

Part IV

Deu mil anys de variabilitat en la producció primària d'un estany oligotròfic d'alta muntanya: efectes del clima i dels usos del sòl en la càrrega interna i externa de fòsfor

Introducció

Els llacs, com qualsevol altre sistema natural, sofreixen reajustaments continuats sota pressions externes. El lligam entre aquestes pressions i els seus efectes no és però directe. Hi ha encara moltes incerteses sobre les escales temporals a les que responen, comportaments d'histèresi i resiliència, fins i tot falten per determinar les circumstàncies en les que el sistema assoleix estadis propers a l'estat estacionari (Catalan i Fee, 1994). La comprensió de qualsevol fenomen que depengui del factor temps precisa de sèries temporals prou llargues en relació a la durada característica del fenomen que es vol estudiar. Quan es parla de dinàmica d'un ecosistema en el seu conjunt, estem limitats per la curta durada dels estudis plurianuals. Els estudis que existeixen sobre producció primària en llacs, rarament superen unes poques dècades de durada i habitualment corresponen a sistemes que han patit de manera recent alguna forta influència externa (p.e. eutrofització). Una aproximació alternativa per a obtenir una perspectiva a més llarg termini ens l'ofereix l'estudi de testimonis de sediment. Malauradament, el forat entre la limnologia a temps real i la paleolimnologia és encara molt ample. No obstant, a mesura que augmenti l'accés a noves tècniques analítiques s'espera que la interacció entre els dos camps es vegi potenciada.

En paleolimnologia es poden utilitzar diferents indicadors per reconstruir els canvis en la producció. Entre aquests, la mesura del carboni del sediment ens dona una estima de la producció sempre que els aportats que provenen de la conca no siguin rellevants en termes relatius (Meyers, 1997). Entre els grups algals que deixen senyal en el sediment es troben les diatomees (Battarbee et al. 2001), els estomatocists de crisòfits (Zeeb i Smol, 2001), els *Pediastrum*, *Botryococcus* i alguns gèneres de la família de les zignematàcies (p.e. *Mougeotia*, *Zygnema*, *Spirogyra* i *Debarya*) (van Geel, 2001). La resta de grups algals només es poden distingir en el sediment a partir de la composició de pigments indicadors (Leavitt i Hodgson, 2001). La labilitat que presenten les molècules de pigment justifica complementar amb altres indicadors de producció els estudis basats en l'anàlisi de pigments indicadors (Verleyen *et al.*, 2004).

En aquest estudi en concret, s'ha dut a terme la reconstrucció de la producció primària d'un estany oligotròfic al llarg dels darrers deu mil anys amb una resolució d'aproximadament 60 anys de mitjana. S'ha utilitzat una aproximació que té en compte informació que prové de diferents estimadors de producció. Aquest fet ens permet contrastar els resultats que se'n deriven i estudiar no només els patrons de variació sinó també els processos que hi pugui haver darrera la variabilitat observada. L'estany es troba situat en una conca petita i relativament poc complexa, sense altra influència que el clima durant la major part del període considerat i la presència esporàdica (uns pocs dies l'any), des de temps històrics, de ramats de bous que pasturen per la seva àrea.

Metodologia

Lloc d'estudi

L'estany Redon (42° 38'N, 0° 46'E) és un estany alpí situat a 2240 m s.n.m. al Pirineu Central. La cubeta ocupa un circ d'origen glacial. És profund (fondària màxima 73 m, de mitjana 32 m) i relativament gran (24 ha, que representen un 15.5 % de l'àrea de la conca) (Figura 6.1). La conca de captació la forma una petita cubeta granodiorítica (155 ha), constituïda en un 24 % per roca descoberta. Els sòls són umbric-leptosols amb una fondària mitjana de 35 cm i la vegetació consisteix en prats alpins. La variabilitat estacional d'aquestes característiques físico-químiques de l'estany es troba descrita en detall en diversos treballs (p.e. Ventura *et al.*, 2000 i referències citades).

Protocol de mostreig del sediment i datació

El testimoni de sediment (RCA94) es va prendre de la part més profunda de l'estany utilitzant un *gravity corer* (84 mm diàmetre interior) l'agost de 1994 i va ser mostrejat cada 3 mm. Es varen prendre submostres per realitzar una datació amb ^{210}Pb que es van guardar en bosses de polietilè i submostres per realitzar les anàlisis químiques que es van guardar en vials de polipropilè.

La datació amb radiocarboni la va realitzar Beta Analytic inc. a partir de nou mostres de sediment utilitzant *Accelerator Mass Spectrometry* (AMS). També es va datar una mostra de sediment superficial, l'edat aparent d'aquesta mostra (964 anys) es va utilitzar per corregir la resta de dates de ^{14}C convencional per substracció, assumint que la data de la mostra superficial indicava l'efecte de carboni vell. Tot i que la cubeta està constituïda principalment per roques silíciques, donada la baixa alcalinitat de l'aigua de l'estany (46 $\mu\text{eq L}^{-1}$) (Ventura *et al.*, 2000), petites inclusions de calcita poden contribuir al total del carboni inorgànic de manera suficient com per produir edats aparentment més velles. Les edats de ^{14}C ja corregides eren convertides a edats calendari (Stuiver i Reimer, 1993) utilitzant la corba de referència de Stuiver *et al.* (1998). La part més superficial del testimoni es va datar amb ^{210}Pb (Camarero *et al.*, 1998). Un cop corregida, hi havia bona

concordança entre aquesta datació i les edats de les mostres subsuperficials obtingudes a partir de la datació amb ^{14}C . L'edat corresponent a cada mostra del testimoni es va calcular per interpolació lineal entre les edats de ^{14}C ja corregides (Figura 6.2) i es va expressar en anys abans del present (a. BP), prenent com a *present* l'any 1950.

