocerca similis*, en el sentido de que parece más dependiente de la mineralización del agua que de la temperatura. *F. longiseta* únicamente ha aparecido con una cierta importancia (0,6 ind./l de promedio) en octubre y diciembre de 1976 y en junio de 1977 (fig. 16).

Filinia opoliensis (ZACHARIAS). Es mucho más escasa y más de temporada que *F. longiseta* aunque ha mostrado un idéntico comportamiento a lo largo del período estudiado. Su incidencia en este sistema de embalses es muy baja (la mayor abundancia ha sido de 1,33 ind./l y más bien con carácter excepcional). Su

mayor interés reside en que es una de las especies de rotíferos más representativa de los meses de verano, y se correlaciona más con la temperatura que con la mineralización. Esta tendencia, precisamente contraria a la que manifestó *F. longiseta*, se observa también en la distribución espacial (fig. 7) ya que únicamente ha sido hallada en el embalse de García de Sola, que como se recordará es el menos mineralizado de los tres.

CLADOCERA

Diaphanosoma brachyurum (LIÉVIN). Es el cladocero más abundante de cuandos han aparecido y a la vez el que presenta una mayor estacionalidad. Aunque no llega a desaparecer totalmente en ningún momento de los tres embalses, durante los meses de invierno a primavera falta por completo en algunas estaciones y, en las restantes, su abundancia desciende a valores inferiores a 0,1 ind./l.

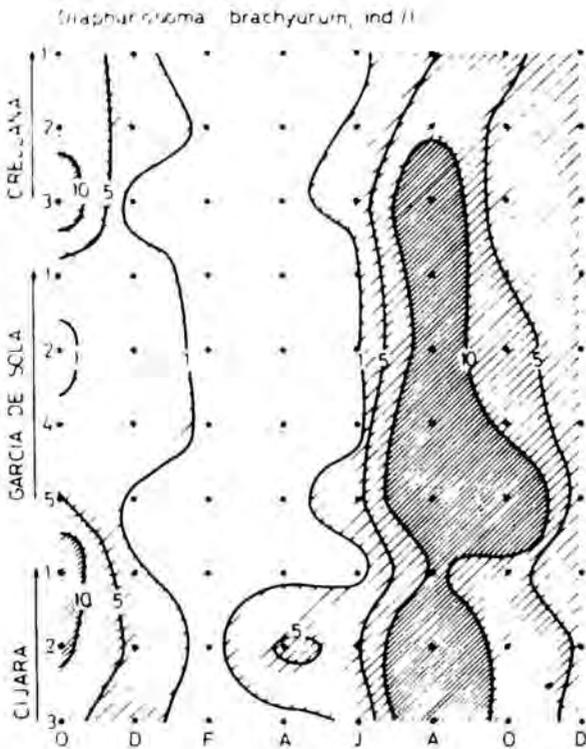


FIG. 17. Distribución espacial y temporal de *Diaphanosoma brachyurum*. — Spatial and temporal distribution of *Diaphanosoma brachyurum*.

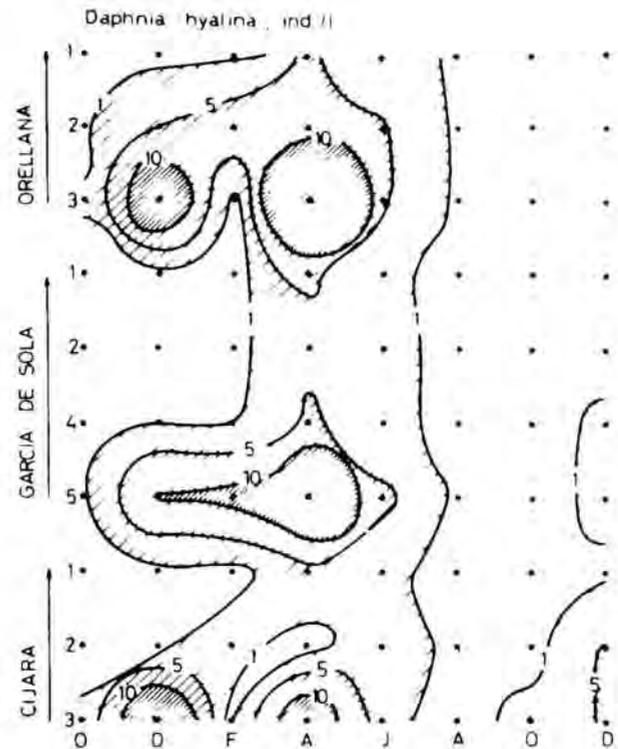


FIG. 18. Distribución espacial y temporal de *Daphnia hyalina*. — Spatial and temporal distribution of *Daphnia hyalina*.

A partir de junio hay un incremento en la población hasta el mes de agosto en que llega a la máxima abundancia anual (15,1 ind./l de promedio). Desde este momento hay un paulatino descenso que puede prolongarse más o menos según las características del año, ya que después de las lluvias otoñales la población empieza a descender hasta la primavera siguiente (fig. 17). *D. brachyurum* es el representante más característico de los cladóceros de verano, acompañado en algunas estaciones por *Bosmina longirostris*. Su distribución espacial es bastante homogéa como puede observarse en la figura 17, en especial en los meses de mayor abundancia. En octubre de 1976 la población era algo más abundante en los embalses de Cijara y Orellana, aunque no faltaba en García de Sola.

***Daphnia hyalina* (LEYDIG).** Se encuentra durante todo el año en todo el sistema de embalses, con la excepción de

Cijara en agosto de 1977. *D. hyalina* es el cladóceros más abundante después de *D. brachyurum* y, como éste, presenta también una estacionalidad muy marcada, sin que coincidan los momentos de máxima población de ambas especies. Se comporta como una especie de aguas frías, más abundante entre los meses de diciembre a abril. Dentro de este período es cuando se da la máxima heterogeneidad espacial (fig. 18), siendo mucho más abundante en las colas de los respectivos embalses que en las presas. No se observan grandes diferencias en su distribución dentro de los tres embalses.

***Ceriodaphnia pulchella* (SARS).** La máxima densidad anual se produce en junio, intercalándose entre los máximos de *D. hyalina* y de *D. brachyurum*. *C. pulchella* es mucho menos abundante que los otros cladóceros y llega a desaparecer de alguno de los embalses en los meses de invierno, como ocurre en Orellana en

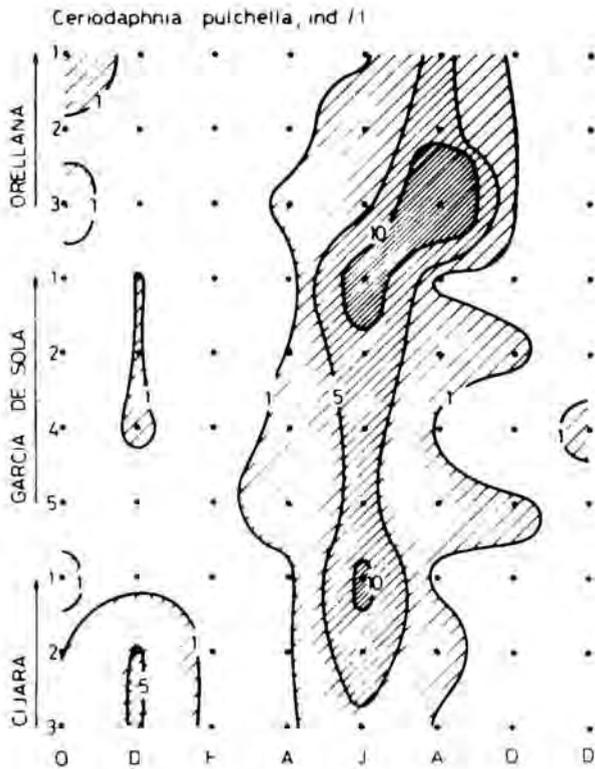


FIG 19. Distribución espacial y temporal de *Ceriodaphnia pulchella*. — Spatial and temporal distribution of *Ceriodaphnia pulchella*.

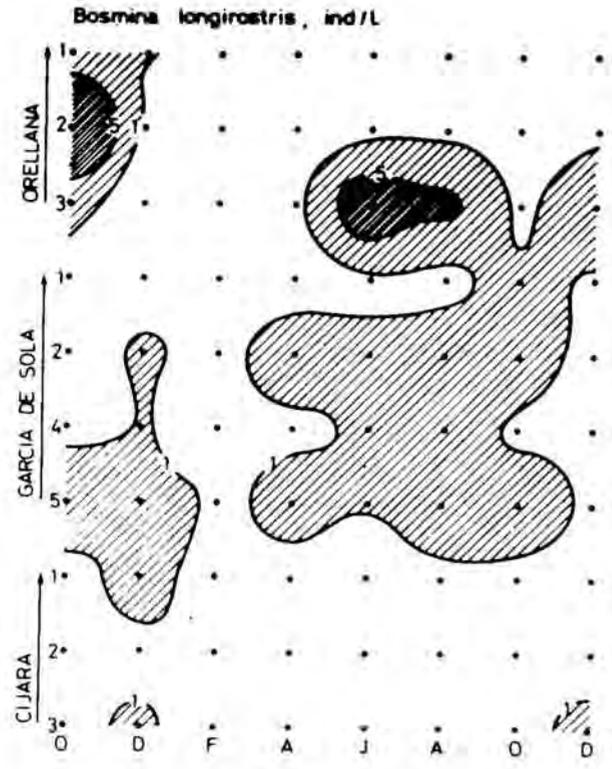


FIG 20. Distribución espacial y temporal de *Bosmina longirostris*. — Spatial and temporal distribution of *Bosmina longirostris*.

diciembre de 1976 y en Cijara en febrero de 1977 (fig. 19). No se han observado diferencias importantes en la densidad de individuos entre las estaciones ni entre los embalses, si bien en agosto se detectó una cierta diferenciación entre estaciones cuando la especie estaba bajando en su abundancia y faltaba en algunas estaciones.

Bosmina longirostris (O. F. MÜLLER). Muestra un comportamiento bastante independiente a lo largo de todo el ciclo anual. Su distribución temporal se superpone parcialmente a las de *C. pulchella* y *D. brachyurum* aunque en ningún caso alcanza la abundancia de estas dos especies. Su distribución espacial en los embalses es igualmente muy diferente, ya que tan sólo aparece con una cierta persistencia en García de Sola (fig. 20) y sin alcanzar casi nunca densidades superiores a 1 ind./l.

