



Academia de Ciencias Matemáticas,  
Físico-Químicas y Naturales de Granada

**ECOLOGÍA DE AMBIENTES EXTREMOS.**

**LAGOS DE ALTA MONTAÑA**

DISCURSO LEÍDO EN EL ACTO DE SU RECEPCIÓN

COMO ACADÉMICO NUMERARIO POR EL

**ILMO. SR. D.**

**LUIS CRUZ PIZARRO**

GRANADA, 2010



Academia de Ciencias Matemáticas,  
Físico-Químicas y Naturales de Granada

**ECOLOGÍA DE AMBIENTES EXTREMOS.**

**LAGOS DE ALTA MONTAÑA**

DISCURSO LEÍDO EN EL ACTO DE SU RECEPCIÓN

COMO ACADÉMICO NUMERARIO POR EL

**ILMO. SR. D.**

**LUIS CRUZ PIZARRO**

GRANADA, 2010

**ECOLOGÍA DE AMBIENTES**

**EXTREMOS.**

**LAGOS DE ALTA MONTAÑA**

**ECOLOGÍA DE AMBIENTES EXTREMOS.**

**LAGOS DE ALTA MONTAÑA**

**LUIS CRUZ PIZARRO**

A Victoria

*Un lago es el rasgo más hermoso y expresivo del paisaje. Es el ojo de la tierra; al mirar en su interior, el observador mide la profundidad de su propia naturaleza...*

Henry David Thoreau

Excelentísimo Señor Presidente  
Excelentísimos e Ilustrísimos Señores Académicos,  
Señoras y Señores

Quiero agradecer sinceramente a los miembros de la Academia de Ciencias Matemáticas, Físico-

Químicas y Naturales de Granada el honor con que me distinguen al aceptar, a propuesta de la Sección de Naturales, mi nombramiento como académico numerario. Doy las gracias a todos los académicos que me animaron a presentar mi candidatura. Deseo de manera muy especial agradecer a los profesores Gerardo Pardo Sánchez, Presidente de la Academia, y Andrés González Carmona, Secretario General, el cariño que siempre han tenido conmigo.

Agradezco al profesor Pascual Rivas Carrera, maestro y amigo, el que haya tenido a bien ser mi padrino de ingreso en este solemne acto de toma de posesión.

Espero, como académico numerario, estar a la altura de mis ilustres colegas, miembros de esta docta Institución. Les puedo asegurar que pondré todo mi saber e ilusión en cumplir mis obligaciones con la Academia, trabajando en la consecución de sus objetivos fundacionales.

Hoy es un día muy importante para mí. Rodeado de mi familia, colegas, discípulos y amigos, tengo la sensación de que, en algún sentido, con este acto se cierra un ciclo que se inició hace treinta y seis años cuando, al finalizar la licenciatura de Biología en esta Universidad, tomé la decisión de seguir una carrera académica a lo largo de la cual, y a pesar de momentos difíciles, he podido desarrollar plenamente mi vocación docente e investigadora. El azar (las cir-

cunstancias personales y profesionales de cada momento) y la necesidad de ir dando respuesta a las preguntas que en cada ocasión han ido surgiendo, han puesto el color y perfilado los detalles a una gratificante e impagable experiencia vital.

Con la excepción de algunas estancias de diferente duración en otras universidades y centros de investigación, he desarrollado mi actividad docente e investigadora en esta universidad en la que fui, en el año 1991, el primer catedrático de Ecología, una ciencia joven que por los años en que finalicé mis estudios de licenciatura acababa de ser incorporada como disciplina a los planes de estudio de Biología de las universidades españolas, y de la que se había popularizado una visión alejada de su cuerpo de doctrina académico, muy próxima al ecologismo. Era frecuente que los alumnos de aquellas primeras promociones que cursaban esta materia se quejaran de que había "poca ecología" en las clases de ecología.

En 1975 obtuve una Beca de Investigación ligada al Departamento de Zoología y comencé los estudios de Doctorado bajo la dirección de la Dra. Martínez Silvestre. En la elección del tema de mi Tesis Doctoral influyó decisivamente la sugerencia del profesor Margalef, que ocupaba desde 1967 la primera cátedra de ecología creada en una universidad española. Por entonces, algunos de los miembros de su grupo de investigación desarrollaban en la Universi-

dad de Barcelona líneas de trabajo sobre limnología pirenaica que él había iniciado años antes. Al interés en estudiar los lagos de alta montaña de Sierra Nevada, los más meridionales de Europa, se unía la oportunidad de llevar a cabo estudios "paralelos" entre ambos sistemas montañosos. No hizo falta nada más para que aquella sugerencia desencadenara una relación con los lagos de alta montaña que prácticamente ha llegado hasta hoy. Presenté la primera tesis doctoral sobre la ecología de los lagos de Sierra Nevada y más de la mitad de mi producción científica tiene que ver con la ecología de estos ambientes extremos.

Por eso, he decidido que debían ser las lagunas de Sierra Nevada las que me acompañaran en este Acto, como objeto de este discurso de ingreso.

La Limnología es una ciencia relativamente reciente. Se suele estar de acuerdo en aceptar a F. A. Forel (1841-1912) como el padre de esta ciencia y su obra "Le Léman" (tres volúmenes publicados entre 1892 y 1904) como hito inicial de la limnología moderna. Como ocurre con la Ecología, esta es una ciencia profusamente definida. Forel usa la designación de Limnología con referencia al "*estudio de los lagos*"; la Sociedad Internacional de Limnología (SIL) la define como "*el estudio del conjunto de las aguas dulces o epicontinentales*" y, por ejemplo, Margalef

utiliza el término Limnología como sinónimo de "*ecología de las aguas no marinas*".

Dentro de las aguas continentales, la tradición, como acabamos de comprobar, quiere que se consideren como más típicas a las aguas dulces, de manera que la vida en lagos salados o salobres, independientemente de su importancia o tamaño relativo, aparece como periférica. Los ecosistemas a lo que nos referimos como ambientes extremos son aquellos cuyas condiciones de vida se consideran apartadas de las que son armónicas o típicas, es decir, de las que predominan en el estado actual de la biosfera. Suelen ser de poco volumen; discontinuos o inestables y, por esto mismo, no es raro que alberguen comunidades de frontera, permitiendo la interacción de muchas especies en condiciones cambiantes. Con frecuencia estos ecosistemas muestran respuestas semejantes a los que se describen en sistemas sometidos a tensión derivada de una alteración (antrópica) en las entradas o en las salidas: la aceleración de ciertos procesos y/o la inmovilización de una fracción de los materiales arrastrados en el ciclo biogeoquímico.

Probablemente estos ambientes extremos han jugado un papel importante como escenarios de la evolución y su grado de diversificación específica relativamente pequeño tiene mucho que ver con la au-

sencia de oportunidades evolutivas debido a la densidad actual de los ambientes apropiados.

### **Limnología de lagos de alta montaña**

Con frecuencia se hace referencia a tensión o *stress de un ecosistema* en relación con valores extremos de ciertas variables ambientales, pero no resulta extraño que sean muchos factores distintos los que actúen conjuntamente de forma extrema. Es el caso de los lagos de alta montaña. Más allá de su aparente papel marginal, los lagos de alta montaña han sido tradicionalmente objeto de particular interés para los científicos ya que por tratarse de ambientes aislados y remotos, resultan ser excelentes sistemas donde estudiar la vida en condiciones extremas; las interacciones entre los lagos y sus cuencas de captación y los cambios ambientales de gran escala. En este sentido, los lagos de alta montaña son auténticos laboratorios naturales. En ellos resulta relativamente sencillo detectar mecanismos y cuantificar interacciones bióticas a través del rastreo de señales generadas por cambios (perturbaciones) en alguno de los componentes del sistema, pues lo que podríamos llamar el "ruido de fondo" se encuentra muy atenuado.

En España, además, la escasez de lagos confiere a los de alta montaña un valor adicional ya que

ofrecen casi las únicas oportunidades para la investigación de gran número de cuestiones ecológicas básicas. Así por ejemplo, la existencia de una cubierta de hielo durante buena parte del año, paralela a una gran reducción del flujo del agua, crea condiciones idóneas para el estudio de las poblaciones planctónicas en condiciones de baja turbulencia, con una participación muy importante de la vía heterotrófica.

Además, por su carácter remoto, aislado, el problema de la colonización resulta relevante. Estos ecosistemas ofrecen un excelente material en el que llevar a cabo estudios de migración de especies y de biogeografía histórica. La conexión ampliamente demostrada entre las especies (por ejemplo de zooplancton de gran talla) norteafricanas y sureuropeas así como la posible existencia de una inmigración de formas orientales a lo largo de las costas norte y sur del Mediterráneo, ha multiplicado los estudios de los ecosistemas lacustres, sobre todo los de alta montaña, en el sur de Europa.

Sierra Nevada, por su localización representa una de las áreas de contacto más interesantes entre diferentes regiones biogeográficas. Para Margalef, tan sólo el desierto de Sonora y el Tibet tienen, desde este punto de vista, una importancia semejante.

Los lagos y lagunas de montaña han sido objeto de estudios que constituyen lo que podríamos considerar la prehistoria de la limnología en España.

Nombres como los del geólogo oscense Lucas Mallada; el geógrafo bordelés Franz Schrader o el conde Henry Russell, entre otros, permanecen unidos a la historia del pirineísmo, de sus cumbres, de sus glaciares y lagos.

Para algunos autores, la limnología en España se inicia en 1912, año en que se gesta el proyecto de creación en Valencia del Laboratorio de Hidrobiología Española por parte de Celso Arévalo y tienen lugar un par de expediciones a un lago glaciar (el Lago de Sanabria, también llamado entonces de San Martín de Castañeda) una de las cuales fue dirigida por José Taboada, a la sazón catedrático de Historia Natural en el Instituto de Enseñanza Secundaria de Granada.

Su estudio sobre el lago de Sanabria, aunque limitado como él mismo cuenta por falta de tiempo y de medios materiales, está planteado desde una óptica muy próxima a la limnología, interesada tanto por el sustrato y los rasgos morfológicos de la cubeta como por el medio acuático propiamente. En menos de una semana, elaboró un mapa batimétrico del lago a partir de más de 50 sondeos; realizó observaciones meteorológicas; tomó medidas de transparencia de las aguas del lago; recogió muestras para su posterior análisis químico y realizó algunas observaciones sobre el plancton de superficie.

Habrá que esperar hasta 1931 para encontrar el primer trabajo específico sobre los lagos pirenaicos

llevado a cabo por Fritz Nussbaum. A partir de los años 40 la limnología alpina en España se encuentra ligada al Prof. Ramón Margalef.

## Lagunas de Sierra Nevada

Como prácticamente todos los grandes sistemas montañosos del planeta, Sierra Nevada presenta un distrito lacustre que está compuesto por una treintena de cuerpos de agua permanentes<sup>1</sup> situados entre los 2700 y 3100 m, además de otras tantas lagunas, lagunillos y charcas de menor entidad, muy someras y que con frecuencia llegan a desecarse durante el verano.