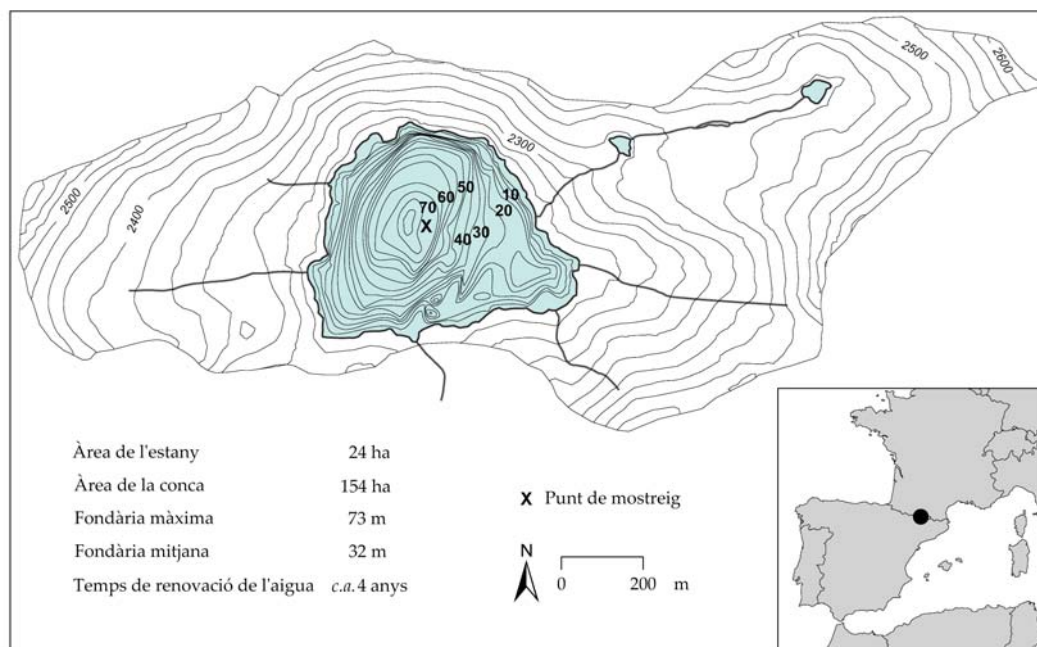


Figura 6.1. Mapa batimètric de l'estany Redon i la seva conca. El punt de mostreig hi apareix representat per una creu.

Mètodes analítics

El carboni total i el contingut de nitrogen es van determinar amb un analitzador Carlo-Erba 1500 (Serveis Científico-Tècnics, Universitat de Barcelona). La matèria orgànica es va estimar pel mètode de pèrdua per ignició (LOI) a 550 °C (Dean, 1974). El fòsfor total es va estimar per *Inductively Coupled Plasma Spectrography* (ICPS), sumant cinc fraccions diferents corresponents a fòsfor enllaçat a: formes solubles i bescanviables, carbonats, òxids de ferro i manganès, matèria orgànica i silici biogènic (Camarero *et al.*, 1998).

Per a l'anàlisi de pigments, l'extracció es va realitzar a partir del sediment prèviament liofilitzat i de manera passiva, és a dir, deixant el sediment exposat a un volum conegut d'acetona 90% durant 12 h i a una temperatura de 4°C. Es va escollir un procediment passiu per no malmetre les restes fòssils d'efipsis, diatomees i estomatocists de crisòfits presents en la mostra. L'extracte es va filtrar a través d'un filtre Whatman ANODISC 25 (0.1 µm diàmetre de porus) i es va analitzar immediatament. El volum injectat d'extracte era de 40 µL. L'anàlisi de pigments es va realitzar utilitzant una columna polimèrica C30 (dimensions: 250 x 4.6 mm, mida de partícula: 5µm, YMC Europe GmbH) protegida per

una precolumna amb la mateixa fase estacionària. El mètode cromatogràfic va ser el descrit en el capítol 3. El detector es fixava a 440 i 660 nm per a la integració de pics de carotenoides i forbines respectivament.

Els pigments del macrozooplàncton es van identificar aïllant-los de les tres espècies planctòniques presents a l'estany: *Daphnia pulicaria*, *Diaptomus cyaneus* i *Cyclops abyssorum*. Les dàfnies analitzades tenien principalment equinenona (34.11%) i cantaxantina (18.35%) i poca astaxantina (11%), mentre que els dos copèpodes tenien principalment astaxantina (entre 27.07 i 43.8%) (Figura 1.8, capítol 1).

Restes fòssils

Per a examinar les restes de diatomees i estomatocists de crisòfits, les mostres de sediment es van tractar amb peròxid d'hidrògen (33% H₂O₂) i algunes gotes de HCl. Les preparacions es van muntar en Naphrax (R.I. = 1.7) (Battarbee, 1986). La concentració en les mostres es va estimar afegint un número conegut de microesferes de làtex a un pes també conegut de sediment sec (Battarbee i Kneen, 1982). La mateixa preparació es va utilitzar per comptar les diatomees i els estomatocists de crisòfits. Es va comptar un mínim de 300 cists i 500 diatomees per cada mostra. Els epifis de dàfnia es van comptar de manera directa a partir d'un volum conegut de sediment després d'afegir-hi aigua per obtenir-ne la seva resuspensió. El nombre d'epifis per mostra variava considerablement al llarg del registre (de 0 a 245 epifis per mostra segons la zona del registre).