COPEPODA

Copidodiaptomus numidicus (GURNEY). Se encuentra durante todo el año en los tres embalses estudiados. Se trata de una especie que parece característica de aguas mineralizadas y eutróficas (ARMENGOL, 1978), y por ello aparece en las épocas de mayor temperatura y mineralización del agua. En el período estudiado presenta dos máximos bien marcados. El primero de octubre a diciembre de 1976 (12,2-13,1 ind./l) que coincide con el momento de mayor estiaje. Durante el año siguiente, mucho más húmedo y sin fluctuaciones tan considerables de nivel, la mayor densidad se alcanzó en los meses de abril a agosto (14,5-19,4 ind./l), para decrecer a continuación hasta diciembre. Se detectaron dos períodos de actividad reproductiva, el primero a finales de 1976, en el que nacen los individuos que pasan el invierno en fase de

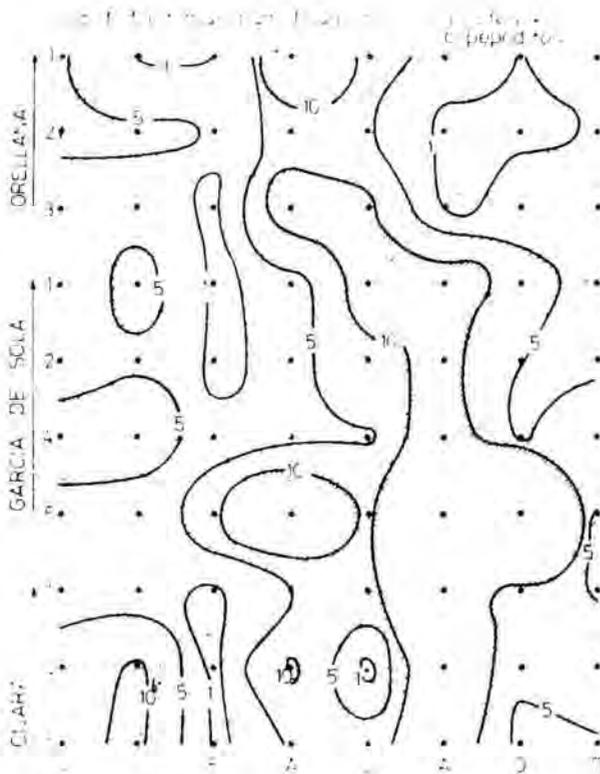


FIG. 21. Distribución espacial y temporal de los individuos adultos más las fases de copepodo de *Copidodiaptomus numidicus*. — Spatial and temporal distribution of the adults plus the copepodite stages of *Copidodiaptomus numidicus*.

desarrollo y alcanzan la madurez en primavera, y el segundo en primavera, cuyos descendientes llegan a adultos en otoño. La distribución espacial es bastante desigual según las tres etapas de desarrollo consideradas. Como promedio anual los adultos y copepoditos son algo más abundantes en Cijara y García de Sola (0,98 y 0,89 ind./l respectivamente) que en Orellana (0,48 ind./l) y todos ellos con densidades algo mayores en las estaciones de la cola (fig. 21). No se observan desigualdades notables en la densidad media de los nauplios en los tres embalses. No obstante, dentro de cada uno, son más abundantes en las estaciones de las colas, en especial durante los períodos de mayor actividad reproductora.

Acanthocyclops robustus (SARS). Se encuentra durante todo el año en los tres embalses, mostrando un comportamiento desigual aunque similar al de *Co-*

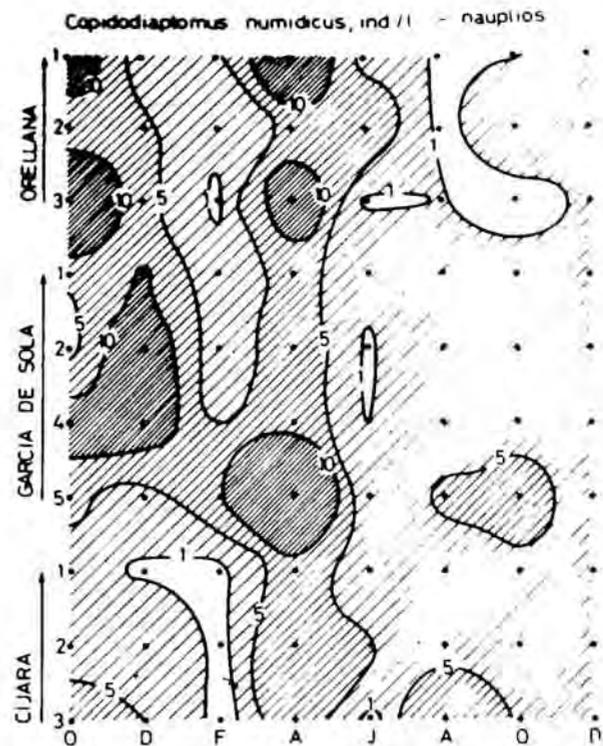


FIG. 22. Distribución espacial y temporal de las formas nauplio de *Copidodiaptomus numidicus*. — Spatial and temporal distribution of the nauplii of *Copidodiaptomus numidicus*.

pidodiaptomus numidicus en cuanto a su ciclo anual. A fines de 1976 y coincidiendo con el mayor estiaje de los tres embalses se alcanzó la mayor abundancia de todo el ciclo (figs. 23 y 24) (22,6-27 ind./l). Durante 1977 se presentaron dos máximos, el primero en abril (12,14 ind./l) y el segundo en agosto (9,81 ind./l). Este último coincide, al igual que el año anterior, con el mínimo anual del volumen del agua embalsada. Esta distribución a lo largo del ciclo anual permite considerar a esta especie como propia de los meses cálidos del año y correlacionada con la mineralización. *Acanthocyclops robustus* muestra dos períodos reproductivos a lo largo de su ciclo anual, coincidiendo con las abundancias más elevadas de dicha especie, sincrónicas con las de *Copidodiaptomus numidicus*. El primer período reproductor se observó en primavera y el segundo a finales de verano. En 1976 debido a las características especiales de este año, el segundo pe-

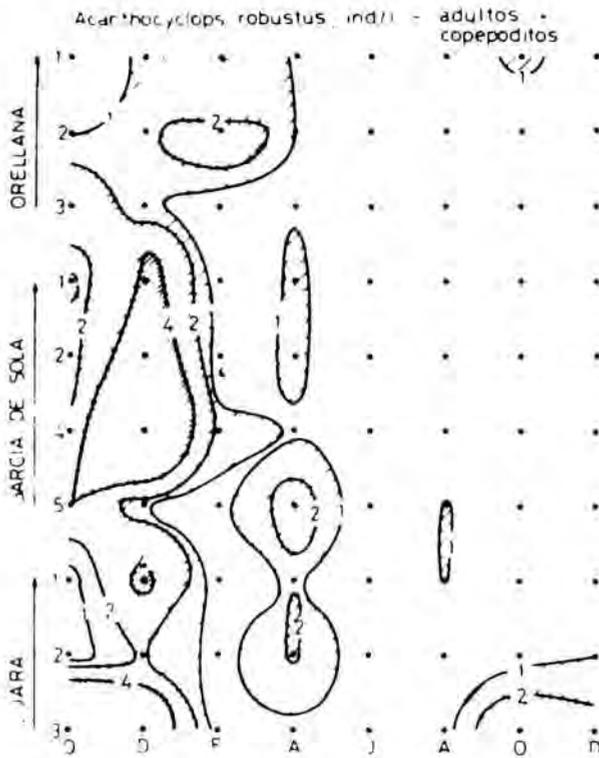


FIG. 23 Distribución espacial y temporal de los individuos adultos más las fases de copepodito de *Acanthocyclops robustus*. — Spatial and temporal distribution of the adults plus the copepodite stages of *Acanthocyclops robustus*.

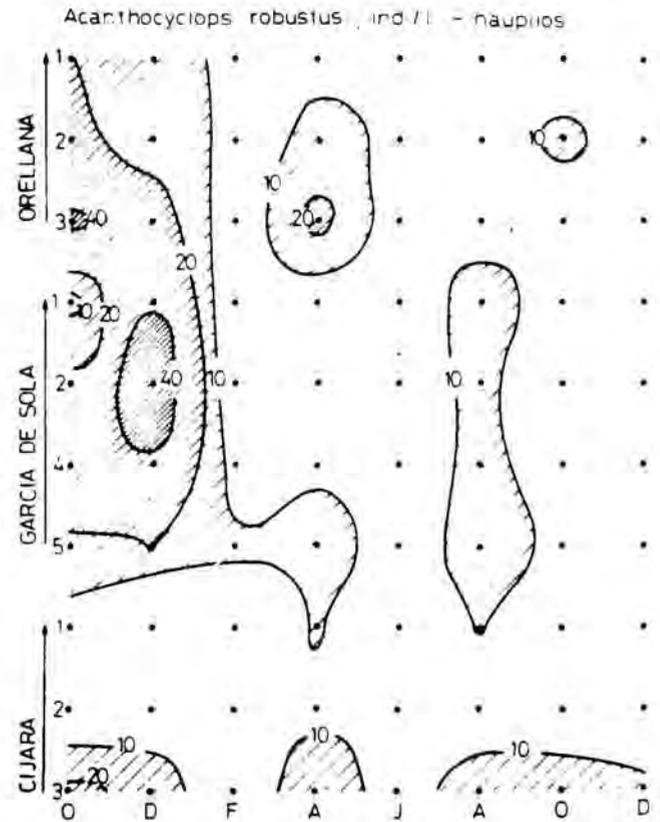


FIG. 24. Distribución espacial y temporal de las formas nauplio de *Acanthocyclops robustus*. — Spatial and temporal distribution of *Acanthocyclops robustus*.

río se retrasó hasta finales de diciembre.

La distribución espacial es bastante desigual en función de los tres estadios en que se ha dividido la población. Mientras que los adultos y copepoditos muestran a lo largo del año una distribución bastante homogénea y sin grandes diferencias entre las presas y las colas, los nauplios tienden a acumularse en las estaciones de cola (fig. 24). García de Sola es el embalse que muestra una mayor densidad de individuos.

CICLO ANUAL DEL ZOOPLANCTON EN RELACIÓN CON LAS CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES

La simple observación de las figuras 4 a 24 y de la tabla II es suficiente para tener una idea aproximada de la evolución temporal de las especies más representativas de este sistema de embalses. Se

trata ahora de analizar los cambios en la composición de la comunidad y su relación con las fluctuaciones ambientales.