Se trata de ecosistemas que se pueden catalogar como jóvenes desde una perspectiva geológica. No tienen mucho más de 10.000 años. Su génesis está ligada al glaciario cuaternario que ha dejado

---

<sup>1</sup> Ordinariamente, el término de lago se suele reservar para las masas de agua que alcanzan o rebasan cierta profundidad mínima, suficiente para que en algún momento de su ciclo estacional se establezca una termoclina (discontinuidad térmica) en el perfil vertical y se manifieste un aislamiento relativo de las capas profundas y del sedimento. Para las condiciones climáticas de la alta montaña se puede establecer, de modo general, que la estratificación térmica requiere cuerpos de agua con una profundidad superior a los 8-10 m. En términos estrictos, en Sierra Nevada, tan sólo La Caldera tendría consideración de lago, aunque los topónimos laguna y lagunillo son los más extendidos para designar a cualquiera de ellos, con independencia de su tamaño

su impronta en el modelado del paisaje de las altas cumbres de los principales sistemas montañosos españoles. De acuerdo con Gómez Ortiz (2002) en Sierra Nevada, el reducto glaciario más meridional de Europa, llegaron a existir durante la última glaciación del Würmiense (Pleistoceno superior) 23 glaciares de valle y 10 glaciares de circo de modestas proporciones y restringidos a los cordales cimeros. El último vestigio glaciario quedó arrinconado en el Corral del Veleta (Valle del Guarnón) en el que el hielo glaciario ha permanecido hasta épocas históricas, llegando a conformar durante la Pequeña Edad del Hielo un verdadero glaciario de dimensiones muy reducidas.

Huellas fácilmente identificables de la presencia de estos glaciares son, precisamente, las diferentes morfologías lacustres y palustres que en circos y valles, por encima de los 2000-2200 m en la vertiente norte y sobre los 2300-2400 m en la cara sur, han quedado cuando aquellos se retiraron.

El Plan Andaluz de Humedales incluye como "Humedales de la Alta Montaña Bética" a nueve de estas lagunas, con un área superficial próxima o superior a las 0.5 ha y el Inventario de Lagos y Humedales de España (Montes, 1995) en el que se recogen 547 lagos de alta montaña que superan dicho tamaño mínimo (lo que representa aproximadamente un 30% del total de lagos y humedales de alta montaña inventariados) incluye las ocho mayores.



En la caracterización de tipos de ecosistemas acuáticos continentales de la Península Ibérica realizada para la Directiva Marco del Agua, la laguna de La Caldera ha sido considerada como el único representante de una clase singular: la de Lagos de Alta Montaña Meridional.

La mayor parte de las lagunas que ocupan depresiones en las cabeceras de los valles de la sierra son típicos lagos de circo (es el caso de La Caldera, La Mosca, La Larga, Río Seco o Aguas Verdes, entre otras) o, como en el caso de Vacares y El Caballo, se trata de lagos de circo con delicadas morrenas frontales, características de los lagos marginales. La laguna de Las Yeguas se sitúa en el reborde superior de uno de los circos glaciares más notables de Sierra Nevada, el Prado de las Ermitas, al que originariamente desaguaba por varias chorreras. En el año 1976 esta laguna fue represada mediante la construcción de sendas escolleras con objeto de atender las demandas de agua del complejo urbanístico de Pradollano y lo que era una pequeña pero bellísima laguna pasó a ser un embalse que, durante mucho tiempo y debido a problemas de impermeabilización, ni siquiera llegó a cumplir el objetivo para el que se construyó.

Se localizan sobre micasquitos grafitosos y cuarcitas del llamado complejo Nevado-Filábride, que son los materiales aflorantes que predominan en el núcleo central del macizo (del sector de las altas

cumbres) sobre los que se asientan suelos poco formados, descarbonatados y pobres en bases.

Como cualquier sistema de aguas estancadas, los lagos de alta montaña se comportan como procesadores (en este caso, con particularidades que más adelante se comentan) de energía y materiales y una serie características externas de fácil apreciación, ligadas a la forma y a la hidrología son las que, en última instancia, explican su funcionamiento. De entre las variables morfométricas, el área superficial y el volumen (y su relación, la profundidad media) tienen especial interés pues la entrada de energía al sistema es un proceso de superficie y los flujos de energía y materiales entre compartimentos bióticos y abióticos son procesos ligados al volumen (y la dimensión vertical juega un papel esencial). El tiempo de renovación del agua, estrechamente relacionado con la morfogénesis y el carácter abierto o cerrado de las lagunas (esto es, con la existencia de flujos superficiales o subsuperficiales de agua de escorrentía que las alimentan y/o las drenan) es la variable que mejor sintetiza sus características hidrológicas.

Además, si bien es cierto que los lagos de alta montaña comparten muchas características comunes (de hecho se cuentan entre los ecosistemas con mayores similitudes en todo el planeta) a una escala de (mayor) detalle es posible apreciar singularidades en las características físicas, químicas y biológicas de

sus aguas en las que juegan un papel relevante las diferentes morfologías lacustres así como el tamaño y peculiaridades de sus cuencas de captación de aguas, en especial, la presencia o ausencia de borreguiles (un término con el que se designa en Sierra Nevada a los prados subhigrófilos de altura) en las orillas; de sus cuencas de captación de aires (lo que en el lenguaje científico se denomina *airshed*, en contraposición a *watershed*) o el grado de influencia antrópica al que se ven (o se han visto) sometidos.

Lamentablemente no se dispone de información sobre estas variables para la mayoría de las lagunas, por más que durante los primeros decenios del siglo pasado los trabajos científicos sobre Sierra Nevada eran ya de cierta consideración pues desde mediados del siglo XVIII habían visitado Sierra Nevada científicos de la talla de Simón de Rojas Clemente, Edmund Boissier, Moritz Wilkomm, Johannes Rein, Juan Bautista Bide o Frank Pfendler D' Ottensheim, entre otros, que publican reseñas y monografías en las que se incluyen aspectos relativos a su medio biofísico (botánicos y geológicos, especialmente) pero también antropológico y social. A comienzos del siglo XX, Otto Quelle y, sobre todo, Hugo Obermaier, un prehistoriador y especialista en el Cuaternario que se refugió en España al estallar la guerra europea de 1914 y trabajó durante algunos años en el Museo Nacional de Ciencias Naturales, y Juan Carandell lle-

van a cabo los trabajos más interesantes sobre el glaciario nevadense.

La mayoría de estos autores hacen referencia a las lagunas que visitan, "*la más interesante curiosidad de la Sierra... verdaderos estanques alpinos suspendidos en las montañas en unas alturas como no se encuentran en ningún otro lugar de Europa...*" en palabras de Pfendler. En casi todos los casos, estas descripciones no aportan más información que la relativa a la forma y dimensiones de las lagunas, exagerando, casi invariablemente, los valores (siempre estimados) de profundidad. Con frecuencia, además, las leyendas están presentes en la mayoría de los relatos.

Por ejemplo, Diego Marín, en su crónica "La Suiza Andaluza" sobre la excursión organizada por el Centro Artístico de Granada a Sierra Nevada en el verano de 1894 escribe sobre la laguna de La Caldera "... *está situada a 3060 metros sobre el nivel del mar y tiene una extensión de 170 por 110, con una profundidad extraordinaria, según se comprobó al bañarse un excursionista, ante el asombro del guía y pastor de aquellos contornos que aseguraron ser el primer español que tal hacía, habiéndolo hecho antes sólo dos extranjeros. El asombro era debido, aparte de la baja temperatura del agua, 5 grados sobre cero, a la creencia popular de que dicha laguna está encantada, que comunica directamente con el mar, que se*

*oyen en su seno rumores de cantos extraños, que de sus ondas surgen sombras de alma en pena, que el espíritu del padre de Boabdil, enterrado en la loma próxima, sale de noche a mirarse en sus aguas, las cuales, como encantadas, no crían ni verdín ni planta alguna en su fondo y orillas...".*

El mencionado Frank Pfendler, médico y antropólogo que visitó la Sierra en 1846, describe así la laguna de Vacares "*... el forastero curioso... verá en Vacares un tajo de 250 pies de pendiente donde se encuentra la laguna larga de Vacares: ella presenta forma de campana vuelta, cuyos labios escarpados forman un declive de 150 pies de largo y 900 de circunferencia, El plomo puede alcanzar en su fondo la profundidad de 60 pies, continuando en aumento hasta el centro. Las aguas son cristalinas y se mueven con mucha agitación a causa de la gran cantidad de aire, tanto que a veces imitan el oleaje y estruendo del mar. En las aguas que afluyen se crían las truchas más exquisitas al paladar y en el lago mismo hay grandes anguilas y otra especie de peces de gran tamaño y variadas formas...". (!!!)*

Mucho más tarde, en el año 1974, Heinz Löffler, un científico austríaco interesado en la fauna de lagos de alta montaña, publica los primeros datos sobre las lagunas de la Sierra, concretamente sobre crustáceos harpacticoides de la zona litoral de algunas de ellas. En 1975 Pedro González Guerrero des-

cribe de forma muy general los "ficótopos" del Valle de Siete Lagunas; ese mismo año, M<sup>a</sup> Rosa Martínez publica el primero de una serie de artículos con enfoque ecológico sobre la laguna de La Caldera y antes de finalizar esa década la profesora Martínez Silvestre y yo mismo habíamos publicado media docena de artículos en los que se describe la comunidad algal de dicha laguna; se ofrecen los primeros datos sobre su producción primaria y se analiza el comportamiento migratorio circadiano de los animales del plancton. Desde entonces, sobre la limnología de las lagunas de Sierra Nevada se ha publicado más de un centenar de trabajos y, bajo diferentes perspectivas, la estructura y el funcionamiento de tales sistemas constituye el núcleo de la investigación que llevan a cabo miembros del Instituto del Agua y del Departamento de Ecología de la Universidad de Granada, en gran medida descendientes del Grupo de Investigación que en aquellos primeros años conformé.

En todo caso, de los datos hasta ahora disponibles y, en líneas generales, se puede concluir que:

- No hay grandes lagos en Sierra Nevada; ni siquiera lagos comparables en tamaño con los mayores de los Pirineos (el lago de Certescans tiene 49 ha y 109 m de profundidad) o del Sistema Ibérico (la laguna Negra de Neila tiene

14 ha y 20 m de profundidad). De hecho, tan sólo las lagunas de La Caldera, Las Yeguas y La Larga tienen un área superficial claramente superior a 1ha y, con la de Vacares, una profundidad máxima de entre 7 y 10m. Estas cifras (que son valores promedio sobre un número diferente de medidas en cada caso) varían tanto interanualmente como a lo largo del estiaje y lo hacen de manera diferente entre lagunas en función de factores como su morfología, orientación, régimen de alimentación y hasta del diferente grado de impermeabilidad de las cubetas. Por eso mismo, no resulta infrecuente encontrar en la bibliografía valores discrepantes para estas variables, especialmente cuando se ofrecen medidas puntuales.

- Las cuencas de captación son relativamente pequeñas en comparación con la de lagos situados a menores altitudes. El área de la cuenca rara vez es dos órdenes de magnitud superior a la de la laguna que alberga y encontramos casos como el de La Caldera, situada en el fondo de un circo de paredes escarpadas, cuya área de drenaje es poco

más de siete veces mayor que el área superficial de la laguna. Como se verá más adelante esto da lugar a que, especialmente en este tipo de lagos, la carga atmosférica juegue un papel muy relevante en la determinación de las características (no sólo químicas) de sus aguas.

Como era de esperar, se encuentran diferencias considerables para los valores del tiempo de renovación del agua entre las lagunas cerradas (por ejemplo, a partir de datos promedios de precipitación se ha estimado en aproximadamente un año – entre 216 y 390 días – el tiempo “teórico” de llenado de La Caldera) y lagunas abiertas (el valor promedio del caudal del regato que drena la laguna de Río Seco permite estimar, aunque de manera muy aproximada, en una o dos semanas el tiempo de vaciado de la misma).