Resultats

Descripció estratigràfica

El sediment era molt orgànic (de tipus *gyttja*) i homogeni al llarg de tot el testimoni. Entre 410 i 450 mm i entre 389 i 398 mm hi havia capes amb una proporció més elevada de sorres i petites pedres. La densitat del sediment era força constant al llarg del testimoni amb un valor mitjà de 0.2 g cm⁻³. Per sota 389 mm, tres episodis de major densitat tenien lloc prop de 397, 430 i 448 mm (fondària mitjana). Les taxes d'acumulació presentaven dues fases ben diferenciades (Figura 6.2). Des de 460 fins 176 mm (9917 – 1500 a. BP) la sedimentació era de mitjana 0.003 cm any⁻¹ i des de 173 mm fins a la superfície va augmentar a 0.02 cm any⁻¹ de mitjana.

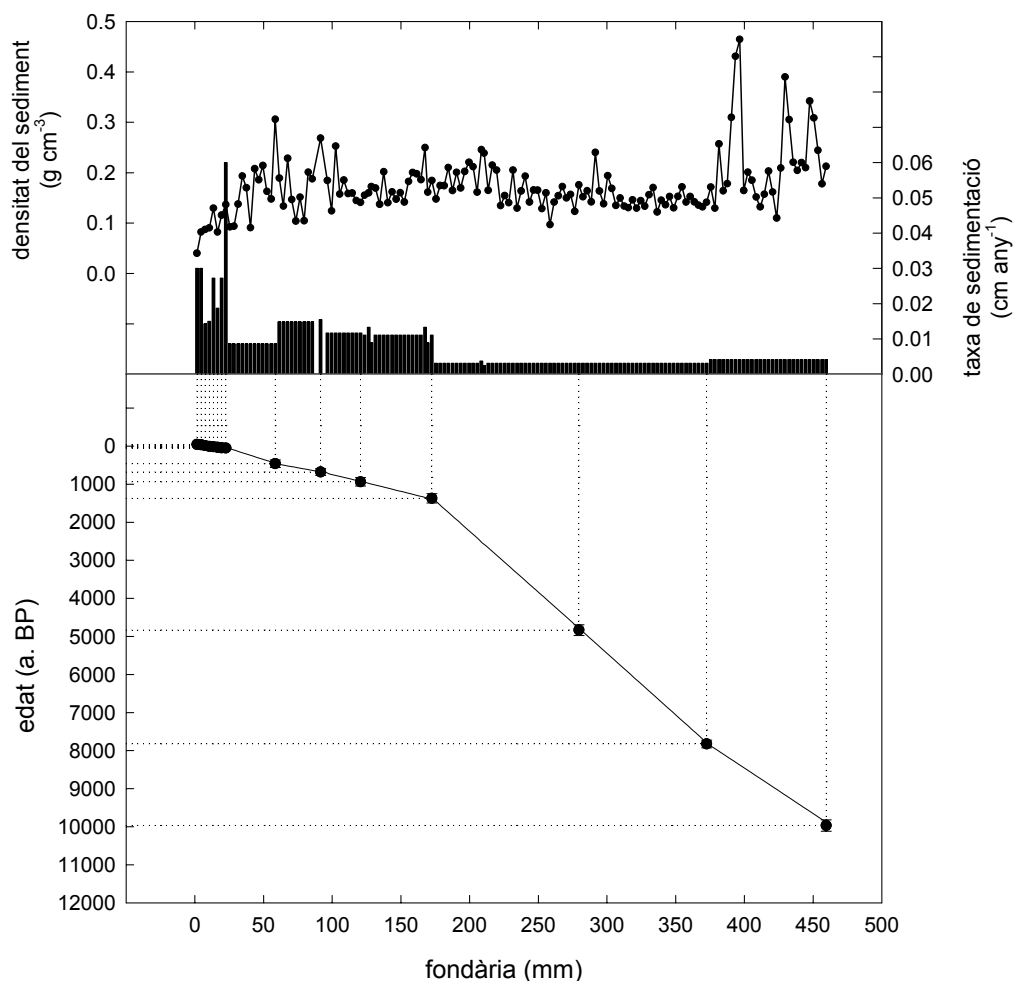


Figura 6.2. Densitat del sediment (g cm^{-3}), taxa de sedimentació (cm any^{-1}) i interpolació lineal entre les edats AMS ^{14}C corregides (anys BP \pm 1SD).

Els fluxos de material detrític mineral (Figura 6.3a) eren elevats abans dels 9200 a. BP, presentaven un pic cap als 8300 a. BP i augmentaven de nou a partir de 1500 a. BP i de manera sostinguda fins el sediment superficial. El contingut de matèria orgànica (LOI) oscil·lava entre el 10 i 28 % del pes sec de sediments (Figura 6.3b). De manera puntual van aparèixer valors baixos prop de 8300 a. BP i també en la part superior del registre sedimentari prop de 328 a. BP. Els valors del quocient C/N se situaven entre 13 i 20, disminuint de manera progressiva des de 6000 cap a 3000 a. BP (Figura 6.3d).

Variabilitat en la producció primària

La reconstrucció de la variabilitat en la producció de l'estany al llarg de l'Holocè es va realitzar utilitzant el carboni orgànic (C_{org}), el fòsfor total (TP) i les a-forbines (suma de clorofil·la a, feofitines i feofòrbids). L'anàlisi de *cluster* realitzat amb el programa CONISS (Grimm, 1987) mostrava que el senyal de producció presentava dues discontinuïtats molt clares al llarg del registre que permetien definir tres zones. La zona 1 que comprenia de 1500 a. BP fins a l'actualitat, la zona 2 de 8200 a 1500 a. BP i la zona 3 de 10000 a 8200 a. BP (Figura 6.3).