El tratamiento conjunto de los datos del zooplancton se ha realizado mediante un análisis de componentes principales. Para cada estación y cada muestreo se han agrupado las abundancias expresadas en número de individuos por litro para las 21 especies más características. Previamente al análisis se han transformado los datos según la expresión $X = \log (X + 0,01)$, para estabilizar las varianzas (IBÁÑEZ, 1971; ESTRADA, 1975; FLOS, 1979). En la figura 25 puede verse la distribución de las especies en el espacio formado por los dos primeros ejes principales que han resultado del análisis. El tanto por ciento de la varianza explicado por cada uno de estos ejes ha sido del 24 % para el primero y el 14 % para el segundo. Debido a que el grado de asociación entre especies, en este tipo de análisis, viene deter-

TABLA II. — Abundancias medias mensuales (n.º ind./l) de las especies capturadas para el conjunto de estaciones. — *Monthly mean abundances (n.º ind./l) of the recorded species in all the stations.*

| | -----1976----- | | -----1977----- | | | | | |
|----------------------------------|----------------|-------|----------------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | Oct. | Dic. | Feb. | Abr. | Jun. | Ago. | Oct. | Dic. |
| PROTOZOA | | | | | | | | |
| <i>Codoñella cratera</i> | 0,- | 26,90 | 10,- | 7,11 | 0,08 | 3,43 | 44,42 | 97,02 |
| <i>Epistylis rotans</i> | 0,55 | 0,37 | 0,73 | 0,47 | 1,89 | 1,23 | 1,04 | 0,44 |
| <i>Vorticella</i> sp. | 0,47 | 0,11 | 0,12 | 0,16 | 0,19 | 0,04 | 0,58 | 1,12 |
| <i>Zoothamnion</i> sp. | 0,- | 0,- | 3,- | 3,- | 0,03 | 0,- | 0,- | 0,09 |
| ROTIFERA | | | | | | | | |
| <i>Keratella cochleari</i> | 1,23 | 0,94 | 0,37 | 7,18 | 2,52 | 1,- | 8,04 | 1,12 |
| <i>Keratella quadrata</i> | 1,52 | 0,63 | 0,11 | 2,80 | 0,74 | 1,04 | 0,24 | 0,16 |
| <i>Trichocerca similis</i> | 5,78 | 0,- | 0,01 | 0,- | 0,02 | 0,50 | 1,94 | 0,01 |
| <i>Trichocerca chattoni</i> | 0,- | 0,- | 0,- | 0,- | 0,- | 1,67 | 0,15 | 0,- |
| <i>Synchaeta pectinata</i> | 0,02 | 0,22 | 0,- | 3,93 | 7,92 | 0,66 | 2,46 | 10,26 |
| <i>Polyarthra vulgaris</i> | 13,87 | 10,16 | 4,98 | 18,76 | 16,10 | 5,86 | 11,91 | 4,27 |
| <i>Polyarthra major</i> | 0,10 | 1,37 | 1,34 | 45,48 | 1,- | 0,77 | 1,03 | 1,34 |
| <i>Asplanchna priodonta</i> | 21,57 | 2,61 | 1,57 | 3,93 | 7,16 | 8,66 | 2,67 | 2,35 |
| <i>Hexarthra mira</i> | 0,64 | 0,18 | 0,- | 0,06 | 1,17 | 3,31 | 0,44 | 0,14 |
| <i>Filinia longiseta</i> | 0,42 | 0,68 | 0,06 | 0,07 | 0,64 | 0,17 | 0,16 | 0,18 |
| <i>Filinia opoliensis</i> | 0,11 | 0,- | 0,- | 0,04 | 0,- | 0,06 | 0,22 | 0,01 |
| CLADOCERA | | | | | | | | |
| <i>Diaphanosoma brachyurum</i> | 7,53 | 2,29 | 0,02 | 0,56 | 1,35 | 15,16 | 7,33 | 2,48 |
| <i>Daphnia hyalina</i> | 0,39 | 5,12 | 2,49 | 9,48 | 3,23 | 0,24 | 0,29 | 1,96 |
| <i>Ceriodaphnia pulchella</i> | 1,03 | 1,41 | 0,08 | 0,86 | 6,43 | 4,31 | 0,62 | 0,36 |
| <i>Bosmina longirostris</i> | 1,98 | 1,18 | 0,14 | 0,58 | 1,43 | 1,60 | 0,91 | 0,77 |
| COPEPODA | | | | | | | | |
| <i>Copidodiaptomus numidicus</i> | | | | | | | | |
| adultos + copepoditos | 4,67 | 5,41 | 1,62 | 8,38 | 7,82 | 10,97 | 7,37 | 4,52 |
| nauplios | 8,46 | 6,84 | 2,24 | 11,01 | 2,80 | 3,56 | 2,65 | 2,55 |
| <i>Acanthocyclops robustus</i> | | | | | | | | |
| adultos + copepoditos | 2,52 | 4,08 | 0,99 | 1,25 | 0,18 | 0,49 | 0,72 | 0,80 |
| nauplios | 20,13 | 22,94 | 4,96 | 10,89 | 3,22 | 9,33 | 5,84 | 5,78 |

minado por el ángulo que forman los vectores de cada una (LEGENDRE & LEGENDRE, 1979), es posible reconocer en el espacio resultante grupos de especies asociadas o de distribución afín.

Existe una clara ordenación temporal entre los grupos de especies que han aparecido en el análisis del zooplancton (figura 25). La sustitución de unas especies por otras a lo largo del año es una de las manifestaciones más características del ciclo anual de un lago o embalse, que se debe a cambios profundos en las condiciones ambientales del sistema. La interpretación de los resultados de este análisis del zooplancton se ha podido realizar, por consiguiente, a partir de las variaciones de los parámetros fisicoquímicos que se estudiaron simultáneamente con el zooplancton. La metodología de recogida de muestras y de análisis químico

es igual a la utilizada en otro estudio anterior de embalses (MARGALEF *et al.*, 1976).

El tratamiento de los datos se ha llevado a cabo de forma idéntica a la del zooplancton, es decir, mediante un análisis de componentes principales previa transformación logarítmica y de forma parecida a como se trataron los datos en el estudio general de más de 100 embalses en España (MARGALEF *et al.*, 1976). En los resultados de este análisis de los datos fisicoquímicos destacan tres valores propios significativamente superiores a la unidad que permiten explicar las variaciones más importantes que se producen a lo largo del período estudiado (fig. 26).

El primer eje principal (38 % de la varianza) agrupa perfectamente una serie de variables estrechamente relaciona-

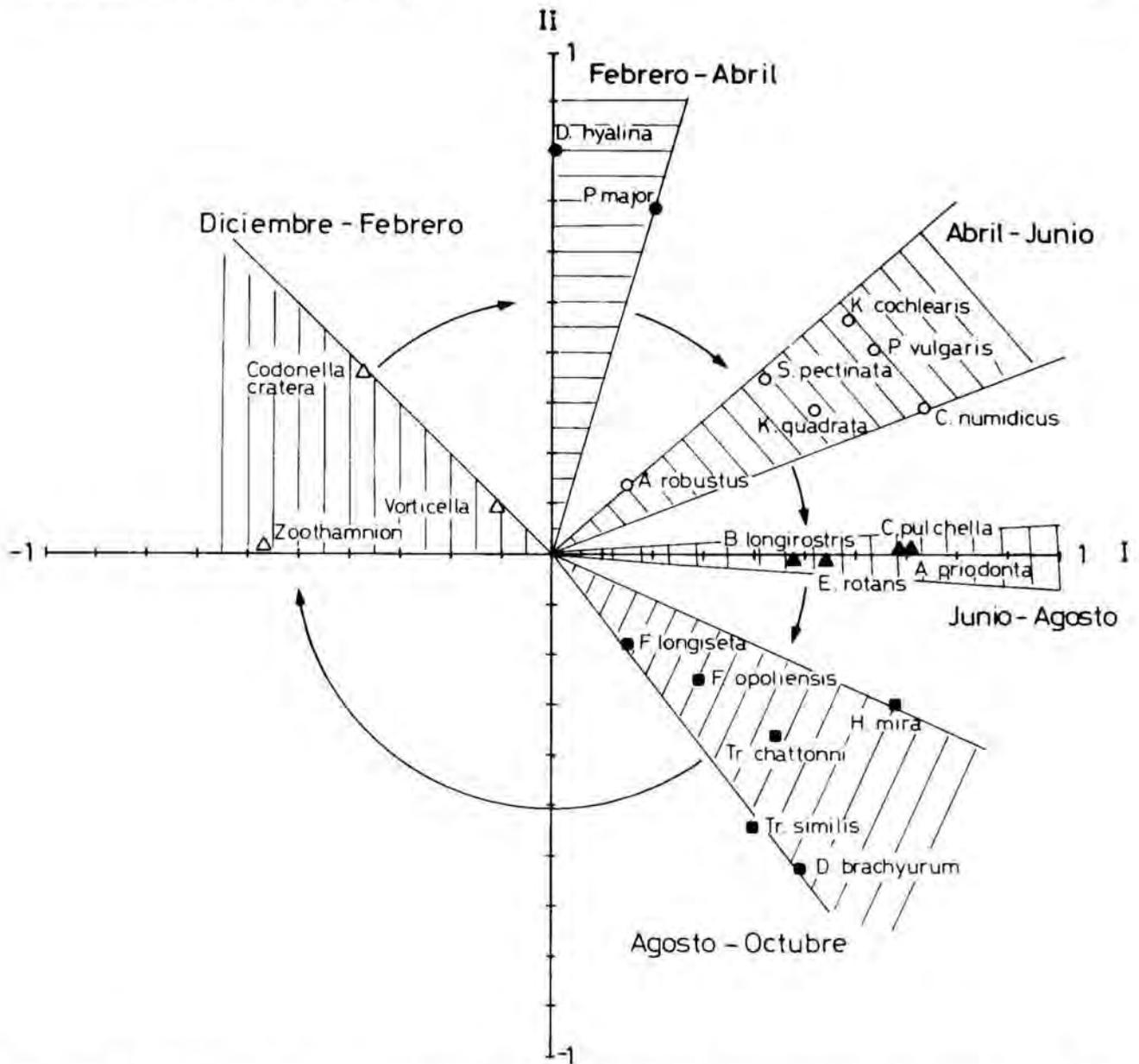


FIG. 25. Distribución de las especies en el espacio de los dos primeros ejes resultantes del análisis de componentes principales. Los sectores sombreados agrupan a las especies que presentan su máxima abundancia de forma sincrónica. El conjunto de grupos muestra los cambios en la composición de especies que caracterizan el ciclo anual de los embalses estudiados. — *Distribution of the species in the plane defined by the two first axes in an analysis of principal components. The shaded areas joins the species that show synchronic maximum abundances in the indicated months. The groups show the changes in the species composition in an annual cycle.*

das entre sí como son la conductividad, alcalinidad y las concentraciones de cloruros y sulfatos. Estos parámetros caracterizan muy bien la mineralización del agua y en este sentido se ha interpretado el eje.