## CONDICIONES EXTREMAS PARA LA VIDA. ADAPTACIONES DE LOS ORGANISMOS.

La matriz física y química de los lagos de alta montaña, el "escenario" en que se desarrolla el drama de la existencia (la persistencia, la evolución) de sus poblaciones, es de enorme dureza. Las dificultades que han de superar los organismos para colonizar estos sistemas aislados suele ser un proceso clave en el ensamblaje de sus comunidades. Aquellos que consiguen llegar deben enfrentarse a unas condiciones ambientales extremas para la vida. El resultado es que, como veremos más adelante, son relativamente pocas las especies capaces de tolerar las condiciones del medio y utilizar eficientemente los escasos recursos disponibles y, en buena parte de ellas, se aprecian mecanismos que pueden ser fácilmente interpretados como estrategias de adaptación, tanto cuantitativas (desvíos en las rutas metabólicas; cambios en las tasas de crecimiento, etc) como cualitativas (por ejemplo, las relacionadas con el comportamiento) a tales ambientes.

### Clima de radiación

Tal vez la primera consecuencia directa de su localización sea la de estar sometidos a un clima ex-

tremo de radiación: la presencia de una atmósfera "más delgada" determina un incremento en los valores de radiación global y, la formación y el desarrollo de una cobertura de hielo y nieve durante varios meses al año, hace que la biota del lago se vea sometida alternativamente a un clima perjudicial de elevadas radiaciones durante el periodo libre de hielo y a condiciones de limitación de luz durante el invierno. De hecho, buena parte de las características ecológicas distintivas de este tipo de ecosistemas vienen condicionadas por ambos procesos.

Tras una "larga noche invernal" durante la que predominan los procesos de descomposición bacteriana sobre los de síntesis (quimiosíntesis) de materia orgánica y que buena parte de los organismos atraviesan como estadios durmientes (diapausa de algunos estadios de desarrollo larvarios de copépodos) o como formas de resistencia (huevos durables de rotíferos y cladóceros...) son relativamente frecuentes valores de radiación global próximos y superiores a  $1000 \text{ W m}^{-2}$  (esto es, densidades de flujo de fotones de aproximadamente  $4600 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) cuando el sol se encuentra en el cenit, en días despejados de los meses estivales. En esas condiciones, más de un 40% de esa radiación penetra en el agua y, prácticamente durante todo el periodo libre del hielo, un porcentaje superior al 10 % de la radiación medida en los

estratos superficiales, alcanza el fondo de las lagunas.

Esa elevada penetración de la radiación incidente (son comunes valores del coeficiente de atenuación vertical de la luz visible de entre 0.2 y 0.4  $\text{m}^{-1}$ , lo que equivale a decir que en cada metro de profundidad se reduce entre un 20 y un 40% de la radiación) es la responsable del color azulado característico de sus aguas y de que durante las horas de máxima radiación todo el espesor de la columna de agua se encuentre dentro de la llamada zona eufótica, en la que los procesos de producción celular predominan sobre los de respiración (descomposición). Tan sólo durante e inmediatamente después del deshielo y, especialmente tras algún episodio de lluvia cargada de material en suspensión (cuando popularmente se dice que "llueve barro") el material particulado absorbe buena parte de la radiación y, en los lagos más profundos, el estrato productivo se reduce sustancialmente.

Los valores de radiación fotosintéticamente activa (PAR: longitudes de onda comprendidas en la banda de entre 400 y 700 nm) que se han medido en la columna de agua de la mayoría de estos lagos no solamente se encuentran por encima del umbral mínimo requerido para estimular las moléculas de clorofila de la mayoría de los organismos fotosintéticos (que suele estar próximo a los 20  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) sino que, con frecuencia, resultan ser claramente inhibido-

res de la fotosíntesis (lo que, incluso para las especies adaptadas a elevadas intensidades de luz, suele comenzar a partir de entre 200 y 250  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Son condiciones en las que demasiada luz limita la producción primaria.

Un daño mucho más permanente puede producir la radiación ultravioleta (UV) especialmente debido a las radiaciones más perjudiciales, las que se encuentran en la banda de 280-320 nm (UVB) a la que los lagos de alta montaña son generalmente muy transparentes. A pesar de la alta frecuencia de días nublados y de la comentada presencia de la cobertura de hielo durante el invierno, la fracción viva de estos lagos está expuesta a elevadas dosis de esta radiación que, entre otros efectos, destruye las moléculas de DNA en los cloroplastos de las algas y reduce la tasa de fecundidad del zooplancton.

En la mayoría de estos sistemas la elevada transparencia del agua a estas radiaciones se debe a que presentan concentraciones relativamente bajas de materia orgánica disuelta (MOD) (que generalmente se cuantifica analizando su contenido en carbono orgánico disuelto: COD) como consecuencia de una reducción, con la altitud, del desarrollo del suelo; del grado de cobertura de la vegetación y del tamaño de la cuenca de captación ya que, en una elevada proporción, su naturaleza es alóctona, esto es, se trata de materia orgánica sintetizada fuera de las lagunas.

Su capacidad de absorción de la radiación ultravioleta y la consiguiente atenuación de esta radiación penetrante de baja longitud de onda está estrechamente relacionada con la cantidad de grupos cromóforicos (moléculas pigmentadas, grupos químicos con anillos fenólicos y, en general, compuestos aromáticos bio-refractarios) que contiene. Es la fracción que denominamos de materia orgánica disuelta cromofórica (MODC).

Esta materia orgánica disuelta cromofórica constituye una fracción muy dinámica, sujeta a eventuales procesos de producción (generación de cromóforos: fotopolimerización) y, especialmente, de degradación (la pérdida de la capacidad para absorber fotones –fotodegradación- o la conversión abiótica de moléculas de carbono orgánico a inorgánico: fotomineralización) promovidos por la luz.

Una de las singularidades de los lagos de Sierra Nevada es la de tener aguas con concentraciones de MOD y de MODC superiores a la que se han medido, por ejemplo, en lagos comparables de los Pirineos y de los Alpes. Estudios recientes (Reche *et al.*, 2001; Pulido-Villena *et al.*, 2005) sobre la naturaleza, composición y propiedades ópticas de la matriz orgánica de las aguas en una decena de lagunas de Sierra Nevada han puesto de manifiesto que:

- La mayor parte de la materia orgánica disuelta de estos lagos procede de la liberación extracelular de una parte de la materia sintetizada por algas y cianobacterias; un proceso común en sistemas acuáticos pero que se ve incrementado en comunidades autotróficas sometidas a estrés lumínico
- Las diferencias observadas en los valores de MOD y, especialmente, de MODC entre los lagos de alta montaña centroeuropeos y los de Sierra Nevada se explican por la existencia en estos últimos de, entre otros, una mayor actividad bacteriana (y, como consecuencia, una mayor contribución a la biogénesis de MODC) estimulada por valores promedio de temperatura superiores; tasas extremas de evaporación y de evapoconcentración y una elevada concentración de carbono orgánico soluble en agua (COS-A) rico en grupos cromóforicos, que llega a las lagunas en episodios “particulares” de precipitación húmeda y seca (tormentas de viento procedentes del Sahara).

Es posible decir, por lo tanto, que las comunidades de estas lagunas están, comparativamente, mejor protegidas frente a un clima adverso de radia-

ción. Esto es especialmente cierto para el caso de las que se encuentran rodeadas de borreguil, menos vulnerables a la radiación ultravioleta ya que en ellas se suelen medir concentraciones de materia orgánica disuelta (que, además, suele ser menos fotodegradable) superiores a las que se miden en lagunas con orillas rocosas desprovistas de prados inundados.

A través de una serie de experimentos realizados *in situ*, Carrillo *et al.* (2002) y Medina-Sánchez *et al.* (2002, 2004) han cuantificado los efectos adversos de esta radiación de longitud de onda corta sobre los procesos de producción primaria y bacteriana, que mantienen las redes tróficas de estos ecosistemas, y han descrito una serie de mecanismos a través de los cuales los organismos de estas lagunas se protegen o se recuperan del estrés y/o del daño producido por esta radiación energética, penetrante. Entre ellos:

- La síntesis de compuestos protectores como melanina, carotenoides y los llamados "aminoácidos similares a la micosporina" (MAAs) que directa o indirectamente absorben fotones del rango del ultravioleta.
- Estrategias metabólicas como las de incrementar la excreción de carbono sintetizado por las algas o la de desarrollar un metabolismo mixotrófico, esto es, la capa-

dad para utilizar indistintamente fuentes de carbono inorgánicas y orgánicas. Aunque esta última es una estrategia que demanda un gasto "extra" de energía (para mantener ambos sistemas fisiológicos y enzimáticos en una célula) en comparación con el metabolismo autotrófico o heterotrófico, sin duda reporta ventajas en estos sistemas sometidos a estrés lumínico en los que los nutrientes minerales son muy escasos.

- El desarrollo de mecanismos eficientes de reparación del DNA dañado como los de activación, a longitudes de onda de entre 370 y 450 nm, de enzimas fotoliasas que revierten el efecto negativo dimerizante de la radiación UVB. Esta fotoreparación, debido a su bajo coste energético, representa una ventaja para las bacterias en ambientes de intensa radiación y nutrientes limitantes.
- El desarrollo de estrategias de comportamiento como las de migración vertical diaria. Es el caso, por ejemplo, de especies de algas flageladas en las que describimos un patrón de migración nocturna caracterizada



por ascensos poblacionales durante las horas crepusculares y descensos hacia los estratos más profundos, que comienzan en los momentos de la salida del sol y se continúan durante buena parte de la mañana (Carrillo *et al.*, 1991) o el patrón de migración que, con diferencias interespecíficas ligadas tanto a la amplitud como a la velocidad y a la sincronización de los movimientos poblacionales, describí en las especies de zooplancton con mayores densidades poblacionales, cuyo estímulo desencadenante (y seguramente una de sus razones explicativas, "teleológicas") es la luz (concretamente, variaciones diarias en la irradiancia) (Cruz-Pizarro, 1978, 1981).

### Procesos de transporte y de mezcla.

El carácter remoto de las lagunas y las condiciones meteorológicas extremas de la alta montaña hacen muy difícil el estudio de procesos (físicos y biogeoquímicos) extendidos en el tiempo que requieren de aproximaciones experimentales *in situ* y/o la instalación y el mantenimiento de instrumentos autónomos de medida. Esa es una de las razones por las que la mayor parte de la información que tenemos sobre es-

tos aspectos se refiere a la laguna de La Caldera, la más accesible de entre las de mayor tamaño. En esta laguna, los procesos físicos de transporte y mezcla y la evolución de la estructura térmica están marcados por la existencia de (1) ciclos diarios de intercambios de calor a través de la superficie libre debidos a enfriamientos nocturnos que alternan con calentamientos diurnos intensos; (2) vientos fuertes de naturaleza episódica pero no infrecuentes y (3) un tamaño limitado del vaso lacustre.

Durante la mayor parte del periodo libre de hielo, la acción del viento sobre la superficie es suficiente para mantener un perfil vertical casi isotérmico y una columna de agua muy inestable, mezclada. Tan sólo durante el periodo de deshielo (y muy poco después) se establecen condiciones que promueven la formación de estratos de diferente temperatura (y densidad) en el perfil vertical entre los cuales es posible definir una termoclina (que, en todo caso, es imprecisa e irregular) en el estrato intermedio donde el gradiente térmico es máximo. En el caso de las lagunas someras no se desarrollan termoclinas "de temporada" y tan sólo es posible apreciar sutiles diferencias térmicas ligadas al ciclo día-noche, cerca de la superficie.