El període més productiu en la història de l'estany se situava entre els 1500 a. BP i l'actualitat. Durant aquest període, els fluxos de carboni oscil·laven entre 48 i 325 $\mu\text{g } C_{org} \text{ cm}^{-2} \text{ any}^{-1}$ (171 $\mu\text{g } C_{org} \text{ cm}^{-2} \text{ any}^{-1}$, valor mitjà), els de fòsfor entre 1 i 7.5 $\mu\text{g TP cm}^{-2} \text{ any}^{-1}$ (3.9 $\mu\text{g TP cm}^{-2} \text{ any}^{-1}$, valor mitjà) i els d'a-forbines entre 9.6 i 93 $\text{ng cm}^{-2} \text{ any}^{-1}$ (41 $\text{ng a-forbines cm}^{-2} \text{ any}^{-1}$, valor mitjà). En la zona inferior del registre, entre els 10000 i els 8200 a. BP, se situava el segon període més productiu, amb fluxos de carboni entre 42 i 194 $\mu\text{g } C_{org} \text{ cm}^{-2} \text{ any}^{-1}$ (98 $\mu\text{g } C_{org} \text{ cm}^{-2} \text{ any}^{-1}$, valor mitjà), de fòsfor entre 0.75 i 2.32 $\mu\text{g TP cm}^{-2} \text{ any}^{-1}$ (1.24 $\mu\text{g TP cm}^{-2} \text{ any}^{-1}$, valor mitjà) i d'a-forbines entre 11 i 95 $\text{ng cm}^{-2} \text{ any}^{-1}$ (38 $\text{ng a-forbines cm}^{-2} \text{ any}^{-1}$, valor mitjà). En canvi, des de 8200 fins 1500 a. BP el senyal de producció era marcadament més baix, els fluxos de carboni eren inferiors a 130 $\mu\text{g } C_{org} \text{ cm}^{-2} \text{ any}^{-1}$ (49 $\mu\text{g } C_{org} \text{ cm}^{-2} \text{ any}^{-1}$ valor mitjà), els de fòsfor se situaven per sota 3 $\mu\text{g TP cm}^{-2} \text{ any}^{-1}$ (1.6 $\mu\text{g TP cm}^{-2} \text{ any}^{-1}$ valor mitjà) i els d'a-forbines per sota de 18 $\text{ng cm}^{-2} \text{ any}^{-1}$ (6.5 $\text{ng cm}^{-2} \text{ any}^{-1}$ valor mitjà). La variabilitat del senyal era elevada durant els dos períodes més productius.

Durant la major part de l'Holocè, des de 8200 a. BP cap a l'actualitat, els tres indicadors de producció seguien un patró de variació similar. En canvi, durant el període anterior a 8200 a. BP l'acumulació de fòsfor al sediment era inferior i s'apartava del patró general seguit pels fluxos de C_{org} i a-forbines (Figura 6.4a i b). Es va explorar les relacions estadístiques entre les sèries temporals que descrivien els fluxos dels indicadors de producció. Per normalitzar les sèries es va aplicar una transformació logarítmica ($\log x+1$) i un filtre per extreure'n l'autocorrelació (primera diferència) (Maddy i Brew, 1995). A partir d'una anàlisi de correlacions creuades (realitzat amb el paquet estadístic SPSS v.12.0.1), es va veure que només les correlacions amb un retard de zero ($lag=0$) eren significatives i elevades. Així doncs, aquestes correlacions es van representar a partir del coeficient de correlació de Pearson de les variables transformades (Taula 6.1). Durant el període de 1500 a. BP fins a l'actualitat, totes les variables indicadores de productivitat apareixien correlacionades significativament entre elles (Taula 6.1). Les correlacions més altes durant aquest període es donaven entre el C_{org} i el TP. Durant l'Holocè mitjà les correlacions també eren significatives però més baixes per les a-forbines. En canvi, en el període de 10000 a 8200 a. BP, només era significativa la correlació entre C_{org} i TP.