La posición relativa de la concentración de oxígeno con respecto a la temperatura y la profundidad de visión del disco de Secchi es la característica más importante que destaca el segundo eje principal (18 % de la varianza). En los

meses de verano en que la temperatura del agua es elevada, la concentración de oxígeno baja considerablemente en relación con la anoxia existente en el fondo de los embalses. Por el contrario, en invierno baja la temperatura y hay un aumento considerable de la turbulencia del agua y que posibilita la oxigenación del fondo. La profundidad de visión del disco de Secchi está correlacionada con la temperatura, porque en invierno hay un descenso generalizado de la transparen-

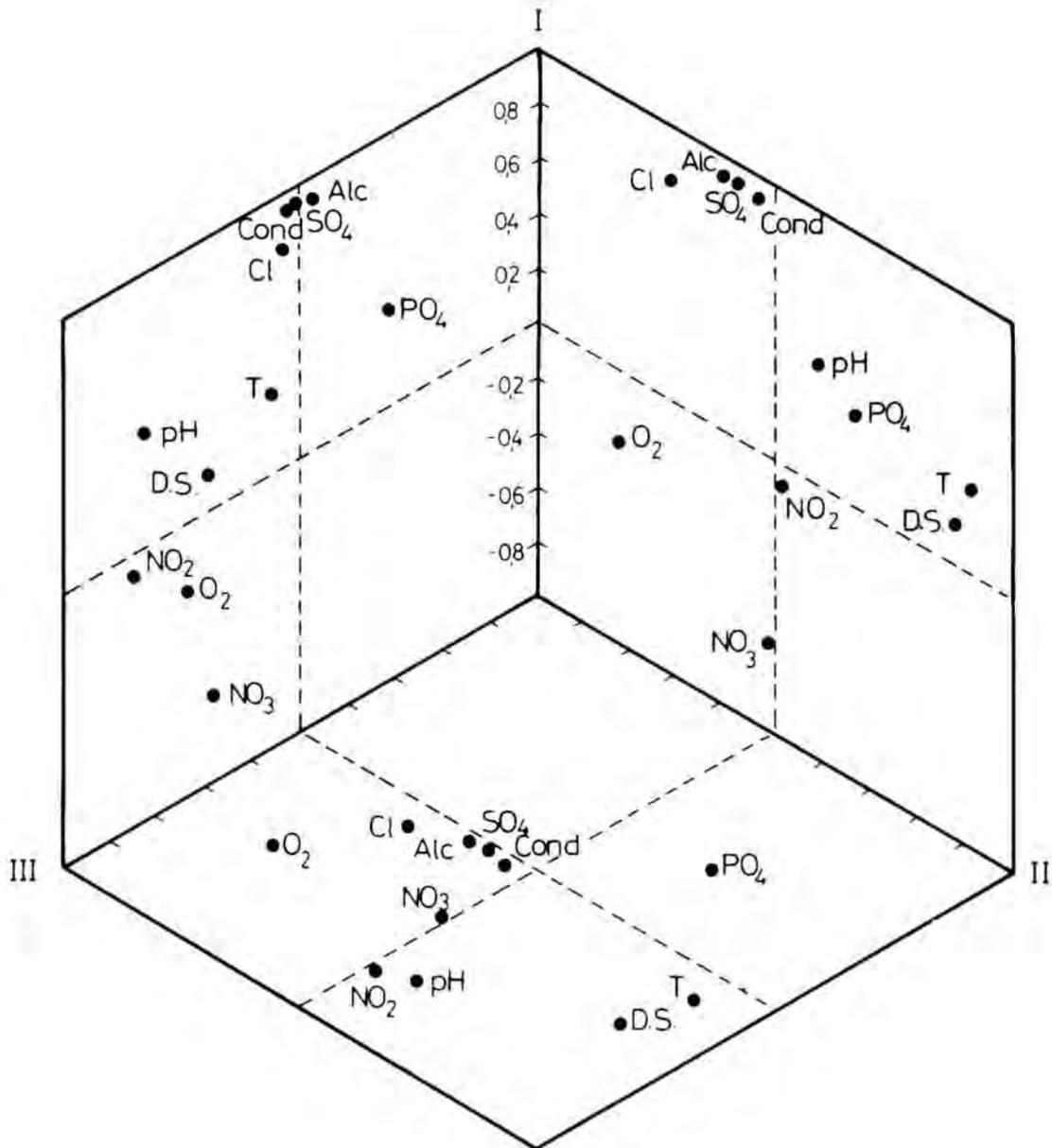


FIG. 26. Distribución de las 11 variables fisicoquímicas estudiadas en el espacio de los tres primeros ejes del análisis de componentes principales aplicado a las 80 muestras recogidas (10 estaciones \times 8 muestreos). DS profundidad del disco de Secchi. — *Distribution of the 11 physicochemical variable studied in the space of the three first axes of a principal component analysis, for the 80 collected samples (10 stations \times 8 samples). DS depth of Secchi disk.*

cia del agua como consecuencia de las arcillas y materiales en suspensión arrastrados por el agua de lluvia.

Este segundo eje se ha relacionado con los períodos de estratificación y mezcla de los embalses debido a que en este caso

la concentración de oxígeno del agua se debe más a la turbulencia producida por el viento que a la producción del fitoplancton.

El tercer eje principal (15 % de la varianza) discrimina entre dos variables

TABLA. III.— Abundancias medias anuales (n.º ind./l) en cada estación de las especies capturadas. — Annual mean abundances (n.º ind./l) for each station of the collected species.

| | ORELLANA | | | GARCIA DE SOLA | | | | CIJARA | | |
|----------------------------------|----------|-------|-------|----------------|-------|-------|-------|--------|------|-------|
| | 31 | 32 | 33 | 21 | 22 | 24 | 25 | 11 | 12 | 13 |
| PROTOZOA | | | | | | | | | | |
| <i>Codonella cratera</i> | 8,32 | 43,20 | 38,77 | 7,25 | 23,17 | 28,15 | 16,07 | 8,22 | 9,01 | 57,13 |
| <i>Epistylis rotans</i> | 0,72 | 0,13 | 0,58 | 0,86 | 1,09 | 2,56 | 1,38 | 0,72 | 0,22 | 0,16 |
| <i>Vorticella</i> sp. | 0,31 | 0,10 | 0,47 | 0,23 | 0,40 | 0,28 | 0,90 | 0,68 | 0,09 | 0,04 |
| <i>Zoothamnion</i> sp. | 0,08 | 0,47 | 0,11 | 0,85 | 0,76 | 0,58 | 0,06 | 0,24 | 0,31 | 0,42 |
| ROTIFERA | | | | | | | | | | |
| <i>Keratella cochlearis</i> | 0,88 | 0,68 | 3,32 | 0,88 | 1,20 | 1,78 | 1,32 | 0,77 | 2,22 | 14,98 |
| <i>Keratella quadrata</i> | 1,46 | 0,98 | 2,19 | 0,42 | 0,39 | 0,85 | 1,15 | 0,40 | 0,55 | 0,65 |
| <i>Trichocerca similis</i> | 0,48 | 5,43 | 1,03 | 0,56 | 0,66 | 1,38 | 0,37 | 0,24 | 0,09 | 0,18 |
| <i>Trichocerca chattoni</i> | 0,- | 0,01 | 0,- | 0,07 | 0,43 | 0,85 | 0,13 | 0,06 | 0,29 | 0,43 |
| <i>Synchaeta pectinata</i> | 0,40 | 13,07 | 3,94 | 2,78 | 3,11 | 4,91 | 2,88 | 0,15 | 0,36 | 0,25 |
| <i>Polyarthra vulgaris</i> | 6,83 | 8,34 | 14,04 | 11,34 | 8,98 | 8,38 | 16,29 | 8,77 | 7,42 | 17,- |
| <i>Polyarthra major</i> | 0,44 | 1,76 | 1,44 | 7,45 | 9,14 | 4,49 | 15,06 | 6,09 | 6,95 | 12,74 |
| <i>Asplanchna priodonta</i> | 15,31 | 2,89 | 14,03 | 2,81 | 3,46 | 2,76 | 2,94 | 10,83 | 4,52 | 3,61 |
| <i>Hexarthra mira</i> | 0,40 | 0,36 | 0,06 | 0,25 | 0,64 | 1,08 | 1,02 | 1,11 | 0,68 | 1,80 |
| <i>Filinia longiseta</i> | 0,89 | 0,50 | 0,38 | 0,26 | 0,27 | 0,06 | 0,06 | 0,33 | 0,15 | 0,07 |
| <i>Filinia opoliensis</i> | 0,- | -,-5 | 0,- | 0,11 | 0,08 | 0,03 | 0,17 | 0,11 | 0,- | 0,- |
| CLADOCERA | | | | | | | | | | |
| <i>Diaphanosoma brachyurum</i> | 3,11 | 3,59 | 4,77 | 3,30 | 3,26 | 4,80 | 6,50 | 4,46 | 7,13 | 4,99 |
| <i>Daphnia hyalina</i> | 1,26 | 3,93 | 6,62 | 1,06 | 0,99 | 1,34 | 6,19 | 0,76 | 1,40 | 5,47 |
| <i>Ceriodaphnia pulchella</i> | 1,28 | 1,40 | 3,37 | 2,28 | 1,75 | 1,56 | 1,60 | 1,88 | 1,97 | 1,77 |
| <i>Bosmina longirostris</i> | 0,49 | 1,79 | 2,64 | 0,48 | 1,25 | 0,89 | 2,20 | 0,31 | 0,21 | 0,46 |
| COPEPODA | | | | | | | | | | |
| <i>Copidodiaptomus numidicus</i> | | | | | | | | | | |
| adultos + copepoditos | 4,66 | 3,49 | 4,61 | 6,02 | 4,71 | 6,87 | 12,50 | 6,01 | 7,75 | 6,85 |
| nauplios | 5,77 | 4,18 | 5,97 | 4,22 | 4,91 | 6,14 | 7,25 | 2,64 | 3,78 | 5,39 |
| <i>Acanthocyclops robustus</i> | | | | | | | | | | |
| adultos + copepoditos | 0,88 | 1,13 | 0,87 | 1,01 | 1,51 | 2,- | 1,34 | 0,96 | 0,86 | 3,21 |
| nauplios | 7,51 | 10,29 | 13,81 | 9,41 | 13,76 | 14,14 | 12,68 | 4,72 | 4,67 | 12,85 |

con un comportamiento tan antagónico desde el punto de vista de la producción de fitoplancton como son el pH y la concentración de fosfatos. Cuando aumenta la producción primaria el equilibrio en el sistema carbónico-carbonato tiene como consecuencias más importantes el aumento del pH y la precipitación de carbonato cálcico. En estas condiciones, el fosfato del agua desciende rápidamente, parte consumido por las algas y parte precipitado junto con los carbonatos. Precisamente es a consecuencia de este proceso que se frena la producción de los sistemas muy eutróficos. En consecuencia, se ha relacionado este tercer eje con los períodos de producción alta y baja de los embalses considerados.