Seguramente sea mucho más general en el conjunto de las lagunas de la Sierra el patrón de circulación convectiva originado por el hecho de que las

áreas someras litorales se calientan y se enfrían más rápidamente que las áreas más profundas y dan lugar, en condiciones de calma, a corrientes de densidad de aguas frías que fluyen por el fondo del vaso hacia las mayores profundidades durante la noche y que revierten su sentido durante el día: el agua fría se mueve hacia la orilla, calentándose para fluir por los estratos superficiales hacia la zona pelágica. Los vientos ábregos (del S-SW) de elevada intensidad que soplan sobre las lagunas pueden o bien cancelar esta circulación convectiva, inhibiendo la formación de corrientes de densidad durante la noche o bien, intensificarla durante el día.

Esta circulación convectiva, como se comenta más adelante, actúa como una cinta transportadora de sustancias y organismos entre las zonas litoral y profunda.

### Condiciones oligotróficas

Como la mayor parte de los lagos de alta montaña en todo el mundo, las aguas de las lagunas de Sierra Nevada son altamente diluidas, de muy baja fuerza iónica, como corresponde a sistemas sobre sustrato de rocas cristalinas poco erosionables y de lavado muy lento, localizadas en pequeñas cuencas

con –en general– escasa cobertura vegetal y un desarrollo muy limitado del suelo.

Los valores promedio de salinidad se sitúan en un rango reducido que, aunque no llega a ser ni de un orden de magnitud (entre 6 y algo más de 40 mg l<sup>-1</sup>) permiten “individualizar” grupos de lagunas. Por ejemplo, las lagunas de los valles de Trevélez y de Lanjarón son particularmente pobres en sales mientras que las lagunas del valle del Genil y, especialmente las del río Dílar, tienen los valores más elevados. No disponemos de información precisa para todas las lagunas pero es más que probable que los bicarbonatos sean, en términos molares, el anión dominante y que el calcio sea el catión mayoritario.

Resultan extraordinariamente significativos los valores de la alcalinidad de las aguas, mucho más elevados que los que cabría esperar a partir exclusivamente de procesos de escorrentía superficial, dado el escaso contenido en bases de los suelos. Hoy sabemos que son las relativamente altas concentraciones de calcio las que les confieren esta “elevada” capacidad de neutralización de ácidos y que ese calcio procede esencialmente de la deposición seca de material particulado (polvo) procedente del desierto del Sahara.

La limitación en compuestos inorgánicos de nitrógeno y, sobre todo, de fósforo biológicamente disponible para las algas y cianobacterias es responsa-

ble de la baja capacidad de producción autotrófica de estos lagos, es decir, de que muestren un conjunto de síntomas que denominamos de oligotrofia. Entre otras, son manifestaciones observables de este carácter, además de los bajos valores promedio anuales de nitrógeno y de fósforo, la elevada transparencia de sus aguas (que ya se ha comentado) y los valores muy bajos de concentración de clorofila-*a* (biomasa algal) en el perfil vertical. En estos lagos oligotróficos, además, el fósforo inorgánico disuelto representa una fracción muy pequeña del fósforo total (PT) y esto, unido a los valores (en ocasiones) extraordinariamente altos de la relación entre el nitrógeno total (NT) y el fósforo total (NT:PT) indica que la tasa de reciclado interno del fósforo en estos ecosistemas es mayor que la del nitrógeno, a fin de proveer los requerimientos de los organismos autotróficos.

### El “maná” del cielo

Recientemente se ha llegado a afirmar (Morales-Baquero *et al.*, 2006) que “...*las redes tróficas de los lagos de alta montaña de Sierra Nevada están parcialmente mantenidas por la energía ligada al carbono de origen terrestre sintetizado en otros continentes, cuyo transporte está regulado por patrones globales de circulación atmosférica*”, un aserto que tal vez

no resulte tan exagerado cuando se analizan las evidencias que lo sostienen:

El desierto del Sahara y áreas circundantes constituyen la mayor fuente planetaria de aerosoles (suspensiones estables de partículas sólidas y/o líquidas en el aire) con una producción anual estimada de partículas de entre 400 y 700 x 10<sup>6</sup> Tm, lo que representa casi un 50% de la producción global de polvo del suelo. La Península Ibérica recibe intrusiones de polvo africano (que contiene cantidades muy elevadas de materia particulada y de iones solubles) asociadas a condiciones meteorológicas muy concretas. De éstas, la más interesante ocurre a finales de primavera y comienzos del verano cuando (1) una baja térmica norteafricana, originada por el fuerte calentamiento de un terreno extremadamente seco, provoca la inyección vertical de enormes cantidades de partículas y (2) las altas presiones se centran sobre Argelia y fuerzan la circulación de vientos hacia el sur y el centro de Europa.

Desde antiguo se sabe que los lagos de montaña reciben una cantidad considerable de material externo aportado por el viento a la superficie, lo que Steinböck ya en 1915 llamó el empneuston, pero rara vez se ha cuantificado de manera precisa, como se ha hecho para los lagos de Sierra Nevada, la magnitud de la carga atmosférica de elementos y sustancias de interés biogeoquímico y el impacto que provocan

sobre el funcionamiento y la estructura de estos ecosistemas

Algunos de los resultados obtenidos hasta ahora (que, en esencia, se resumen en Morales-Baquero *et al.*, 2006b y Pulido-Villena *et al.*, 2005, 2007) indican que:

- La entrada atmosférica de materia particulada y de compuestos de fósforo a las lagunas está asociada principalmente con la deposición seca y sigue un patrón estacional similar al que ha sido descrito para la intrusión de polvo sahariano en la región mediterránea. Esta deposición llega a representar casi un 80% del *input* total de fósforo. La deposición de compuestos nitrogenados, por el contrario, está más relacionada con la precipitación en forma de lluvia y, obviamente, no sigue dicho patrón estacional.
- La razón NT: PT del agua de las lagunas de Sierra Nevada está estrechamente relacionada con la que se mide en la deposición atmosférica, y la concentración de clorofila-*a* de las lagunas se relaciona positivamente con el contenido en PT de aquellas. Todas las variables estructurales (por ejemplo, la biomasa algal o la concentración de clorofila-*a*) fisiológicas

(como la cuota intracelular de fósforo o la concentración celular de clorofila-) y funcionales (valores de producción primaria) que definen a la comunidad de autótrofos se incrementan en hasta dos órdenes de magnitud como respuesta al enriquecimiento en fósforo.

- Sorprendentemente, estos “pulsos” de fósforo se manifiestan de forma muy rápida en incrementos de biomasa bacteriana a la vez que promueven una reducción de la diversidad específica en el fitoplancton. Esto se debe a que en tales condiciones adquieren ventaja competitiva algunas (pocas) especies de crisofíceas mixotróficas que tienen capacidad para consumir por ingestión fagotrófica el “exceso” de producción bacteriana.
- Como era de prever, la respuesta de las lagunas a estos pulsos es tanto más pronunciada cuanto más severa es su limitación por fósforo. En otras palabras, la magnitud de la carga atmosférica juega un papel determinante en el estado nutricional de estos ecosistemas, especialmente en aquellos que tienen cuencas de captación relativamente pequeñas, carentes de borreguil en sus orillas.

- El aporte de calcio en las nubes de polvo, que se ha evaluado en unos  $800 \text{ mg m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ , afecta de manera directa y significativa a la concentración de este catión en el agua de las lagunas e, indirectamente, a los valores “relativamente elevados” que se miden para el pH y la alcalinidad.

Como ya se ha comentado, entre los componentes del suelo movilizados como aerosoles se encuentran importantes cantidades de carbono orgánico particulado (COP) y de carbono orgánico soluble en agua (COS-A). La deposición acumulada estival de COS-A en la zona de cumbres de Sierra Nevada es de unos  $250 \text{ mg m}^{-2}$  (y, de ella, aproximadamente un 50% llega con la deposición seca de material particulado). Esto significa que las lagunas reciben un *input* atmosférico sustancial de carbono orgánico, potencialmente biodisponible. De hecho, los análisis del flujo de carbono en las redes tróficas pelágicas que se han realizado utilizando isótopos estables de este elemento ( $^{13}\text{C}$ ) como marcadores han mostrado que esta fuente detrítica externa de carbono, especialmente en los lagos más oligotróficos (como es el caso de la laguna de La Caldera) llega a suponer más del 30% de la concentración total de carbono orgánico y representa una fuente de energía explotable por grandes organismos filtradores “automáticos” como

*Daphnia pulicaria*, el cladóceros dominante en términos de biomasa en el plancton de esta laguna. Parece ser que, incluso, la entrada atmosférica de materia orgánica contribuye al mantenimiento de la comunidad bacteriana de la laguna.

## REDES TRÓFICAS

### Comunidades de organismos

Como se comentó al comienzo de este discurso, la aplicación del término de lago (y hasta de laguna) a los sistemas de agua remansada de Sierra Nevada en los que la luz penetra hasta el fondo resulta excesiva y tal vez sea más apropiada la denominación genérica de humedales de alta montaña, caracterizados por presentar una estructura física muy simplificada y una reducida heterogeneidad espacial.

En términos estrictos, por lo tanto, tan sólo en aquellas lagunas de mayor profundidad se puede reconocer una auténtica zona limnética (de aguas libres) en la que la dimensión vertical (el eje luz-gravedad) crea estructura y mantiene gradientes (suaves) de óxido-reducción ligados a los procesos de producción y consumo. Incluso en estos casos, la zona litoral juega un papel determinante en el funcionamiento de tales sistemas altamente dependientes de

sus cuencas de captación. Los siguientes son algunos ejemplos que ilustran sobre la importancia de la interacción entre las zonas litoral y limnética en las lagunas de Sierra Nevada:

- En estudios muy recientes (de Vicente *et al.*, 2010) hemos puesto de manifiesto que los procesos de desecación y de rehidratación de los sedimentos litorales juegan un papel central en la biogeoquímica de nutrientes (particularmente de fósforo) en estos sistemas oligotróficos. El resultado neto de la alternancia de ambos procesos propicia un incremento en las tasas de liberación de fósforo desde el sedimento al agua intersticial y posteriormente a la columna de agua, como consecuencia de una reducción en la capacidad de adsorción de fósforo sobre óxidos metálicos en los sedimentos. Estas (en ocasiones muy notables) fluctuaciones de nivel, que tienen lugar de forma estacional (debido a una intensa evaporación estival) y/o interanualmente (ligadas a variaciones en el régimen de precipitaciones) seguramente están también en la base de la extraordinaria pobreza observada en la fauna de invertebrados bénticos de estas lagunas. Por ejemplo, sólo se han citado 5 especies de dípteros quironómidos (el grupo dominante en esta comunidad)

en Sierra Nevada frente a las 21 especies descritas en los lagos de los Pirineos.

- Los movimientos migratorios circadianos de los organismos del zooplancton de estas lagunas resultan extraordinariamente complejos ya que, junto a los (ya comentados) movimientos de ascenso nocturno y de descenso hasta las zonas más profundas, que se inicia con la salida del sol, hemos descrito desplazamientos horizontales hacia y desde ("evitación de la orilla") la zona litoral que tienen lugar durante las horas del amanecer y del anochecer; en buena medida de carácter más pasivo, ligados a corrientes de convección. Este patrón complejo de migración diaria confiere a los organismos del zooplancton un papel esencial como agentes coaligantes, por ejemplo en la traslocación de nutrientes, entre habitats y es, en buena medida, responsable del hecho de que las capturas nocturnas de organismos del zooplancton en la zona de aguas libres resulten ser invariablemente más numerosas que las diurnas.
- En la mayoría de los intentos que se han realizado para clasificar y ordenar estos lagos en función de la naturaleza y estructura de sus

comunidades, la presencia de borreguil litoral (que suele estar asociada a lagos someros, generalmente abiertos y de elevada tasa de renovación del agua) constituye el principal criterio de clasificación y/o da sentido a los ejes de ordenación. Es, por ejemplo, el caso que hemos observado al clasificar las lagunas a partir de la taxocenosis de rotíferos del plancton de 29 de ellas (Morales-Baquero *et al.*, 1989) y que resulta aún más evidente, como era de prever, en la clasificación que Linares *et al.* (2007) llevan a cabo a partir de los inventarios de diatomeas epipélicas de 25 lagunas.