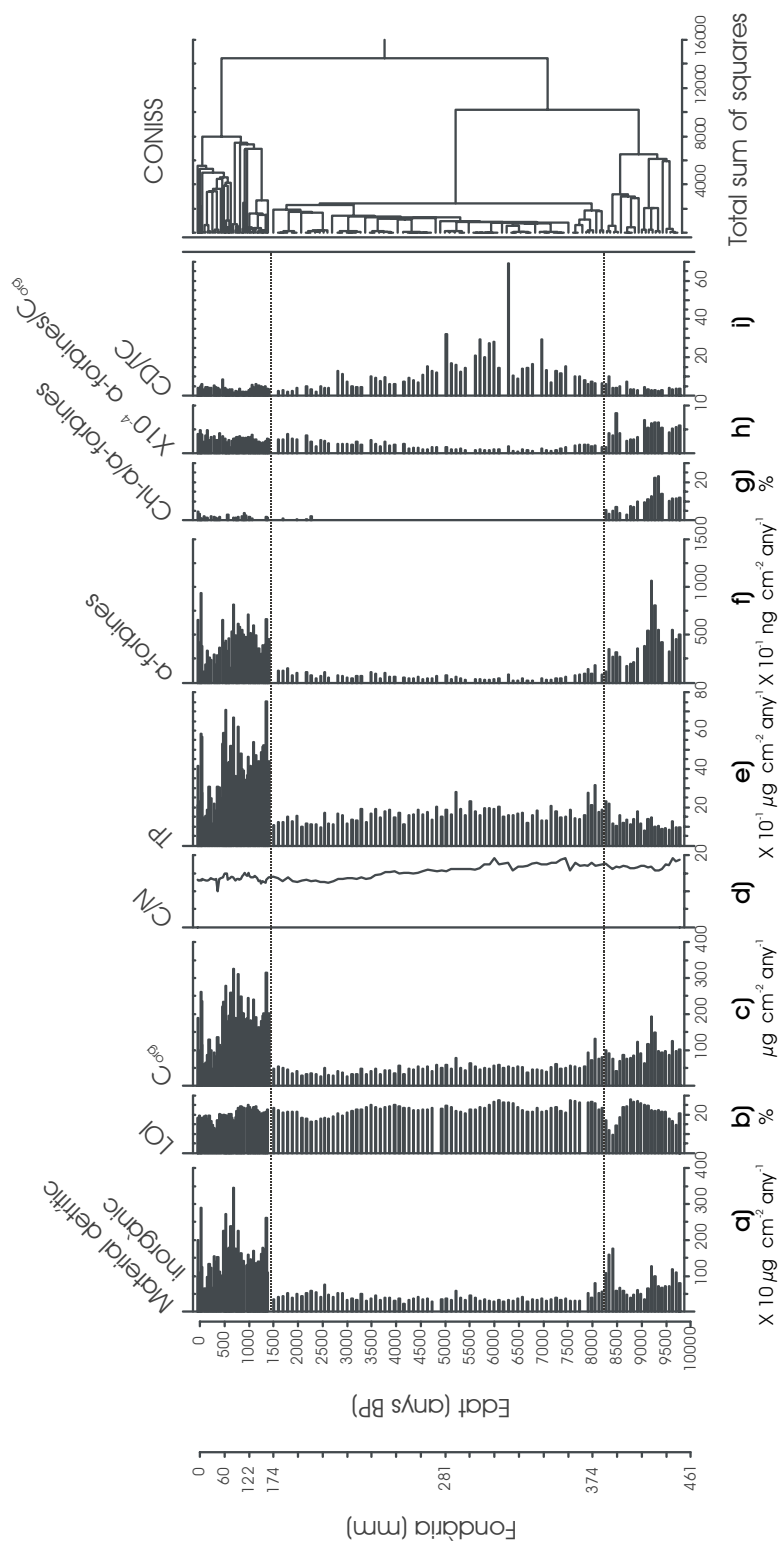


Figura 6.3. Fluxos de material detrític inorgànic (a). Matèria orgànica en percentatges (LOI) (b). Fluxos de carboni orgànic (C_{org}) (c). Quocient atòmic del carboni (C) amb el nitrogen (N) (d). Acumulació de fòsfor (TP) (e). Suma de a-forbines (inclou Chl-a, feofitines i feofòrbids) (f). Índex de preservació de la Chl-a en percentatges (Chl-a/a-forbines) (g). Quocient molar entre a-forbines i carboni orgànic (a-forbines/ C_{org}) (h). Quocient molar entre la suma de feopigments (CD) de la Chl-a (inclou feofitines i feofòrbids) i la suma de carotenoides identificats (TC) (i).

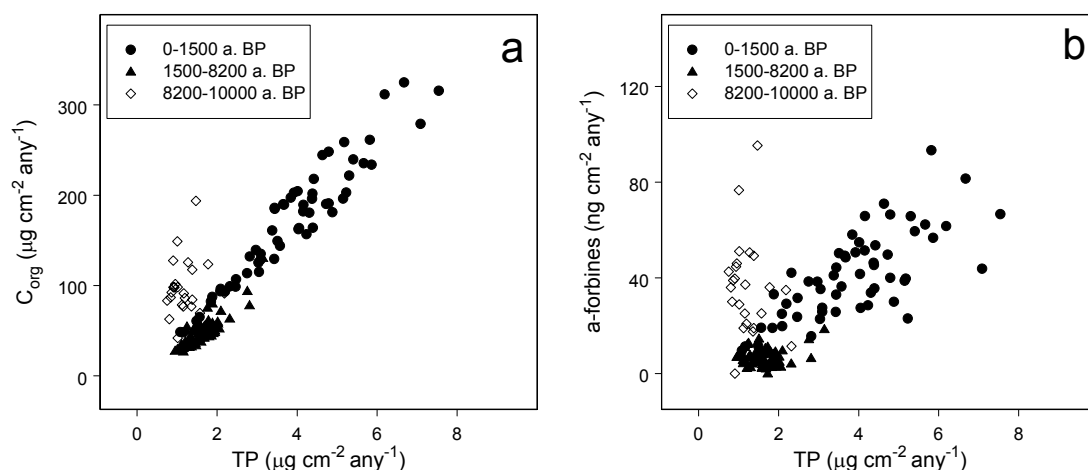


Figura 6.4. Relació carboni respecte fòsfor total al llarg del testimoni de sediment (a). Relació a-forbines respecte fòsfor total al llarg del testimoni de sediment (b). Els símbols corresponen a mostres de diferents períodes a llarg de l’Holocè expressats en anys abans del present (a. BP).