Para poder relacionar los grupos de especies del zooplancton con los resultados del análisis de las variables químicas, se han calculado los coeficientes de correlación entre las abundancias de cada

especie (Tabla III) y una serie de parámetros representativos de cada eje principal. Para expresar la mineralización se ha elegido la conductividad y para separar los períodos de estratificación y mezcla, la temperatura.

Si se proyectan las diferentes especies del zooplancton en un nuevo espacio cuyas coordenadas son los valores de los coeficientes de correlación anteriores (figura 27) puede observarse que se mantienen los grupos de especies que resultaron del análisis del zooplancton, a la vez que es posible interpretar los cambios de especies en el tiempo en función de las variaciones ambientales más significativas. Es interesante observar que, a pesar de que cada grupo está formado por especies de aparición sincrónica, su coincidencia puede ser debida a razones diferentes. En unos casos la mineralización parece ser el factor determinante de la distribución de algunas especies (*Fili-*

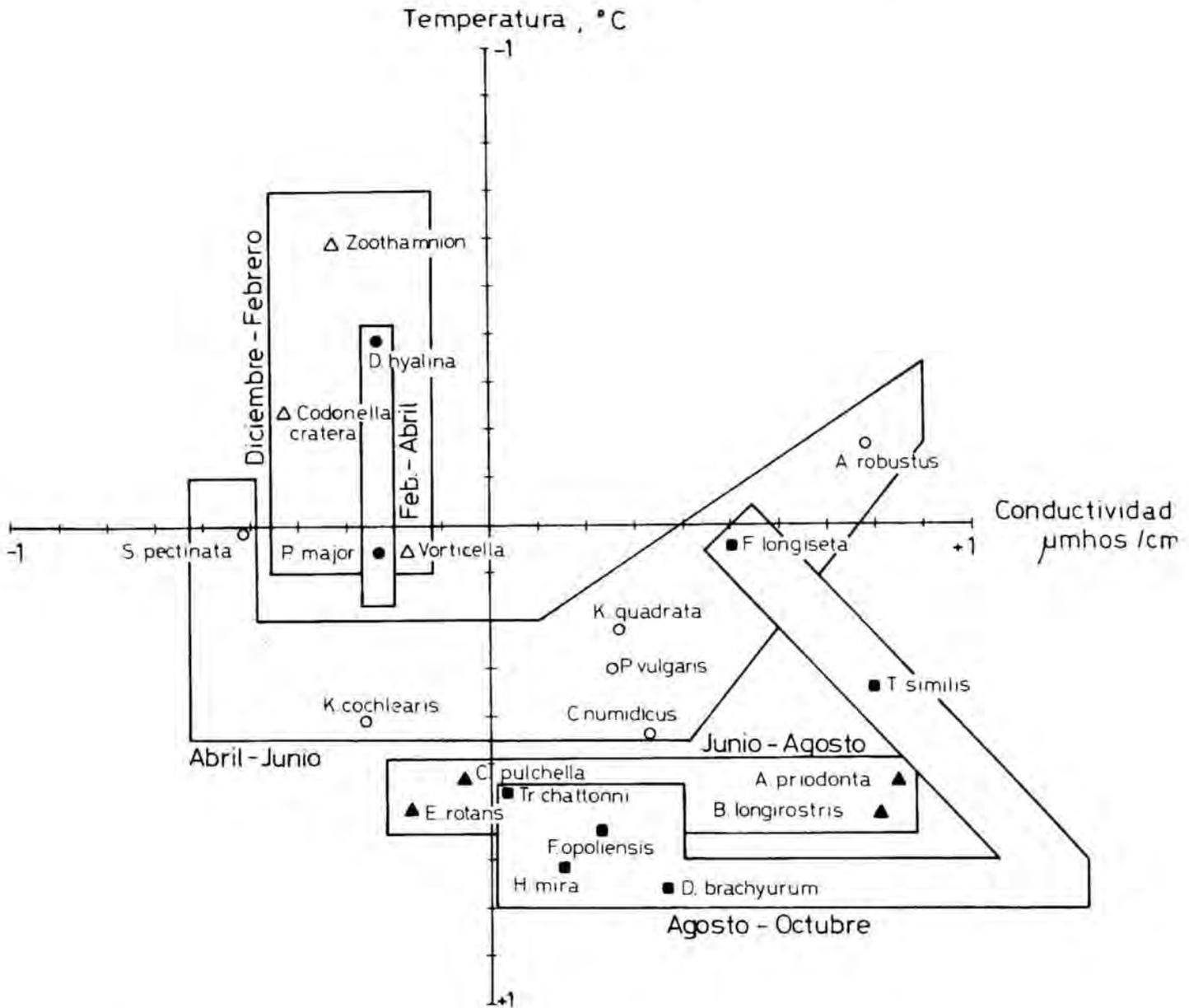


FIG. 27. Distribución de las especies en el espacio definido por los coeficientes de correlación entre las abundancias de cada especie en los sucesivos muestreos y la temperatura y conductividad del agua. Las especies están agrupadas según las asociaciones que se han establecido en la figura 25. — Distribution of the species in the space defined by the correlation coefficients between the abundance of each species in the different samples and the temperature and conductivity of water. The species are grouped according to the associations of the figure 25.

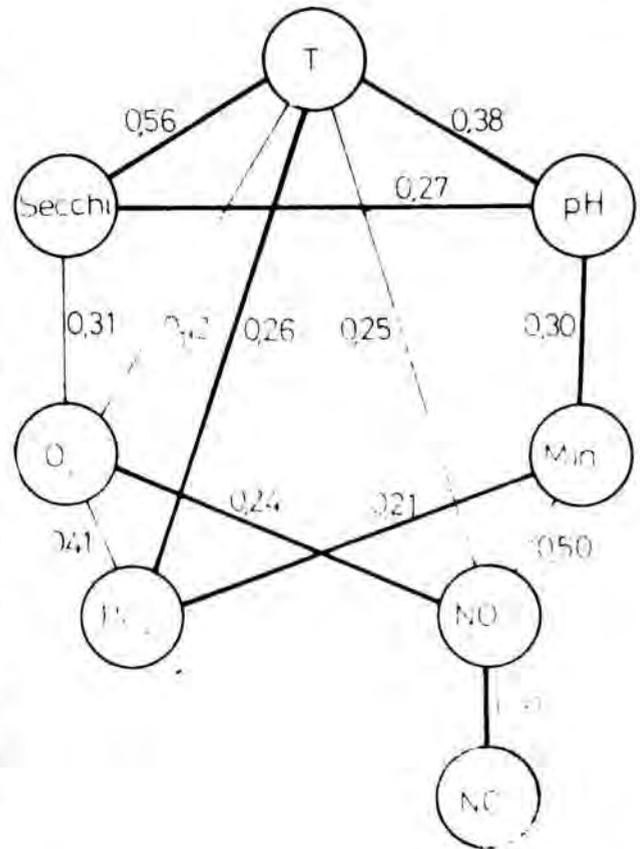
nia longisetia, *Acantocyclops robustus*, *Synchaeta pectinata*), otras se relacionan más con la temperatura (*Hexarthra mira*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Zoothamnion* sp.) o con ambos simultáneamente (*Asplanchna priodonta*, *Bosmina longirostris*). Debido a la mayor afinidad de algunas especies estivales con la mineralización del agua se comprende que durante los meses de

octubre a diciembre de 1976 el zooplankton tuviera una composición más similar al que se encontró en verano de 1977 que en invierno de este mismo año.

Puede parecer una simplificación excesiva explicar las variaciones en el ciclo anual del zooplankton en función de los cambios que se producen en la mineralización y temperatura del agua. En reali-

dad es el conjunto de factores ambientales el causante de estos cambios, aunque algunos pueden tener una manifestación más evidente, dando la impresión de ser ellos los determinantes de dichas variaciones.

En la figura 28 se pueden observar las correlaciones significativas que existen entre los diferentes parámetros estudiados, algunas de las cuales sugieren relaciones funcionales. Como se pone de manifiesto en dicha figura, la mineralización del agua y, en especial, la alcalinidad, está relacionada con la concentración de fosfatos, lo que determina una elevada eutrofia de los embalses en los meses de estiaje. Este tipo de relaciones entre factores ambientales puede favorecer la asociación indirecta de la mineralización con la persistencia de algunas especies, dando la impresión de que es aquel factor el que controla los cambios que se producen a lo largo del ciclo anual.



**HETEROGENEIDAD ESPACIAL
A NIVEL DE ESPECIE
Y DE POBLACIONES MIXTAS**

Hasta ahora se ha considerado conjuntamente los cambios temporales de las poblaciones planctónicas del sistema de embalses del río Guadiana. Para ello se ha prescindido de posibles diferencias locales en la distribución. Se trata ahora de analizar en detalle estas diferencias para buscar su significación dentro del esquema de funcionamiento conjunto.

La distribución espacial del zooplankton en un embalse es el resultado de la interacción de varias causas: la movilidad propia de cada especie, el movimiento de la masa de agua en la que están inmersos y las diferencias locales en nacimiento y muertes. La desigual importancia que cada una de estas causas de variación determina la particular distribución de cada especie en el embalse. Hay que considerar que la movilidad propia de cada especie puede variar en función de las características fisiológicas de los individuos, en tanto que el movimiento de una masa de agua puede ser muy

FIG. 28. Coeficientes de correlación entre las diversas variables fisicoquímicas estudiadas y calculadas sobre las 80 muestras recogidas. En trazo grueso se indican las correlaciones positivas y en trazo más fino las negativas. No se indican las correlaciones inferiores a 0,21. Se han agrupado en una sola variable (MIN) la concentración de cloruros y sulfatos así como la conductividad y la alcalinidad, todas ellas correlacionadas entre sí con valores superiores a 0,75. — *Correlation coefficient values between the physicochemical variables calculated for the 80 samples collected. The thick lines are positive correlations and the thin ones negative correlations. Correlations of less than 0,21 are not indicated. The variable MIN includes the concentration of chlorides and sulphates, and also conductivity and alkalinity, all of them with mutual correlation values over 0,75.*

importante y contribuir a la dispersión de la población.