En este punto conviene hacer notar que de entre las principales lagunas de Sierra Nevada, las de La Caldera, Vacares, Larga y El Caballo no presentan borreguil (la actual "laguna" de Las Yeguas ha perdido gran parte del, en otro tiempo, espléndido prado encharcable que la rodeaba) mientras que son mayoría las lagunas que se encuentran rodeadas de pastizales densos de gramíneas y cárices de corta talla (borreguiles) entre los que predominan las siguientes especies: *Plantago nivalis*, *Nardus stricta*, *Festuca iberica*, *Carex fusca*, *Agrostis nevadensis*, y *Leontodon microcephalus*.

En el litoral de algunas lagunas, como la de Vacares, se desarrollan espesos cinturones de briófitos en los que *Drepanocladus exannulatus* suele ser una especie dominante. En otros casos (La Caldera, Majano) es frecuente el desarrollo, hacia el final del deshielo, de ovas de zygnetáceas. Como caso excepcional en Sierra Nevada, en la zona más somera del litoral de la laguna de Juntillas se desarrolla una importante población de *Sparganium angustifolium*, un hidrófito vascular.

Por todo lo que acabamos de comentar, resulta frecuente que en las muestras de plancton de la mayoría de las lagunas de Sierra Nevada se encuentren especies con hábitos bénticos y litorales que accidentalmente colonizan la zona limnética.

De la comunidad béntica de las lagunas, la taxocenosis mejor conocida es la de diatomeas epipélicas. Linares *et al.* (2007) han catalogado 63 táxones de 29 géneros distintos entre los que destacan las especies de *Encyonema minutum*, *Nitzschia sublinearis*, *Pinnularia microstaurum*, *Tabellaria flocculosa* y *Staurosirella pinnata*. Las dos últimas especies (fragilarioides) son representantes típicos de lagos someros con borreguil litoral, con niveles de nitrógeno medios-altos y relativamente elevadas tasas de renovación del agua. Las especies rafidiales (*Nitzschia sublinearis* y *Encyonema minutum*) son propias de lagos profundos, sin borreguil.

La comunidad de la zona de aguas libres (*sensu lato*) está constituida por un conjunto heterogéneo de organismos en el que, en un primer análisis, destaca una gran diversidad de formas y, especialmente, de tamaños. Se encuentran especies de tamaño submicrónico como es el caso de algunos cocos bacterianos que, por lo tanto, se incluyen en la clase de tamaño del picoplancton hasta especies de varios mm de longitud (grandes copépodos calanoides y cladóceros que son dominantes en el macrozooplancton herbívoro). Haciendo una simple transposición de escalas, encontramos coexistiendo especies del tamaño (volumen) de una pelota de ping-pong junto a otras del tamaño de una catedral.

Una característica distintiva de las lagunas de Sierra Nevada es la ausencia generalizada de especies de picoplancton autotrófico (de tamaño inferior a 2 micras) y de peces.

La comunidad autotrófica esta dominada por especies de nanoplancton (algas y cianobacterias que no superan las 20 micras). En el caso del fitoplancton, las especies mejor representadas numéricamente tienen forma más o menos esférica lo que representa, en un ambiente poco estable (en que predomina la mezcla turbulenta) una ventaja para la difusión de nutrientes a través de la pared celular, a la que añaden una elevada eficiencia en la utilización de tales nutrientes limitantes: dominan las especies con valores

de constante de semisaturación para el fósforo muy bajos, esto es, con elevadas tasas de crecimiento poblacional para concentraciones muy bajas de este nutriente. Son estrategias de la escasez: compiten con éxito frente a especies que crecen más lentamente a concentraciones bajas del nutriente limitante (o, invocando el "fantasma de la competición pasada", podemos suponer que han eliminado por competencia a esas otras especies). Todas estas características morfológicas y fisiológicas (a las que se añadiría la ya comentada capacidad de especies como *Chromulina nevadensis* para desarrollar un metabolismo mixotrófico) se interpretan como estrategias adaptativas a estos ambientes oligotróficos que muestran un marco de condiciones extremas para la vida.

Diatomeas, zygozóicas y clorofíceas constituyen los grupos más representativos. *Meridion circulare* y *Cymbella minuta* son los táxones de más amplia distribución en el conjunto de las lagunas. Como es lógico, diatomeas y desmidiáceas, los grupos mejor representados, son más abundantes en sistemas en los que se desarrollan comunidades de epipelón, algunas de cuyas especies suelen aparecer como accidentalmente planctónicas.

En uno de los primeros trabajos (Sánchez-Castillo *et al.* 1989) encuadramos las especies más importantes del conjunto de las lagunas, en tres tipos biológicos fundamentales:



- Células no móviles, esféricas o elipsoidales, con elevada relación superficie/volumen como *Oocystis lacustris* o *Cyanarcus sp.*, esta última una cianobacteria unicelular de muy pequeño tamaño y no fijadora de nitrógeno que saca ventaja de su capacidad para atravesar el tubo digestivo de especies de zooplancton sin ser digerida, utilizando los nutrientes (fósforo) que se llegan a remineralizar en el interior de aquel.
- Células flageladas, ampliamente representadas en las lagunas de Sierra Nevada. Se trata de especies de pequeño tamaño que, como se ha comentado anteriormente, aprovechando su capacidad de movimiento activo, pueden "escapar" de los daños infringidos por una alta irradiancia durante las horas de luz. El comportamiento migrador confiere a estas algas ventajas competitivas (frente a las algas no móviles) que incluyen beneficios metabólicos derivados de la exposición a gradientes verticales de luz así como de la explotación de "manchas" de nutrientes generadas por la excreción del zooplancton al que siguen en su movimiento migratorio diario. *Chromulina nevadensis*, *Ochromonas sp.*, *Rhodomonas minuta* y varias

especies de *Chlamydomonas* y de *Chlorogonium* son típicos representantes de este biotipo.

- Células de origen epizoico. Son de gran tamaño y colonizan el medio pelágico aprovechando la capacidad de transporte que les proporcionan algunos crustáceos. Es el caso de *Korshikoviella gracilipes* y *Chlorangiella pygmaea*, dos algas verdes que se desarrollan sobre cladóceros (*Daphnia pulicaria* y *Alona rectangula*, respectivamente) en, por los menos, cinco de las lagunas estudiadas. Ambas algas, una vez que la colonización ha tenido lugar, producen una gran cantidad de zoosporas que llegan a constituir una fracción importante del fitoplancton. Este epizootismo, que se puede considerar como un caso de simbiosis, proporciona movilidad a las algas y les permite explotar diferentes ambientes lacustres sin (aparente) gasto energético mientras que para los cladóceros, las zoosporas producidas representan una importante fuente de alimento.

La severidad del ambiente físico y químico de las lagunas de Sierra Nevada se refleja, asimismo, en sus comunidades zooplanctónicas, al limitar la presencia de grupos específicos y favorecer la dominan-

cia de especies con (relativamente) bajas tasas de crecimiento y elevados valores de la relación N:P somático. Por eso, el zooplancton de estas lagunas se caracteriza por una baja riqueza específica, inferior (especialmente en el caso de los crustáceos) a la observada en lagos similares de los Alpes y los Pirineos.

Se han descrito 20 especies de rotíferos, 8 de cladóceros y 5 de copépodos (sin tener en cuenta las especies de presencia esporádica) la mayoría de las cuales colonizan también los ambientes bénticos y litorales. Precisamente especies como *Acanthocyclops vernalis*, *Chydorus sphaericus* o *Euchlanis dilatata*, presentes en la Sierra y capaces de explotar tanto las zonas litorales como las de aguas libres, se encuentran entre las comunes en el conjunto de las lagunas. En realidad solamente *Hexarthra bulgarica*, *Notholca squamula* y *Polyarthra dolichoptera* entre los rotíferos; *Daphnia pulicaria* y *Bosmina longirostris* entre los cladóceros y *Diaptomus cyaneus* y *Mixodiaptomus laciniatus*, entre los copépodos, pueden catalogarse como auténticamente pelágicas.

Como en otros sistemas montañosos de Europa, el plancton de las lagunas de Sierra Nevada está compuesto por especies que tienen una amplia distribución geográfica. Excepto para el caso de la crisofícea *Chromulina nevadensis* y el rotífero *Lepadella quinquecostata nevadensis*, nuevos táxones descritos en las lagunas de la Sierra o de *Hexarthra bulgarica*,

considerada una especie de rotífero típico de la alta montaña, ninguna otra es una especie "rara" o endémica. El plancton de estas lagunas no es, esencialmente, diferente del que aparece en otras regiones montañosas aunque se encuentran, por ejemplo, más especies de rotíferos comunes entre Sierra Nevada y la Laponia sueca que entre Sierra Nevada y los Alpes o los Pirineos.

Precisamente el zooplancton, por ser mucho menos cosmopolita que el fitoplancton y, a su vez, menos diferenciado que el bentos, es muy adecuado para llevar a cabo estudios biogeográficos y, en ese sentido, los diaptómidos son, sin duda, las especies más valiosas y, por eso, las más características para llevar a cabo cualquier tipología de la comunidad. *Mixodiaptomus laciniatus*, el diaptómido más común en las lagunas de la Sierra es una especie boreoalpina de amplia distribución atlántica. *Diaptomus cyaneus*, la única especie de este género presente en las lagunas, es la que individualiza a Sierra Nevada con respecto a los demás sistemas europeos. Se trata de una especie de distribución mediterránea occidental frecuente en lagos de montaña de la Península Ibérica y del Atlas.

## Flujo de energía entre compartimentos

Una fracción muy considerable de la energía que permite el funcionamiento de estos ecosistemas penetra en ellos a través de la síntesis de materia orgánica promovida por la luz. En el proceso de la fotosíntesis, la radiación electromagnética se convierte en energía química (enlaces ricos en energía) ligada a materiales plásticos y energéticos. La sección más amplia del flujo de energía que se incorpora en la fracción viva de los sistemas es su producción primaria. La materia orgánica, tanto en forma particulada (biomasa, detritos) como disuelta es, en la biosfera que conocemos, el transportador universal de la energía a lo largo de las redes tróficas

Como ya se ha comentado, el efecto fotoinhibidor ejercido sobre los organismos productores por una alta irradiancia en la columna de agua y una limitación crónica por fósforo (un término que significa, precisamente, "el que lleva la luz") son los principales responsables de la velocidad a la que radiación se incorpora en la fracción viva en estos sistemas. Un valor promedio típico de producción primaria en las lagunas de Sierra Nevada es de  $1 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ , que no es muy diferente del que se encuentra en la bibliografía para otros lagos oligotróficos de alta montaña;

para lagos oligotróficos en general y para ecosistemas antárticos.