Taula 6.1. Correlacions entre els indicadors de producció: carboni orgànic (C_{org}), fòsfor total (TP) i suma de Chl-a i derivats detectables que inclouen feofitines i feofòrbids (a-forbines). Abans de calcular les correlacions es va aplicar a les sèries de dades una transformació logarítmica ($\log x+1$) i un filtre per extreure’n l’autocorrelació (veure el text per a més detalls sobre el procediment). Les correlacions es van calcular per cadascuna de les tres zones per separat. S’indica el coeficient de correlació de Pearson (r), la significació estadística (p) i el número de casos (N).

	C_{org} respecte TP	C_{org} respecte a-forbines	TP respecte a-forbines
Zona 1 (1500 a. BP-fins l’actualitat)			
$r =$	0.943	0.864	0.858
$p \leq$	0.0001	0.0001	0.0001
$N =$	56	56	56
Zona 2 (8200-1500 a. BP)			
$r =$	0.930	0.634	0.526
$p \leq$	0.0001	0.0001	0.0001
$N =$	70	70	70
Zona 3 (10000-8200 a. BP)			
$r =$	0.721	ns	ns
$p \leq$	0.0001		
$N =$	23		

El quocient molar a-forbines/ C_{org} , que representa la proporció de matèria orgànica pigmentada, mostrava valors més alts entre 8200 i 10000 a. BP (5.52×10^{-6} , valor mitjà) que entre 1500 a. BP i l'actualitat (3.64×10^{-6} , valor mitjà) i també que durant el període poc productiu de l'Holocè mitjà (1.95×10^{-6} , valor mitjà). El valor del quocient no només augmentava entre 8200 i 10000 a. BP sinó que les a-forbines i el C_{org} perdien la correlació durant aquest període (Taula 6.1). Les a-forbines i el C_{org} estaven correlacionats de 8200 a. BP fins a l'actualitat i en canvi entre 10000 i 8200 a. BP perdien la correlació. Els canvis en aquest quocient al llarg de l'Holocè es podrien explicar o bé per un canvi en la proporció de matèria orgànica no pigmentada (al·lòcton respecte autòcton) o bé per una variació en els aportats d'a-forbines o en la seva preservació. Els aportats d'a-forbines depenen en primer lloc de la producció, però també es poden veure modulats per canvis en la preservació de les molècules de pigment. El valor de l'índex de preservació de la Chl-a expressat com el percentatge de Chl-a respecte la suma d'a-forbines (Chl-a/a-forbines) també era superior durant els dos períodes de més producció que durant l'Holocè mitjà. Concretament, durant el primer d'aquests períodes el valor de l'índex era, de mitjana, deu vegades superior (10%) que durant el segon període productiu (1500 fins a l'actualitat) en la història de l'estany (1%) (Figura 6.3g). Aquesta millor preservació ens suggeria que existien diferències pel que feia a l'ambient de deposició entre els dos períodes amb més producció. Aquestes diferències apuntaven cap a un origen diferent de la producció que facilités la preservació, és a dir, una producció *in situ* i per tant un augment durant el primer dels períodes de més producció (8200 a 10000 a. BP) de la contribució de les poblacions bentòniques que creixien molt properes a la zona de deposició de l'estany.

Un cop dipositats al sediment, els carotenoides es degraden només lleugerament més ràpid que els derivats de clorofil·la (Capítol 5, Figura 5.9a), això fa que el quocient molar entre els derivats de la clorofil·la i els carotenoides totals (CD/TC) estigui directament relacionat amb les quantitats en què van ser dipositats en origen. El quocient molar CD/TC mostrava valors més alts entre 8200 i 1500 a. BP (7.7, valor mitjà) que durant els dos períodes de més producció en la història de l'estany (2.2, valor mitjà).

Canvis en la composició de grups algals

Els pigments identificats en el registre sedimentari de l'estany Redon pertanyen als grups de criptòfits (Chl-c2, al·loxantina), diatomees (Chl-c2, diatoxantina, diadinoxantina i fucoxantina), crisòfits (Chl-c2, diadinoxantina i fucoxantina) cloròfits, plantes vasculars i molses (feofitina b, luteïna i zeaxantina), cianobacteris (mixoxantofil·la, cantaxantina, equinenona i zeaxantina) i bacteris fotosintètics (oquenona-like). També es va identificar un pigment que absorbia en la regió de la llum ultraviolada (UV-A2) i pigments que provenien del zooplàncton (astaxantina, cantaxantina i equinenona) (Figura 6.5).