La consideración de un embalse como un híbrido entre un río y un lago es particularmente oportuna para interpretar los cambios que se producen en la dirección del flujo principal. Mientras la cola es asimilable a un río, por el mayor predominio del transporte horizontal, la parte más próxima a la presa se asemeja

más a un lago, ya que como en éste, es más importante la organización vertical del espacio (períodos de estratificación y mezcla, sedimentación, migración vertical del zooplancton, etc.). Los cambios que se producen a lo largo de este eje teórico cola-presa afectan a la distribución de los organismos que vamos encontrando. Mientras en la cola hay un mayor predominio de la producción, en la presa es más importante la respiración, e igualmente hay una tendencia a aumentar la biomasa en el sentido de la corriente, característica tanto del fitoplancton (DICKMANN, 1969) como el zooplancton (BORECKY, 1965; COWELL, 1967).

Cuando hay una cadena de embalses, el mismo efecto se amplifica. Existe una cierta uniformidad en la composición específica del plancton debido al efecto de arrastre de la corriente, pero al mismo tiempo las comunidades varían como consecuencia de la diferenciación de las condiciones ambientales según el eje del embalse (ARMENGOL, 1980).

Distribución espacial de las especies más representativas. En primer lugar se ha estudiado el tipo de distribución espacial de cada especie. Para cada especie y muestreo se ha realizado un análisis de la varianza encajado para tamaños muestrales diferentes, según el modelo aplicado por MOELLERING & TOLLER (1972).

Este tipo de análisis de la varianza permite estimar si existen diferencias significativas en la abundancia de cada especie en los distintos niveles jerárquicos considerados. El primer nivel establecido está formado por las estaciones estudiadas, consideradas como réplicas de un mismo muestreo; en el segundo nivel se han reunido las estaciones en dos grupos según su situación próxima a la presa o cola de cada embalse, mientras que en el último nivel se agrupan los embalses. Básicamente el análisis ha consistido en estimar si la varianza de cada uno de los niveles considerados es significativamente diferente ($p = 0,05$) de la varianza explicada por el primer nivel (estaciones). Debido a que no se realizaron muestreos

dobles en cada estación, en este análisis no se ha considerado ningún término de error o varianza residual. Esto hace que en este caso el análisis sea poco sensitivo a la detección de diferencias, aunque sí lo suficiente como para destacar a las especies con una distribución más heterogénea en cada época del año.

En la tabla IV pueden verse los resultados de este análisis para un grupo de especies en las que se han detectado diferencias significativas durante algunos de los muestreos efectuados. Existe una cierta regularidad de comportamiento de las especies según el grupo taxonómico al que pertenecen. Cladóceros y copépodos muestran una diferenciación significativa, en alguno de los niveles considerados, en los meses de octubre a diciembre de 1976 y de junio a octubre de 1977, que corresponden a los períodos de mayor estiaje en los embalses (fig. 3). En estas condiciones las especies con menor tasa de reproducción, vida larga y relativa movilidad, no son arrastradas por el agua, con lo que pueden producirse diferencias locales por acumulación de los individuos que nacen. Si tenemos en cuenta que las poblaciones de las colas están sometidas a una explotación selectiva por arrastre y que para persistir han de aumentar el número de descendientes (RAVERA & TONOLLI, 1956), en los momentos sin circulación se pueden formar poblaciones más densas en estas estaciones.

Protozoos y rotíferos muestran una mayor variabilidad. Algunas de las especies presentan una distribución uniforme debido a que cuando aparecen tienen densidades muy bajas que no difieren mucho entre sí. Otras, como *Hexarthra mira* o *Epistylis rotans*, muestran un comportamiento similar al mencionado para los cladóceros y copépodos; en cambio, *Keratella cochlearis*, *Keratella quadrata*, *Polyarthra vulgaris* y *Codonella cratera* presentan una máxima diferenciación, en los niveles considerados, en los momentos de mayor flujo de agua a través de los embalses. Esta especie poco móviles y de vida breve están adaptadas a situaciones de explotación y son capaces de

TABLA. IV. — Valores de los cuadrados medios (MS) obtenidos en los análisis de la varianza encajados efectuados para cada especie y muestreo. Las estaciones de muestreo se han agrupado en tres niveles diferentes: por embalses (EMB), por su proximidad a la presa o cola de los embalses (P-C) e individualmente (EST). Se han subrayado los niveles significativamente diferentes de SS (EST) para el 95 % de intervalo de confianza. — *Mean square values obtained in the nested variance analysis for each species and sampling. The stations have been clustered at three levels: reservoirs (EMB), for proximity to the dam or the rivers (P-C) and separate stations (EST). The significant values, in relation with SS (EST), for the 95 % confidence limits has been underlined.*

| | | 1976 | | | 1977 | | | | | |
|---|--------|--------------|---------------|---------------|---------------|--------------|---------------|---------------|-------------|--|
| | | Oct. | Dic. | Feb. | Abr. | Jun. | Ago. | Oct. | Dic. | |
| <i>Codonella cratera</i> | MS EMB | 0,00 | <u>1510,3</u> | <u>102,6</u> | 48,3 | 0,011 | 24,4 | 2157,9 | 1547,60 | |
| | MS P-C | 0,00 | <u>5360,2</u> | <u>38,7</u> | <u>2486,5</u> | 0,009 | 48,5 | 8455,4 | 6821,2 | |
| | MS EST | 0,00 | <u>194,7</u> | <u>55,1</u> | <u>125,6</u> | 0,023 | 145,3 | 6398,4 | 1551,6 | |
| <i>Keratella cochlearis</i> | MS EMB | 0,39 | <u>1,49</u> | <u>0,77</u> | <u>152,3</u> | 4,93 | 4,16 | 647,2 | 3,46 | |
| | MS P-C | 3,99 | <u>2,39</u> | <u>1,11</u> | <u>142,1</u> | 5,21 | 0,61 | <u>1264,6</u> | 2,00 | |
| | MS EST | 2,95 | <u>0,20</u> | <u>0,06</u> | <u>10,4</u> | 0,88 | 2,35 | <u>0,02</u> | 0,25 | |
| <i>Keratella quadrata</i> | MS EMB | 13,40 | 0,61 | 0,04 | <u>36,81</u> | 0,87 | 2,83 | 0,20 | 0,01 | |
| | MS P-C | 0,62 | <u>1,20</u> | <u>0,03</u> | <u>11,80</u> | 0,18 | 1,44 | 0,01 | 0,03 | |
| | MS EST | 5,06 | <u>1,24</u> | <u>0,01</u> | <u>0,50</u> | 0,28 | 0,77 | 0,10 | 0,01 | |
| <i>Synchaeta pectinata</i> | MS EMB | 0,00 | 0,13 | 0,00 | <u>14,8</u> | 77,02 | 0,29 | 9,76 | 377,4 | |
| | MS P-C | 0,00 | <u>0,29</u> | <u>0,00</u> | <u>62,1</u> | 20,14 | 0,27 | 0,32 | 472,0 | |
| | MS EST | 0,00 | <u>0,03</u> | <u>0,00</u> | <u>1,3</u> | 49,18 | 0,71 | 2,07 | 639,9 | |
| <i>Diaphanosoma brachyurum</i> | MS EMB | 89,32 | 0,59 | 0,0002 | 3,49 | 1,16 | 51,34 | 31,15 | 1,14 | |
| | MS P-C | <u>16,51</u> | 2,73 | 0,014 | 1,68 | 1,42 | 52,67 | 26,11 | 0,20 | |
| | MS EST | 6,18 | <u>4,30</u> | <u>0,0020</u> | <u>3,58</u> | 3,34 | 13,40 | 26,33 | 3,41 | |
| <i>Daphnia hyalina</i> | MS EMB | 0,35 | 15,77 | 10,41 | 48,60 | 2,38 | 0,25 | 0,25 | 6,25 | |
| | MS P-C | <u>0,68</u> | <u>119,09</u> | 16,44 | <u>163,96</u> | 2,16 | 0,006 | <u>0,71</u> | 2,28 | |
| | MS EST | 0,03 | <u>13,30</u> | 23,40 | 27,36 | 3,12 | 0,004 | 0,007 | 4,73 | |
| <i>Ceriodaphnia pulchella</i> | MS EMB | 2,30 | 10,11 | 0,01 | 1,23 | 40,73 | <u>108,12</u> | 0,57 | 0,26 | |
| | MS P-C | 0,53 | 1,54 | 0,008 | 0,92 | 13,48 | <u>43,08</u> | 0,04 | 0,07 | |
| | MS EST | 0,86 | <u>3,28</u> | <u>0,01</u> | <u>0,21</u> | 6,29 | <u>0,85</u> | 0,15 | 0,18 | |
| <i>Bosmina longirostris</i> | MS EMB | 24,18 | 1,45 | 0,07 | 1,22 | 7,98 | 4,06 | 4,42 | <u>1,07</u> | |
| | MS P-C | 7,79 | 1,42 | 0,04 | 0,02 | <u>15,35</u> | 8,70 | 0,02 | <u>4,46</u> | |
| | MS EST | 16,08 | 1,83 | 0,04 | 0,92 | <u>0,21</u> | 0,68 | 0,95 | <u>0,02</u> | |
| <i>Copidodiaptomus numidicus</i> (adultos + copepoditos) | MS EMB | 5,41 | 17,78 | 7,59 | 33,53 | 8,81 | <u>217,52</u> | 124,44 | 14,49 | |
| | MS P-C | 7,59 | 4,53 | 9,28 | 21,42 | 10,76 | <u>7,59</u> | 61,47 | 9,67 | |
| | MS EST | 4,71 | <u>17,87</u> | <u>7,53</u> | <u>40,11</u> | 17,23 | 4,97 | 119,16 | 7,23 | |
| <i>Copidodiaptomus numidicus</i> (nauplios) | MS EMB | 82,29 | 55,66 | 19,23 | 12,84 | 10,25 | <u>18,86</u> | 6,38 | 3,46 | |
| | MS P-C | 50,71 | 10,47 | 12,44 | 16,55 | 9,88 | <u>13,79</u> | 5,98 | 1,31 | |
| | MS EST | 20,10 | 23,75 | 3,54 | 35,76 | 5,63 | <u>0,68</u> | 10,64 | 1,05 | |
| <i>Acanthocyclops robustus</i> (adultos + copepoditos) | MS EMB | 3,75 | 16,23 | 2,49 | 0,20 | 0,004 | 0,18 | 1,16 | 0,40 | |
| | MS P-C | <u>26,53</u> | 2,94 | 1,81 | 0,32 | 0,017 | 0,03 | 3,32 | <u>0,76</u> | |
| | MS EST | 0,39 | 10,02 | 0,74 | 0,45 | 0,02 | 0,17 | 0,12 | <u>0,09</u> | |
| <i>Acanthocyclops robustus</i> (nauplios) | MS EMB | 311,69 | <u>779,36</u> | 6,47 | 36,33 | 3,02 | 125,31 | 12,33 | 12,27 | |
| | MS P-C | 209,47 | <u>189,28</u> | 16,67 | 73,62 | 8,40 | 11,74 | 39,35 | 10,02 | |

compensar las pérdidas producidas por arrastre gracias a una elevada tasa de reproducción en estos momentos y que hace aumentar rápidamente su densidad en las estaciones de las colas.