Una característica singular de las lagunas de Sierra Nevada, que los aleja de los patrones más comunes observados en lagos oligotróficos, consiste en que más del 90 % de la energía incorporada en la fracción viva fluye a través de la cadena trófica de pastoreo, la que se sustenta en materia orgánica viva (biomasa de autótrofos) hacia estratos superiores que, en estas lagunas, están representados esencialmente por zooplancton herbívoro filtrador indiscriminado (rotíferos, cladóceros; algunas especies de copépodo ciclópido) o más selectivo (copépodos calanoides de alimentación raptorial). No existen depredadores vertebrados y los depredadores invertebrados potenciales (como alguna especie de zooplancton carnívoro o de insecto acuático) constituyen una fracción insignificante de la biomasa de consumidores y/o se encuentran restringidos a los habitats litorales.

Fluye muy poca energía (comparativamente) a través del llamado bucle microbiano (*microbial loop*) una red trófica compuesta por microheterótrofos procariontas (bacterias) y eucariotas (flagelados y ciliados) sostenida por materia orgánica disuelta. La biomasa bacteriana (para el conjunto de las lagunas en que se ha podido medir) se encuentra entre 2 y aproximadamente  $12 \mu\text{g C l}^{-1}$ , lo que representa entre un 7 y un 50 % de la biomasa de fitoplancton y entre un 3 y un

14% de la biomasa total del plancton de las lagunas y la biomasa de nanoflagelados y ciliados, en conjunto, rara vez supera el 10% de la biomasa planctónica. La producción bacteriana casi nunca llega a ser ni el 1% de la producción primaria, un orden de magnitud inferior a la esperada para este tipo de ecosistemas.

La interacción entre las condiciones creadas por el clima de radiación a que se encuentran sometidas estas comunidades, la disponibilidad de fósforo y, como una de sus consecuencias más interesantes, la dominancia de especies con metabolismo mixotrófico, explican el escaso desarrollo de la red microbiana frente a la cadena de pastoreo en estas lagunas. El clima de radiación promueve la excreción, en forma disuelta, de carbono orgánico sintetizado por las algas y potencia la relación de dependencia (comensal) entre algas y bacterias, por dicho carbono. La concentración de carbono orgánico disuelto suele superar los requerimientos de las bacterias por lo que, en el control de su abundancia, juega un papel importante la disponibilidad de fósforo ya que es bastante común que el bacterioplancton se encuentre limitado por este nutriente a concentraciones inferiores a  $7\mu\text{g l}^{-1}$ , y que deba competir con las algas por el escaso fósforo biodisponible.

En condiciones naturales de déficit de fósforo, sin embargo, existe en las lagunas de Sierra Nevada un predominio de "algas" con metabolismo mixotrófico

que ejercen un efecto regulador dual sobre las bacterias; una relación singular que Carrillo et al. (2002) denominan "*ni contigo, ni sin ti*", esto es, un control por depredación, en el que las bacterias son consumidas por algas mixotróficas ("*contigo me muero*") y un control basado en los recursos que establece una relación de dependencia de las bacterias sobre el carbono liberado por las algas ("*sin ti no puedo vivir*").

La mixotrofia, por lo tanto, parece jugar un papel relevante en la estructura de las comunidades planctónicas y en el flujo de la energía a través de las redes tróficas de las lagunas de Sierra Nevada, al significar una simplificación de la cadena trófica microbiana en la que los mixótrofos ocupan el nicho potencial de nanoflagelados y ciliados.

Desde un punto de vista energético, la mixotrofia representa un cortocircuito en el flujo de energía y un incremento de la eficiencia en la transferencia energética en sistemas ultraoligotróficos con alta dosis de radiación ultravioleta.

## UN MAGNÍFICO PATRIMONIO NATURAL A PROTEGER

Las aguas estancadas y corrientes de alta montaña constituyen, como he tenido ocasión de señalar, ecosistemas únicos, frágiles y vulnerables, un

patrimonio de ingente valor paisajístico y cultural. Apelar al placer estético y emocional que proporciona la contemplación de estas reliquias de aguas prístinas (alguien las ha llamado “espejos mágicos y helados”) debería ser argumento más que suficiente para promover su conservación. Pero no es el único, ni mucho menos. Los lagos y lagunas de alta montaña representan en torno a un 2% de la superficie lacustre/palustre total de la España peninsular pero como hemos visto a lo largo de este discurso, la importancia, evaluable en términos de atributos, funciones y servicios, de estos singulares humedales no es en absoluto comparable a sus, en muchas ocasiones, humildes dimensiones.

### Sensores del cambio global

Los lagos de alta montaña, debido a factores climáticos; a una débil cobertura del suelo; a las dimensiones modestas de sus cuencas de captación y rápidas tasas de flujo (entre otras) son:

- más vulnerables a cualquier *input* a la cuenca que los lagos de áreas de menor altitud
- mucho más dependientes de sus cuencas de captación de aires (airsheds) que transportan materiales al sistema. En ellos, la composición

química de las aguas está estrechamente relacionada con la naturaleza de deposición atmosférica. Esto hace que sean sistemas muy sensibles al forzamiento externo, tanto de carácter radiativo (incrementos en la concentración de gases con efecto invernadero, incremento en la presencia de aerosoles...) como no-radiativo (por ejemplo por la presencia de contaminantes específicos).

Esta sensibilidad de los lagos de alta montaña al forzamiento externo junto con su carácter aislado y remoto (alejado de las áreas de actividad humana) les hace ser excelentes centinelas de cambios ambientales, finos sensores de respuesta rápida al cambio.

En buena medida esto explica que, por ejemplo:

- distintos Programas Marco de Investigación de la UE hayan financiado en las últimas décadas proyectos multinacionales como ALPE (Alpine Lakes: Paleolimnology and Ecology); MOLAR (Mountain Lake Research) o EMERGE (European Mountain lake Ecosystems: Regionalisation Diagnostics and Socio-economic Evaluation) que han ampliado considerablemente el estado de conocimiento de estos ecosistemas acuáticos, algunos de ellos severamente afectados.

tados por factores de *stress* ambiental tales como la deposición ácida transfronteriza, el calentamiento global, el incremento en el clima de radiación UV ó la deposición atmosférica de sustancias tóxicas

- En el año 2002, el Año Internacional de las Montañas, la Unesco lanzara el Proyecto GLOCHAMORE (Global Change in Mountain Regions) coordinado por la Universidad de Viena, en el que se han visto involucradas 28 Reservas de la Biosfera de Montaña (entre las que se encuentra Sierra Nevada) que han llevado a cabo estudios de seguimiento de buen número de indicadores criosféricos seleccionados entre los que se incluían variables estructurales y funcionales de sistemas de agua dulce y aspectos sobre la hidrología de las cuencas de captación.

Por otro lado, la acumulación de sedimentos en un lago es un registro natural de lo que acontece en él y a su alrededor, y su variación está fuertemente determinada por las fluctuaciones climáticas y los cambios en las características químicas de la deposición. El sedimento (la memoria del sistema) puede proporcionar un registro temporal único del cambio climático y ser utilizado para inferir la velocidad, direc-

ción e impacto biológico de la calidad del aire y del clima cambiante. Una gran diversidad de métodos y herramientas paleolimnológicas (uso de estomatocistos de crisófitos, frústulos de diatomeas, restos de cladóceros, análisis de pigmentos vegetales, análisis de minerales magnéticos...) se utilizan como *proxies* en la reconstrucción climática.

### **Amenazas. Protección y conservación**

Próximo a finalizar este discurso quiero enfatizar una de las ideas que han estado impregnándolo: el hecho de que las zonas húmedas de montaña por su valor ecológico, sus peculiaridades biogeográficas y su extrema fragilidad son merecedoras de un especial grado de protección y conservación. Lamentablemente, y a pesar de su localización remota, en tiempos recientes una serie de factores de tensión ligados al incremento de la presión turística; la utilización de los lagos como reserva hidroeléctrica; la construcción de canales de trasvase (que han perturbado considerablemente el régimen de muchos de ellos) o la introducción de especies exóticas se han unido a las tradicionales presiones antrópicas directas (deforestación y erosión relacionada con actividades de pastoreo) de menor intensidad, a las que se han visto sometidos.

Abogamos por una conservación y gestión ecosistémica, centrada en la valoración de los procesos ecológicos como base para el mantenimiento de la integridad ecológica del sistema (un marco de referencia para el ecosistema en cuestión que se logra cuando la estructura y funcionamiento original están intactos) ligada a la utilización de criterios relacionados con la necesidad social de uso de las áreas naturales.

Termino volviendo a Thoreau, el autor de la cita que he utilizado para abrir este discurso. Henry David Thoreau (1817-1862) se definió a sí mismo como un místico, un trascendentalista y un filósofo de la naturaleza. Toda su obra se centra en la búsqueda de la "vida con principios", principios que serán el criterio de cómo debe ser vivida; una vida que él explora y experimenta a través del estudio y de la comprensión de la Naturaleza. En julio de 1845 se traslada a vivir a la cabaña que él mismo había construido en Walden Pond. Durante dos años escribe allí la obra homónima (*Walden*) considerada como una obra literaria maestra y uno de los libros seminales del siglo XIX.

De *Walden* es este breve poema con el que pongo punto final a este discurso:

*No es un sueño mío  
Para adornar un verso;  
No podría estar más cerca de Dios y del cielo  
De lo que vivo en Walden.  
Soy su orilla rocosa  
Y la brisa que pasa sobre ella;  
En la palma de mi mano  
Están su agua y su arena,  
Y su recoveco más escondido  
Reside en lo alto de mi pensamiento*

Muchas gracias

## BIBLIOGRAFÍA

Carrillo, P., P. Sanchez-Castillo & L. Cruz-Pizarro. 1991. Coincident zooplankton and phytoplankton diel migrations in a high mountain lake (La Caldera, Sierra Nevada, Spain). *Arch. Hydrobiol.* 122: 57-67

Carrillo, P., J.M. Medina-Sánchez & M. Villar-Argaiz. 2002. The interaction of phytoplankton and bacteria in a high mountain lake: importance of the spectral composition of solar radiation. *Limnol. Oceanogr.* 47: 1294-1306

Carrillo, P., J.M. Medina-Sánchez, M. Villar-Argaiz, J.A. Delgado-Molina & F.J. Bullejos. 2006. Complex interactions in microbial food webs: Stoichiometric and functional approaches. *Limnetica* 25 (1-2): 189-204

Cruz-Pizarro, L. 1978. Comparative vertical zonation and diurnal migration among Crustacea and Rotifera in the small high mountain lake La Caldera (Granada, Spain). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 20: 1026-1032

Cruz-Pizarro, L. 1981. *Estudio de la comunidad zooplanctónica de un lago de alta montaña (La Caldera, Sierra Nevada, Granada)*. Tesis Doctoral. Universidad de Granada

Gómez-Ortiz, A. (coord.). 2002. *Mapa geomorfológico de Sierra Nevada. Morfología glacial y periglacial*. Junta de Andalucía. Granada

Linares, J.E., L. Olofsson & P. Sánchez-Castillo. 2007. Comunidades de diatomeas epipélicas en las lagunas de alta montaña de Sierra Nevada (Granada, España). *Limnetica* 26(1): 99-113

Löffler, H. 1974. Harpacticiden (Crustacea, Copepoda) der Hochge birgsgewasser Andalusiens (Sierra Nevada, Spanien). *Oster. Akademie der Wissenschaften. Mathem. Naturw. Kl., Abt. I.* 181 (7): 191-195

Martínez, R. 1975. First report on the limnology of the alpine lake La Caldera in the Penibetic Mountains (Sierra Nevada, Granada, Spain). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 19: 1133-1139

Medina-Sánchez, J.M., M. Villar-Argaiz & P. Carrillo. 2002. Modulation of the bacterial response to spectral solar radiation by algae and limiting nutrients. *Freshwater Biol.* 47: 2191-2204