PALEOLIMNOLOGIA

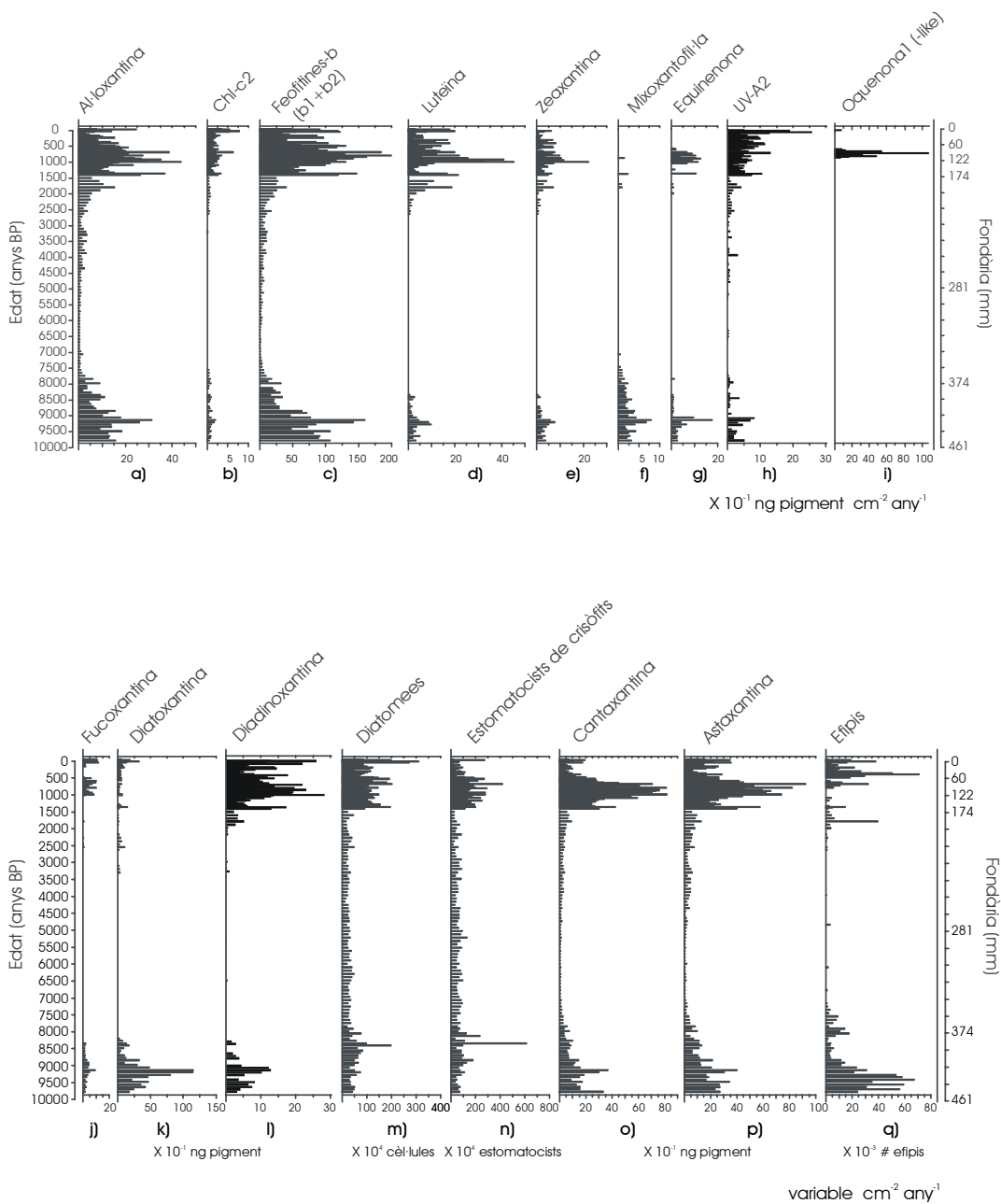


Figura 6.5. Pigments indicadors de diversos grups i restes de diatomees, estomatocists de crisòfids i eftipis.

Com passava amb les altres variables relacionades amb la producció primària, el senyal de pigments indicadors presentava en conjunt dues discontinuïtats importants a llarg del registre, una a 1500 i una altra prop de 8200 a. BP. Els extrems del registre eren els que presentaven els valors més alts i la zona central els més baixos (Figura 6.5).

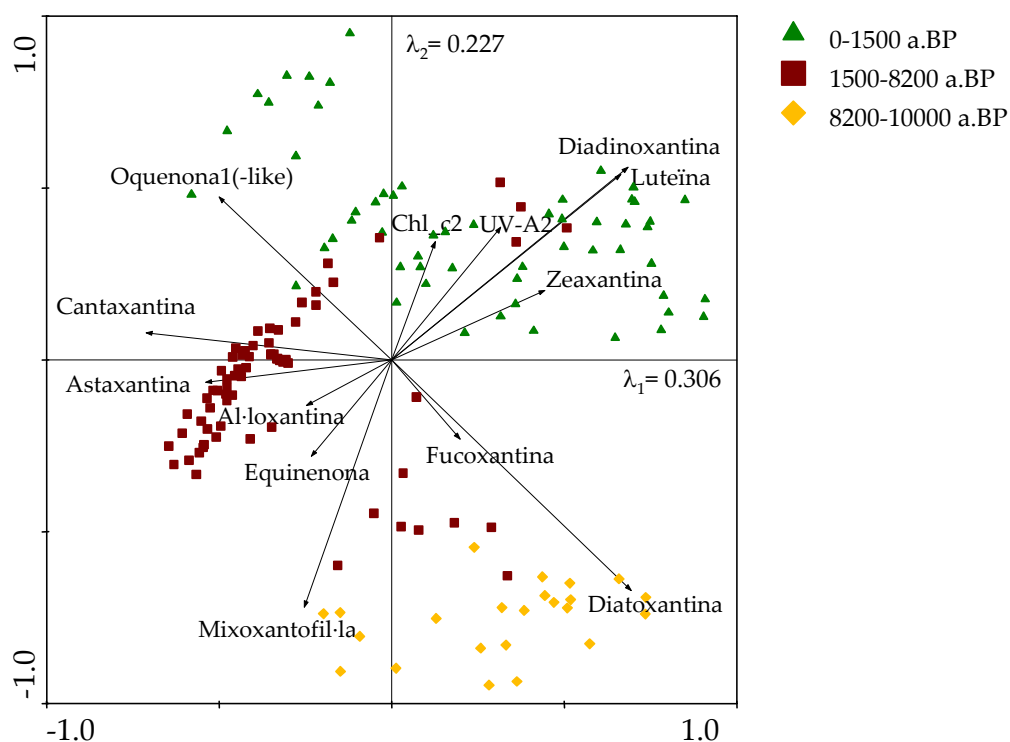


Figura 6.6. Anàlisi de components principals (PCA) dels fluxos de pigments indicadors (transformació $\log x+1$) en el testimoni de sediment de l'estany Redon (RCA94). Els símbols corresponen a mostres de diferents períodes a llarg de l'Holocè expressats en anys abans del present (a. BP).