Diferencias en la estructura de las comunidades entre embalses a nivel de grandes grupos. La distribución espacial de la mayoría de las especies que pertenecen a un mismo grupo taxonómi-

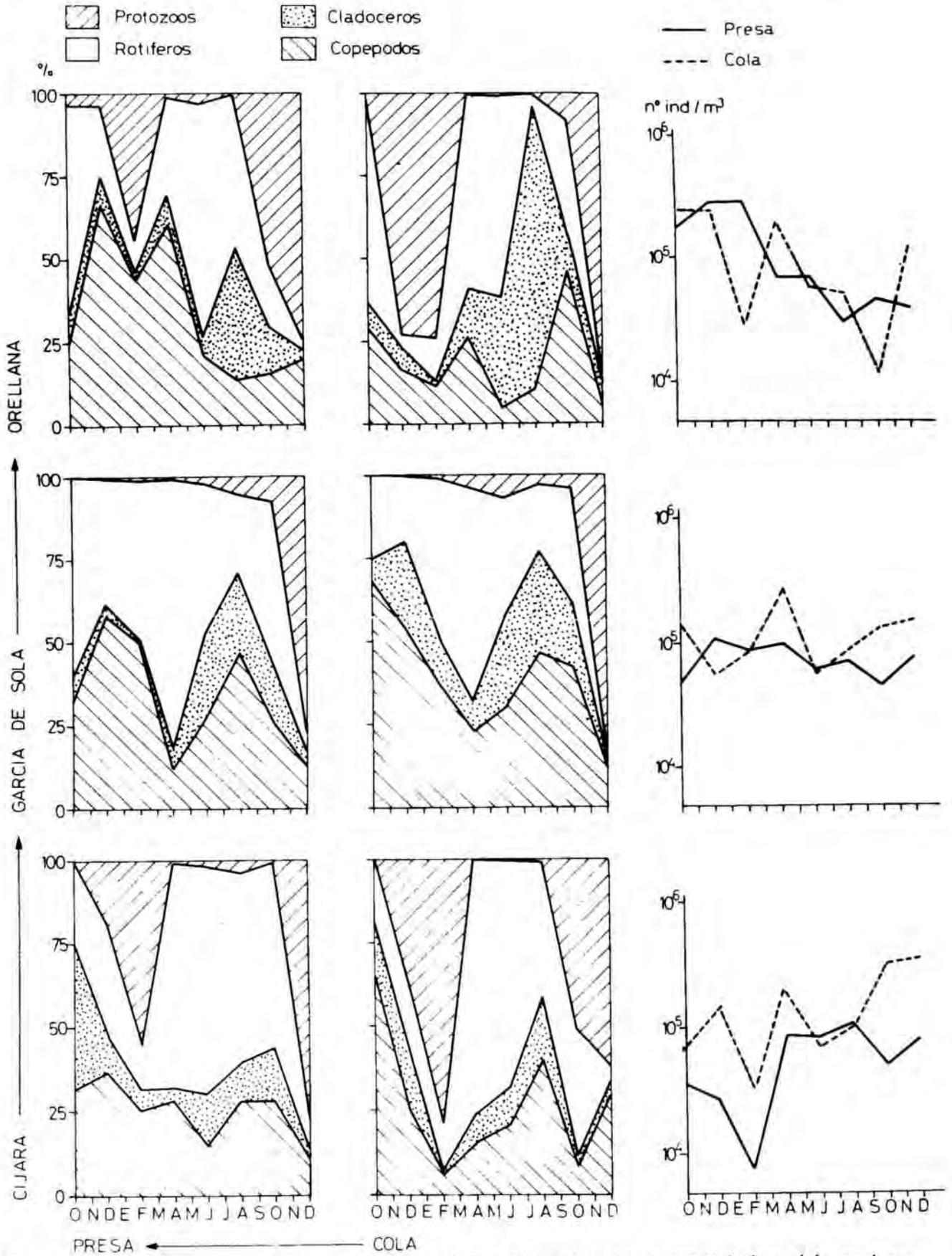


FIG. 29. Abundancias en tantos por ciento de los diferentes grupos taxonómicos del zooplankton en las dos estaciones extremas (presa y cola) de cada embalse. A la derecha se indican las densidades en n.º ind./m³ de estas mismas estaciones durante el periodo estudiado. — Percentage of numerical occurrence of the different taxonomic zooplankton groups in the extreme stations (near the dam and river) of each reservoir. In the right side the evolution of the absolute abundances in n.º indiv./m³ during the studied period is shown.

co resulta parecida. Esta similitud se debe a que cada grupo puede considerarse que practica una estrategia ecológica similar (MARGALEF, 1974; ALLAN, 1976; ARMENGOL, 1980).

Aceptando tal hipótesis se han agrupado las diferentes especies según los tipos biológicos que representan y se han estudiado las diferencias que presenta cada embalse en relación con los demás. En la figura 29 se puede observar la composición del plancton de cada embalse según los cuatro grupos considerados (protozoos, rotíferos, cladóceros y copépodos). Para cada muestreo se indica la proporción relativa en tantos por ciento, considerando en cada embalse las dos estaciones extremas. Cada embalse muestra tener una estructura propia, algo diferente de los demás, aún cuando ya hemos indicado que la composición en especies es muy similar.

El embalse de García de Sola en comparación con los de Cijara y Orellana presenta una menor abundancia relativa de protozoos, especialmente en invierno de 1976, y que es compensada en parte por los copépodos. Por el contrario, Cijara y Orellana, aunque más parecidos entre sí, se diferencian fundamentalmente por la mayor abundancia de los cladóceros en el último. La similitud en la estructura que se observa dentro de cada embalse es otro aspecto interesante. Las estaciones de las colas son más similares a las presas de los mismos embalses que a las presas anteriores, a pesar de estar más próximas y recibir agua directamente de ellas. Esta característica reafirma la hipótesis de que cada embalse se comporta hasta cierto punto de una manera independiente de los anteriores. Ya se ha indicado anteriormente que las diferencias entre las estaciones próximas a la presa y a la cola de cada embalse son fundamentalmente debidas a la desigual tasa de explotación a que están sometidas las poblaciones de estas estaciones.

Al comparar las diferencias en las abundancias entre las estaciones de presa y cola dentro de cada embalse y a lo largo del año se observa que dichas dife-

rencias van disminuyendo desde Cijara a Orellana (fig. 29). En Cijara prácticamente durante todo el año la densidad de individuos es mayor en la estación de la cola, mientras que en García de Sola se observa la misma tendencia aunque en menor intensidad y en Orellana la abundancia de cada una de las estaciones fluctúa independientemente. La explicación de este hecho hay que buscarla en el efecto regulador que cada embalse tiene sobre los embalses que vienen después. Mientras Cijara está sometido directamente a las fluctuaciones tanto en aportes de agua como en su composición del río Guadiana, García de Sola recibe unos aportes mucho más uniformes en cantidad y calidad, y un efecto similar se produce en Orellana. A medida que este efecto regulador se intensifica, las diferencias entre la presa y la cola de cada embalse se atenúan.

Estudio de la heterogeneidad espacial de las comunidades del zooplankton de los embalses a partir de la teoría de la información. Para el estudio de las diferencias entre comunidades de un mismo embalse se ha seguido el método descrito por MARGALEF (1957). Según dicho método, la similitud entre dos muestras vecinas puede determinarse a partir de la diferencia que existe entre la diversidad conjunta y la medida de las diversidades individuales:

$$H = \left(D_{12} - \frac{D_1 + D_2}{2} \right) \times 10$$

El resultado se multiplica por 10 simplemente para aumentar las diferencias resultantes. Sin entrar en la discusión de las propiedades del índice de Shannon-Weaver, que es utilizado en este caso, y que se precisan en MARGALEF (1957; 1974) es interesante observar que cuando dos inventarios son idénticos, se cumple que $D_{12} = D_1 = D_2$, y por tanto, $H = 0$; por el contrario, el valor de H va aumentando a medida que las muestras son menos similares.