Medina-Sánchez, J.M., M. Villar-Argaiz & P. Carrillo. 2004. Neither with nor without you: A complex algal



control on bacterioplankton in a high mountain lake. *Limnol. Oceanogr.* 49(5): 1722-1733

Montes, C. (coord.). 1995. *Proyectos de apoyo técnico a los Planes Hidrológicos de cuenca en aspectos relacionados con zonas húmedas. Actualización e informatización del inventario de Lagos y Humedales de España y desarrollo de manuales de valoración y deslinde*. Informes Técnicos. DGOH (MOPTMA) – INIMA. Madrid

Morales-Baquero, R., L. Cruz-Pizarro & P. Carrillo. 1989. Patterns in the composition of the rotifer communities from high mountain lakes and ponds in Sierra Nevada (Spain). *Hydrobiologia* 186/187: 215-221

Morales-Baquero, R., E. Pulido-Villena, O. Romera, E. Ortega-Retuerta, J.M. Conde-Porcuna, C. Pérez-Martínez & I. Reche. 2006. Significance of atmospheric deposition to freshwater ecosystems in the southern Iberian Peninsula. *Limnetica* 25(1-2): 171-180

Morales-Baquero, R., E. Pulido-Villena & I. Reche. 2006b. Atmospheric inputs of phosphorus and nitrogen to the Southwest Mediterranean region: Biogeochemical response of high mountain lakes. *Limnol. Oceanogr.* 51(2): 830-837

Pulido-Villena, E., I. Reche & R. Morales-Baquero. 2005. Food web reliance on allochthonous carbon in two high mountain lakes with contrasting catchments: a stable isotope approach. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62: 2640-2648

Reche, I., E. Pulido-Villena, J.M. Conde-Porcuna & P. Carrillo. 2001. Photoreactivity of dissolved organic matter from high mountain lakes of Sierra Nevada, Spain. *Artic, Antartic, and Alpine Research.* 33: 426-434

Rueda, F., E. Moreno-Ostos & L. Cruz-Pizarro. 2007. Spatial and temporal scales of transport during the cooling phase of the ice-free period in a small high mountain lake. *Aquat. Sci.* 69: 115-128

Sánchez-Castillo, P.M., L. Cruz-Pizarro & P. Carrillo. 1989. Caracterización del fitoplancton de las lagunas de alta montaña de Sierra Nevada (Granada, España) en relación con las características físico-químicas del medio. *Limnetica* 5: 37-50

de Vicente, I., F.O. Andersen, H.C. Bruun, L. Cruz-Pizarro & H.S. Hensen. 2010. Water level fluctuations may decrease phosphate adsorption capacity of the

sediment in oligotrophic high mountain lakes. *Hydrobiologia* 651: 253-264

Villar-Argaiz, M., J.M. Medina-Sánchez & P. Carrillo. 2001. Inter- and intra-annual variability in the phytoplankton community of a high mountain lake: The influence of external (atmospheric) and internal (recycled) sources of P. *Freshwat. Biol.* 46: 1121-1138

Villar-Argaiz, M., J.M. Medina-Sánchez & P. Carrillo. 2002. Microbial plankton response to contrasting climatic conditions: Insights from community structure, productivity and fraction stoichiometry. *Aquat. Microb. Ecol.* 29: 253-266

**DISCURSO DE CONTESTACIÓN DEL  
EXCMO. SR. D. PASCUAL RIVAS CARRERA**

Excelentísimo Sr. Presidente, Excelentísimos académicos, Señoras y Señores:

Ante todo gracias por permitirme participar en el acto de entrada en la Academia del Dr. Cruz, al que aprecio y admiro por su labor y por trabajar en una ciencia que bien aceptaría fuese la mía.

Hay muchas recomendaciones de cómo no empezar un discurso pero, por desgracia, no he encontrado ninguna que establezca cual es la forma correcta de hacerlo y, en este caso, ni cual debe ser su contenido, excepto las referencias a que el trabajo del nuevo académico debe estar entregado antes y que las palabras del representante de la academia se denominan "contestación". Por ello me atengo al modelo usado por otros compañeros, de criterio fiable para mí, que me han precedido en este cometido al entender que con ello no sólo no me salgo de lo normal, sino que contribuyo a afianzar una forma de hacer que es el uso de nuestra Institución. El tenor y carácter del discurso parece adecuado que se amolde a los fines de la Academia que creo se acercan mucho más

a la difusión y discusión de la ciencia, que a la pura innovación.

Se supone que la contestación es una pieza que, como he indicado, se hace en nombre de la Institución receptora, más que directamente del que presenta el discurso, adecuada a la ceremonia de iniciación del nuevo académico, que con la exposición de su trabajo de entrada ha renovado la demostración de su capacidad y valía, puesta de manifiesto en su trayectoria científica, y demostrado su interés por pertenecer a la Academia. Como en cualquier ceremonia existe un protocolo, pero al contrario que para el Académico entrante, no existe una temática ni general ni particular estipulada a priori, excepto la laudatoria del neófito que es sobre todo justificativa de la propia institución, pues ha sido ella la que lo ha elegido por sus méritos. Al tiempo se supone que la intervención es subsidiaria de la principal, el discurso de entrada, por lo que ni en lo profundo, al menos aparentemente, ni en la duración, debe pretender sobrepasar los límites de la cortesía que están en no llegar a lo presuntuoso ni en quedarse corto en poner de manifiesto los méritos del nuevo académico y sus cualidades demostradas en el discurso.

El Dr. D. Luis Cruz Pizarro es bien conocido en los ambientes académicos de la Universidad de Granada y en los que se dedican a temas biológicos de sistemas, en la comunidad científica internacional.

Ha tenido que ser autodidacta en muchos temas pues recorrió en solitario una parte del primer camino de la Ecología en Granada. Sin embargo, se integra, por trayectoria, sin duda con gusto y honrado, en la escuela del Dr. Margalef que desde los años cincuenta del siglo anterior hizo que España fuese una referencia en estos temas. Gracias a esta relación, algunas veces, muchas menos que la deseadas, pudimos escucharlo en Granada y admirar cómo la complejidad ecológica se simplificaba y se hacía comprensible y se aplicaba y referenciaba en lo diario, que adquiría un interés y sobre todo una dimensión, explicación y perspectiva totalmente diferentes a las esperadas. Hace más de treinta años predicaba sobre la insostenibilidad de nuestras costumbres, sobre lo imposible de mantener el ritmo de las pesquerías, de su carácter antieconómico, etc., etc., a la vez que llamaba la "cara oscura de Gaia" al peligro que la sobrecarga en dióxido de carbono hacia el que caminaban algunos ambientes pudiese dar lugar a una catástrofe global. Actualmente la sociedad está asustada por las emisiones de gases invernadero bajo un pensamiento más o menos lineal. En realidad del pasado hemos aprendido la existencia de puntos críticos a partir de los que los procesos dejan de tener una dimensión temporal imaginable.

Como los grandes maestros tenía la capacidad de ver las posibilidades de los que aspiraban a ser

sus discípulos y los elegía o apadrinaba por la proyección que pudieran dar en el futuro a la Ecología. El Dr. Cruz responde a este modelo de discípulo, pues de forma racional y, lo que es más importante en estos casos, de forma intuitiva, es capaz de vislumbrar las posibilidades de avance científico que tiene la confluencia de un tema concreto con un investigador, de manera que se conviertan en un ente autónomo casi de forma inmediata. A su brillantez personal une algo que es menos común en el mundo científico, la brillantez de sus colaboradores, lo que indica su coraje científico y académico. Esto le ha llevado a empezar muchas veces dentro del mismo tema con los más variados colaboradores.

Al poco tiempo de iniciar la investigación con la Dra. Martínez Silvestre se encuentra con las obligaciones académicas, administrativas e investigadoras correspondientes a un profesor formado, en una materia troncal y de interés público evidente. La estabilidad que le dio su continuidad como profesor de Ecología y su tesón afianzaron la materia como un elemento fundamental de la Biología de sistemas, integrada como parte de la investigación y docencia en Biología. En el desarrollo de la Ecología ha seguido un camino diferente, casi contrario, al que era normal. Su directora de tesis, primera profesora de Ecología de Granada, provenía del campo de la Química y al quimismo de las aguas de La Albufera de Valencia

dedicó sus primeros esfuerzos, dirigida por el Profesor Margalef, que trabajaba en ecosistemas, en una visión global, más biológica que medioambiental. Por su formación inició su investigación en Granada y dedicó sus esfuerzos al "estudio del medio acuoso", más que en los ecosistemas acuáticos. La labor de convertir el estudio del Medio en una Ecología de sistemas le correspondió al Dr. Cruz., de formación biológica, que integró el estudio del medio en el del ecosistema, aunque para ello el modelo elegido fuese de escasa diversidad biológica: poblaciones de crustáceos en el embalse del Cubillas y zooplancton en la laguna de La Caldera. En esta última inicia el tema básico y recurrente de sus investigaciones que ha expresado en su discurso: la Ecología de los lagos de alta montaña mediterránea, sin que le sean ajenas cualquier masa de agua continental andaluza o no, natural o artificial, de montaña o costera.

El Dr. Cruz tiene un currículum muy amplio que no quisiera detallar, más bien extraer de él lo que me parece ejemplar. Perteneció a la que se podría denominar antigua Universidad española, bien diferente de las actuales Universidades de España, que las comunidades autónomas se empeñan en integrar, en contra del espíritu de la autonomía, en lo que llaman "El sistema universitario", que cuelgan en la organización administrativa y social, dirigida por economistas y técnicos, como si se tratase de un elemento económi-

co inmediato y no como un sistema de creación y formación científica. Una de las características, evidentes en el nuevo académico, es que, por su origen almeriense, realizó su formación básica y parte del posgrado, integrado en la Universidad y en sus antiguas estructuras colegiales, y no en el seno familiar que es lo común hoy en día. Esa formación afloró pronto y le permitió superar con excelencia el hándicap que supuso una trayectoria en gran parte autodidacta. De su trayectoria y trabajo hay que destacar la generosidad y honradez científica. Parece fuera de lugar hablar de la segunda, pero algo debe ocurrir cuando en Estados Unidos es ya obligatorio que los becarios de posgrado realicen un curso de ética científica antes de iniciar la investigación. En los campos más en contacto con la realidad inmediata, como medicina o medio ambiente, ha habido suficientes escándalos como para que sea recomendable una formación positiva en algo que se supone se poseía o se incorporaba en el laboratorio por la labor del maestro. La sólida formación universitaria del Dr. Cruz le ha hecho un ejemplo en este campo con una gran generosidad de la que se han beneficiado inicialmente sus discípulos y compañeros y posteriormente la comunidad científica. Ha sacrificado, aunque comparativamente no se aprecie por su gran producción, la parte más personal de su currículum en favor de la formati-

va, de la de promoción y de los servicios a la sociedad.

Ha sido y es consciente de que la complejidad de la Ecología obliga a la colaboración y al trabajo en equipos interdisciplinarios o multidisciplinarios por lo que, al tiempo que su formación, inició relaciones con varias entidades internacionales y realizó una estancia importante en su trayectoria profesional en el Reino Unido, con el apoyo y el reconocimiento de la Facultad de Ciencias que había apostado por el desarrollo de una Ecología de calidad e integral en lo docente e investigador. Le tocó al Dr. Cruz hacer de pionero del conjunto de su equipo a la vez que profundizaba en su propia especialidad. La trayectoria me es conocida pues con él y con sus discípulos he mantenido y mantengo discusiones y colaboraciones que me enriquecen por tratar de temas relacionados, aunque alejados en el tiempo, con mi quehacer e intereses.

La Biología es hoy en día, al menos en algunas de sus ramas, una ciencia cuantitativa, aunque este nivel se ha alcanzado de forma asimétrica en diferentes ramas. De hecho uno de los mayores logros que se atribuyen a la escuela de Margalef es la formalización de la Ecología a partir del inicio de los años sesenta. El Dr. Cruz, consciente de ello desde un principio, completó su formación con la diplomatura en Estadística que la previsión del Dr. Gutiérrez Jáimez y

su equipo mantuvieron en la Universidad de Granada hasta la creación del título oficial.

Conozco currícula con la mayor valoración por cualquiera de los índices de calidad, incluidos los máximos reconocimientos administrativos, que corresponden a científicos de un valor no tan excelente. Además de la producción en publicaciones, que puede hacerse en el seno de un equipo, sin mayores compromisos, considero uno de los mayores signos de calidad la capacidad de proponer nuevas ideas, con medida, con posibilidades de realización, que bien pueden concretarse en la propuesta y dirección de trabajos, proyectos y equipos de investigación, que el aspirante ha hecho en temas tan diversos como: a) análisis de medios de aguas continentales, dulces y saladas, normales, oligotróficos o eutróficos y de sus diferentes partes y superficies: atmósfera, agua, sedimento, etc.; b) dinámica de poblaciones de zooplancton, estrategias reproductoras y demografía; c) factores que regulan la estructura del plancton en sistemas acuáticos, d) movimientos del plancton en la columna de agua. Agregaciones. e) flujos de energía materia en sistemas acuáticos epicontinentales y f) gestión de ecosistemas acuáticos; entre otros temas de menor dimensión.

Todo lo anterior confirma que le ha tocado vivir "tiempos interesantes", que los chinos, sabios, consideran correctamente una maldición, aunque una vez

pasados se sienta añoranza de ellos. A la inseguridad en el futuro, en aquellos años, se unía un trabajo a medio camino entre dedicación y cultivo del romanticismo, hasta el punto de que la laguna de La Caldera, fue elegida por dos compañeros geólogos para realizar su boda. El lugar era tan exótico que el hecho mereció primeras páginas en nuestra prensa. El lugar, a más de 3.000 m de altitud en el desierto frío, era el destino, cargado con una barca, de nuestro aspirante. Eran también tiempos románticos para la astrofísica y para el observatorio de Cartuja. En este caso, el Dr. Costa Boronat subía a diario a la Sierra a recoger datos lo que le convirtió en uno de los mejores conductores de carreteras de montaña. Tanto trasiego de material daba lugar a anécdotas impensables en la clásica Universidad de Granada. Apareció un anuncio en la prensa en el que se ofrecía una recompensa por la devolución de un peachímetro, "distruido" de un coche en la Plaza de la Universidad, cuyo texto advertía de que era un aparato científico que no debía confundirse con un transistor (¿). Sobran los comentarios.

Los años setenta vieron nacer con fuerza el ecologismo militante en la sociedad y la preocupación por, al menos, algunos aspectos del medio ambiente. Era y es una forma de ver las cosas que distorsiona el significado de la Ecología científica, aunque sin duda ha influido en el desarrollo de la Biología y de las Ciencias de la Tierra en la Universidad. Las propues-

tas ecologistas se convirtieron en una tentación para algunos investigadores que cedieron a las demandas, rentables económica y socialmente, pero de escasa calidad científica. El Dr. Cruz no acudió a ese reclamo en ningún caso, excepto en la formación de propuestas globales, y sí en cambio ha cumplido sobradamente con ellas, de forma desinteresada, con su participación en asesorías oficiales, colaboración con agencias gubernamentales, institutos de investigación, comités regionales y nacionales, asesorías en catástrofes, etc., que trataban de crear programas globales y recomendaciones para el mejor manejo del medio ambiente, sin dejar atrás una labor ingente en la docencia reglada y no reglada de tercer ciclo y un sin número de conferencias en universidades nacionales y extranjeras. Su dedicación en este campo le ha llevado a dirigir el Instituto del Agua y la Escuela de Posgrado.

La elección y el desarrollo del tema de su discurso tiene múltiples lecturas, desde las que parecen más inmediatas: las lagunas de alta montaña, o el comportamiento de un sistema oligotrófico, a otras meramente insinuadas como la aplicación de la teoría de islas, el funcionamiento de un sistema global por la dispersión de aerosoles o el interés de estos estudios para controlar el cambio global. Hay además otros aspectos de gran interés que están en la base de la mayor parte de los razonamientos pero que práctica-

mente no se tratan expresamente. De ellos los más interesantes son la biogeografía y sobre todo la relación de la Ecología con el tiempo. ¡Siempre el tiempo! Constituyen una parte de lo que se podría llamar el programa de investigación subversivo o clandestino, o ambas cosas.

Los procesos glaciares que conformaron los cuencos que hoy son las lagunas de Sierra Nevada finalizaron hace unos diez mil años (Gómez Ortiz, 2002), aunque como indica Antonio Castillo (2009) muchos de ellos estuvieron cubiertos hasta no hace ni cien años. La laguna de La Caldera, por su altitud, cabe pensar que una parte de ese tiempo, y de las épocas frías similares a la pequeña edad de hielo, estuviera cubierta de nieve la mayor parte del año, sin funcionar por ello ni geográficamente ni ecológicamente como una laguna., por lo que, como la mayoría, es un medio acuoso de recientísima formación.

El tiempo juega aún a menor escala pues las lagunas de Sierra Nevada sólo funcionan como tales una parte del año, aunque en sus épocas dormidas sufran en su cobertera procesos, como el transporte de aerosoles, que sí influirán una vez desaparecida la cubierta. Existen en ellas procesos intermitentes, estacionales, y procesos de transferencia de materiales en el total del tiempo.

Al interés inmediato que produce este funcionamiento temporal se añade la necesidad de pensar

en que el tiempo es un factor fundamental en la evolución ecológica. A partir de los trabajos de Eldredge, desde el final de los ochenta, se ha propuesto la existencia de un entramado entre la actuación de y sobre actores y replicadores en la evolución, que se traduce en la existencia de dos grandes categorías evolutivas: la genética o genealógica y la económica o ecológica. De forma que se considera que los aparatos, tejidos, etc. de los organismos conforman la categoría inferior que evoluciona, lo mismo que lo hace el individuo, la población ecológica, el ecosistema o las biotas. Ocorre algo similar con la composición genética, los individuos, el acervo genético de las poblaciones reproductivas, las especies o las líneas monofiléticas. Cada categoría y nivel tiene su tiempo de actuación, si bien los aspectos selectivos o equivalentes actúan sobre los niveles económicos y no sobre los genéticos.

En las lagunas de alta montaña se implican además "otros tiempos" y el concepto de catástrofe. Sin duda que el cambio de estado del agua de sólida a líquida es, en principio, una catástrofe. En realidad no siempre es así para todos los organismos. Sólo aquellos para los que el cambio no esté previsto lo sufrirán de forma catastrófica, para el resto, a través de adaptaciones para las épocas adversas, el sistema puede ser ventajoso, pues, entre otras cosas, elimina competidores para los escasos recursos disponibles y alarga la existencia de los entes. Estamos por tanto



ante un sistema que como el intermitente funciona tanto cuando la luz está encendida como cuando está apagada.

En 1972, el tiempo en el que el Dr. Cruz inició su investigación, apareció un pequeño libro: "Models in Paleobiology" que, en menos de 250 páginas, revolucionó la Paleontología y con ello la Biología. Contiene dos trabajos claves: El equilibrio puntuado de Eldredge y Gould y los Modelos en Paleobiogeografía de Simberloff que desarrolla y amplía la Teoría de Islas de Mac Arthur y Wilson de los años sesenta. En ellos hay dos formas de ver el tiempo que vienen al caso en este punto. El primero, la no contradicción entre evolución rápida y evolución lenta, catastrofismo y gradualismo, pues ambas se dan en el proceso evolutivo de forma sucesiva, y la existencia de un tiempo ecológico y un tiempo evolutivo, que en la Teoría de Islas se traduce en un tiempo de predominio de la inmigración y extinción y otro de la competencia y aparición de nuevas entidades taxonómicas: variedades, subespecies o especies.

Choca la profusión de endemismos animales y vegetales terrestres de Sierra Nevada y, en general, en la alta montaña mediterránea, con la casi ausencia de ellos en sus lagunas. La Teoría de Islas la han aplicado fundamentalmente ecólogos, como en este caso, y biogeógrafos, por lo que normalmente no tienen que acudir a que en ella existen dos partes deli-

mitadas por el tiempo. La primera en la que el número de especies en equilibrio se alcanza por el juego de la inmigración y extinción, con escasa competencia, y otra de cientos o miles de años, en los que el ritmo evolutivo y la adaptación alcanzan al de inmigración y después de un descenso en el número de especies se produce un incremento definitivo a partir de nuevas especies endémicas. La escasez de endemismos en las lagunas apunta de nuevo a su juventud y a un ecosistema con fuerte influencia de la inmigración, por mucho que pueda parecer contradictorio, como parece serlo en todas las masas de aguas continentales: ríos o lagos. Es difícil pensar que en un medio inhóspito para la emigración de formas acuáticas, como el que existe entre la cabecera de los ríos, pueda permitir el paso de una fauna acuática, invertebrada y vertebrada que es similar en casi todos los ríos y lagunas.

Darwin en su periplo en el Beagle recogió sorprendido polvo atmosférico de una tormenta de arena que azotó el barco en altamar y lo hizo con la doble pretensión de dar fe del hecho y de poder realizar un estudio posterior detallado en el convencimiento de que contenía microorganismos. Hace poco que finalmente se ha verificado la hipótesis darwiniana. El "maná" del cielo llega puntualmente y abundantemente a Sierra Nevada desde el Sahara, en Mauritania, y alcanza lugares tan alejados como California, abo-

nando los océanos y las selvas tropicales que le deben una gran parte de su diversidad. Es sin duda una de los aspectos de mayor interés en la Ecología global actual y en la Universidad de Granada hay un grupo de físicos dirigidos por el profesor Alados que se dedica a ello. El estudio de estos aerosoles no solo está dando explicación a fenómenos intrigantes de nuestra Tierra, es también un campo de comparación con los fenómenos marcianos en los que estas tormentas son lo usual y, por el momento, una de las mayores limitaciones para mantener a un hombre en la superficie del planeta.

Si algo tuviera que criticar del discurso es alguna falta de adecuación de algunos términos, pues la formación de nuestra juventud hace que desconozca el significado de "maná", aunque es un buen elemento de datación de la edad del aspirante.

El Dr. Cruz no quiere olvidar pasar por la actualidad del cambio climático y, con razón, reconoce que los medios de alta montaña son especialmente indicativos del cambio climático. Por otro lado, en sentido opuesto, el maná contribuye a nivel mundial a mitigar la subida de temperaturas, aumentando el albedo, disminuyendo la penetración de la radiación y contribuyendo en gran medida a la producción de zooplancton y de epifitos a nivel mundial.

Difícilmente se pueden entresacar enseñanzas más globales de un punto tan pequeño, perdido y

administrativamente inaccesible como las lagunas de Sierra Nevada. Por todo ello me complace exponer públicamente el reconocimiento de la valía del Dr. D. Luis Cruz Pizarro para formar parte de la Academia de Ciencias Matemáticas, Físico-Químicas y Naturales de Granada. Se satisface al tiempo uno de los deseos que me produce la amistad sosegada que, en palabras del aspirante, nos une.