Este método no deja de ser algo tosco, pero por su misma sencillez permite vi-

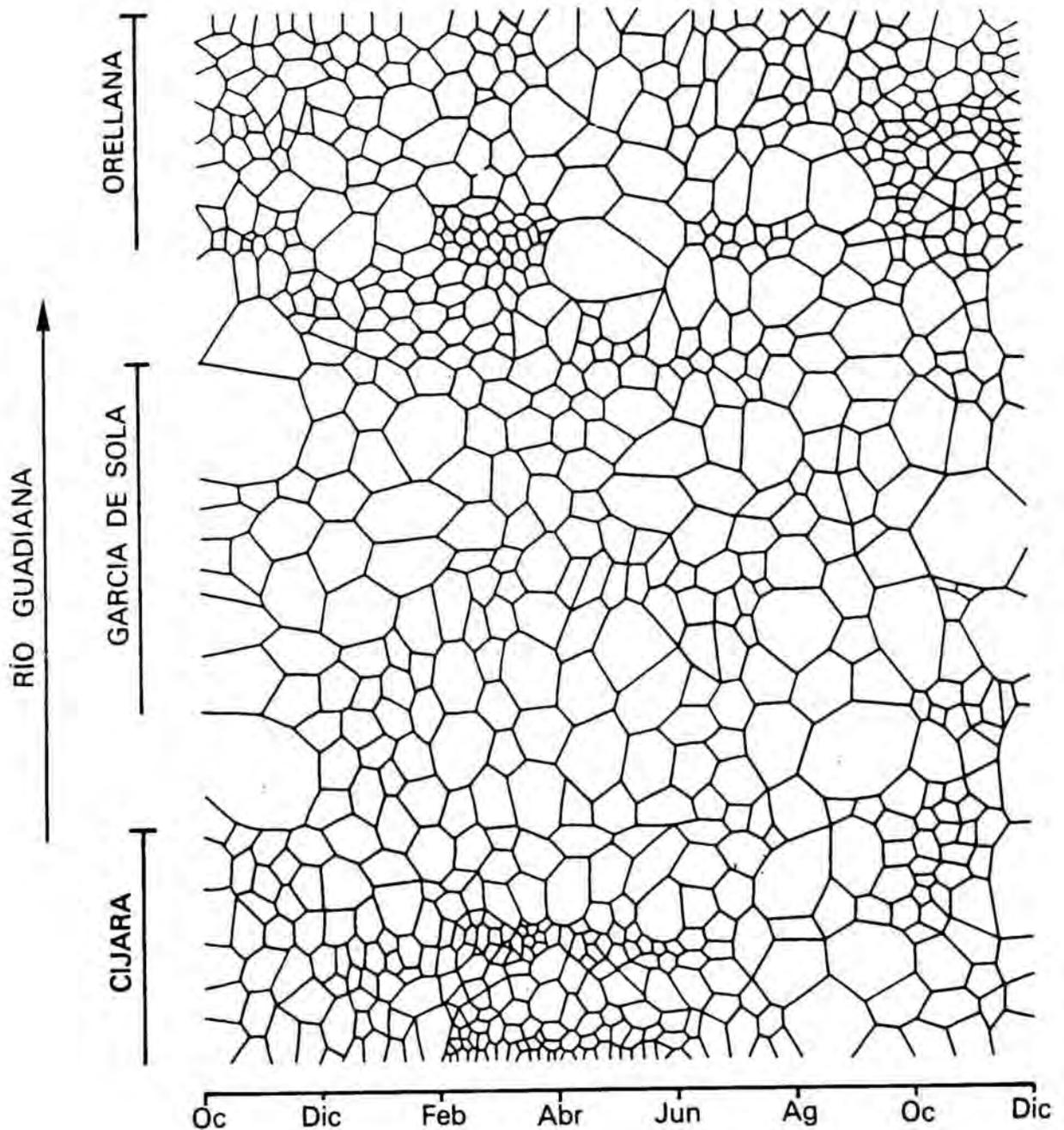


FIG. 30. Heterogeneidad en las comunidades zooplanctónicas de los embalses estudiados. La heterogeneidad es mayor en aquellas zonas en que la reticulación es más densa. Para la construcción de la figura véase la explicación en el texto. — *Heterogeneity in the zooplanktonic communities of the studied reservoirs. The heterogeneity is higher in the densest areas of the polygonal network. See text for further explanation.*

sualizar rápidamente los cambios que se producen en la estructura de la comunidad al ir pasando de una masa de agua a la siguiente. En este análisis se ha aplicado este índice tanto para comparar estaciones vecinas como una misma estación en muestreos consecutivos. Indudablemente, la propiedad de utilizarlo para

datos temporales debe considerarse como dudosa. Pero al incluir el tiempo en este análisis sólo se ha pretendido mostrar que la heterogeneidad espacial no es constante en el tiempo, y en este caso resulta más sencillo verlo sobre la secuencia de muestras.

Los resultados obtenidos se han repre-

sentado en la figura 30. Para su construcción se ha dividido el espacio que separa dos estaciones vecinas o una misma en el tiempo en una serie de segmentos igual a H. Para cada conjunto de cuatro estaciones se ha completado el espacio dibujando libremente una serie de polígonos cuyos lados son aproximadamente iguales a los segmentos establecidos. El resultado práctico de esta representación es que para desplazarse de una estación a cualquiera de sus vecinas, hay que atravesar tantas líneas perpendiculares al transecto como ha sido el valor obtenido, mientras que cada polígono representa un área en la que, al menos teóricamente, cabe esperar una composición de homogeneidad similar.

Entre las regularidades que se observan en la figura 30 hay que destacar la mayor heterogeneidad de las comunidades de las colas de los embalses, siendo mucho más importante en Cíjara y Orellana, y durante los meses de mayor circulación del agua (fig. 3).

Como se recordará, las especies que mostraban una mayor diferenciación en sus abundancias entre la presa y la cola, en los momentos de mayor flujo, eran rotíferos y protozoos. Estos grupos son también los que contribuyen más a discriminar las comunidades, pudiendo señalarse como factores importantes que facilitan su gran heterogeneidad espacial la escasa movilidad, vida breve y elevada tasa de reproducción. BALDI (1950) señala que estos mismos factores determinan las diferencias en el grado de heterogeneidad que presentan cladóceros y copépodos en el plancton lacustre.

CONCLUSIONES

Las variaciones temporales en la composición de las comunidades y la abun-

dancia de las especies son muy semejantes en todo el sistema del embalse. Los factores ambientales más fuertemente asociados con estas variaciones son el grado de mineralización (conductividad, alcalinidad, cloruros y sulfatos) y la temperatura (figs. 26 y 27).

Las diferencias meteorológicas entre los años 1976 y 1977 determinan más que un cambio en las especies que aparecen normalmente, un cierto desfase en los períodos de aparición y desaparición de cada una. En el año seco y cálido (1976), muchas de las especies típicas de los meses de verano continúan presentes en otoño e incluso a principios de invierno, dando un aspecto estival a las comunidades más tardías.

A pesar de la semejanza en la composición por especies, cada embalse se comporta hasta cierto punto con independencia de los demás, con respecto a la estructura de sus comunidades. Aún cuando existen diferencias entre las estaciones de un mismo embalse, estas son mucho más semejantes entre sí que a las correspondientes de los embalses vecinos (fig. 29).

Las diferencias entre estaciones de un mismo embalse se deben más a la densidad de individuos que a la composición específica. Existe un comportamiento desigual de las especies según el grupo taxonómico al que pertenecen. Cladóceros y copépodos son más abundantes en las estaciones de cola del embalse cuando la circulación del agua es escasa o nula. Rotíferos y protozoos dominan en las mismas estaciones en los momentos de mayor flujo (tabla IV).

A nivel de comunidad, la heterogeneidad espacial no es constante en el tiempo, siendo mayor en las colas de los embalses en los períodos de más circulación del agua (fig. 30).

SUMMARY

ANNUAL CYCLE AND SPATIAL HETEROGENEITY OF THE ZOOPLANKTON IN A SERIES OF RESERVOIRS ON THE GUADIANA RIVER. From October, 1976, to December, 1977, a chain of three reservoirs on the Guadiana River (SE Spain) was studied. The spatial and temporal variations of the zooplankton communities have been determined through bimonthly sampling at 10 stations (fig. 1). A total of 21 species were recorded: 4 protozoa, 11 rotifers, 4 cladocerans and 2 copepods. The temporal and spatial distribution of these species (figs. 4 to 24 and tables II and III) shows a number of regularities that have been studied using principal component analysis (fig. 25), analysis of variance (table IV) and diversity indices (figura 30). The zooplankton communities of these reservoirs are similar, but each reservoir retains a

certain measure of individuality. The annual changes in the community composition show synchronic maxima for groups of species (fig. 25). Their sequence can be related to the environmental changes that take place during the year (figs. 26 and 27). Spatial heterogeneity was studied at two levels: changes within and between the sampling stations of each reservoir, especially between those located near the dam and in the river. In general, the heterogeneity is higher near river stations. In periods of high water discharge, the species with a high rate of reproduction (rotifers, protozoans) are dominant at these stations. On the contrary, when flow rate drops, cladocerans show characteristic pattern in relation to particular environmental conditions. The differences in the community composition between reservoir increase when discharge is at a minimum.

BIBLIOGRAFÍA

- ALLAN, J. D., 1976. Life history in zooplankton. *Amer. Nat.*, 110: 165-190.
- ARMENGOL, J., 1978. Los crustáceos del plancton de los embalses españoles. *Oecologia aquatica*, 3:3-96.
- , 1980. Colonización de los embalses españoles por crustáceos planctónicos y evolución de la estructura de sus comunidades. *Oecologia aquatica*, 4:45-70.
- BALDI, E., 1950. Phénomènes de microévolution dans les populations planktiques d'eau douce. *Vierteljahrsh. Nat. Ges. Zurich*, 95:89-114.
- BORECKY, G. W., 1965. Population density of the limnetic cladocera of Pymatuning reservoir. *Ecology*, 37:719-727.
- COWELL, B. C., 1967. The copepoda and cladocera of a Missouri river reservoir: a comparison of sampling in the reservoir and the discharge. *Limnol. Oceanogr.*, 12:125-136.
- DENISOVA, A. I.; MAISTRENKO, Y. G.; FELDMAN, M. D.; NARSHINA, E. P.; ENAKI, G. A. & PALAMARCHUK, M., 1972. Hydrochemistry of the Dnieper river under conditions of regulated flow. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 18:854-858.
- DICKMAN, M., 1969. Some effects of lake renewal on phytoplankton productivity and species composition. *Limnol. Oceanogr.*, 14: 660-666.
- ESTRADA, M., 1975. Statistical considerations of some limnological parameters in Spanish reservoirs. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19:1849-1859.
- FLOS, J., 1980. Ordination and cluster analysis applied to Oceanographical data. *Estuarine Coastal Marine Science*, 2:393-406.
- IBÁÑEZ, F., 1971. Effet des transformations des données dans l'analyse factorielle en écologie planctonique. *Cah. Océanogr.*, 23(6):545-561.
- LEGENDRE, L. & LEGENDRE, P., 1979. *Écologie numérique, I. Le traitement multiple des données écologiques* (197 pp.). 2. *La structure des données écologiques* (254 pp.). Masson. New York, Quebec, Barcelona y Milán.
- MARGALEF, R., 1957. La teoría de la información en ecología. *Mem. Real Acad. Ciencias y Artes de Barcelona*, 32:373-449.
- , 1974. *Ecología*. Omega. Barcelona. 951 pp.
- , 1975. Typology of reservoirs. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19:1841-1848.
- MARGALEF, R.; PLANAS, D.; ARMENGOL, J.; PRAT, N.; GUISET, A.; TOJA, J. & ESTRADA, 1976. *Limnología de los embalses españoles. Vols. I y II*. Dpto. Ecología, Universidad de Barcelona. Ministerio de Obras Públicas. 422 pp. + tablas.
- MIRACLE, M. R., 1976. Distribución en el espacio y en el tiempo de las especies del zoo-

- plancton del lago de Banyoles. *Monografias ICONA*, 5:1-270.
- MOELLERING, H. & TOBLER, W., 1972. Geographical variances. *Geographical analysis*, 6: 34-50.
- RAVERA, O. & TONOLL, V., 1956. Body size and number of eggs in Diptomids, as related to water in mountain lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 1:118-122.
- TOJA, J., 1980a. Limnología del embalse de La Minilla durante 1976. I. Ciclo del fitoplancton en relación con los factores del medio. *Oecologia aquatica*, 4:71-88.
- , 1980b. Limnología del embalse de La Minilla durante 1976. II. Distribución del zooplancton. *Oecologia aquatica*, 4:89-110.
- VIDAL, A., 1970. Fitoplancton del embalse de Sau (Barcelona) durante 1969. *Pirineos*, 96: 51-76.
- WROBEL, S. & BOMBOWNA, M., 1976. The cascade type of dam reservoirs and the eutrophication. *Limnología*, 10:293-298. Berlín.