Els canvis en la composició de grups algal de l'estany Redon al llarg de l'Holocè es van explorar realitzant una anàlisi de components principals (PCA) (Legendre i Legendre, 1998) a partir de les dades de fluxos de pigments indicadors dels diferents grups (Figura 6.6). Els dos primers components explicaven un percentatge semblant de variància ($\lambda_1 = 0.306$ i $\lambda_2 = 0.227$). El primer component separava les mostres entre les que pertanyien a períodes de més producció en la història de l'estany (de 0-1500 a. BP i de 8200-10000 a. BP) i les del període menys productiu (1500-8200 a. BP), en les que només es detectava senyal d'uns pocs pigments (al-loxantina, cantaxantina i astaxantina). El segon component separava les mostres segons la composició de grups algal. Els pigments indicadors de grups predominantment planctònics (criptòfits, cloròfits i

crisòfits) apareixien correlacionats a la banda positiva del segon component i els indicadors de grups predominantment bentònics (diatomees i cianobacteris) ho feien a la banda negativa (Taula 6.2). Associades amb aquest mateix segon eix apareixien segregades un subgrup de mostres en les quals hi apareixien pigments de bacteris fotosintètics. Les mostres dels dos períodes de més producció quedaven segregades en aquest segon component de manera que en les del període entre 10000 i 8200 a. BP hi predominaven els grups bentònics i en les del període entre 1500 a. BP i l'actualitat hi predominaven els grups planctònics. El quocient al·loxantina respecte diatoxantina resumia els canvis en la importància relativa d'aquests dos compartiments al llarg de la història de l'estany, essent fins a deu vegades més alt durant el període de més producció (Figura 6.7).

Taula 6.2. Anàlisi de components principals (PCA) dels fluxos de pigments indicadors (transformació $\log x+1$) en el testimoni de sediment de l'estany Redon (RCA94). Posició dels pigments indicadors en els quatre primers components.

Component	1	2	3	4
Valor propi (λ)	0.306	0.227	0.121	0.081
Chl-c2	0.126	0.343	0.318	-0.472
Fucoxantina	0.198	-0.230	0.566	0.330
Astaxantina	-0.539	-0.065	0.273	-0.084
Luteïna	0.664	0.539	-0.347	0.059
Zeaxantina	0.444	0.202	-0.623	0.0001
Cantaxantina	-0.711	0.079	-0.115	-0.031
Diatoxantina	0.694	-0.670	0.142	0.090
Mixoxantofil·la	-0.253	-0.719	0.145	-0.285
Al·loxantina	-0.247	-0.132	-0.002	-0.258
Equinenona	-0.232	-0.280	-0.426	0.400
UV-A2	0.316	0.385	0.177	-0.732
Diadinoxantina	0.685	0.560	-0.104	0.131
Oquenona1 (-like)	-0.500	0.473	0.549	0.316

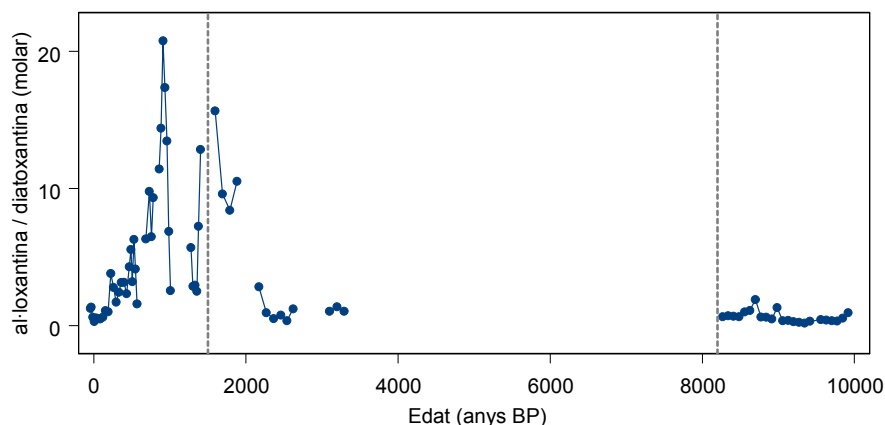


Figura 6.7. Variacions en el quocient molar al-loxantina (senyal planctònica) respecte diatoxantina (senyal bentònica) al llarg de l'Holocè.

Relació entre el senyal de pigments indicadors i les restes fòssils

Diatomees i estomatocists de crisòfits

Els fluxos de diatomees fòssils i els d'estomatocists de crisòfits eren més elevats durant els dos períodes de més producció en la història de l'estany (Figura 6.5m, n). En el cas del període entre 1500 a. BP i l'actualitat, els fluxos eren dos ordres de magnitud per sobre els que es donaven entre el 10000 i 8200 a. BP. Durant l'Holocè mitjà (de 8200 a 1500 a. BP) els fluxos dels dos conjunts de restes es mantien en valors força constants amb fluctuacions periòdiques cada 1000-1500 anys especialment clares en el perfil d'estomatocists de crisòfits.

Es va explorar les relacions estadístiques entre les sèries temporals que descriuen els fluxos de restes de diatomees i crisòfits amb els fluxos d'indicadors de productivitat (C_{org} , TP i a-forbines) i amb els fluxos de pigments indicadors d'aquests dos grups algals (fucoxantina, diadinoxantina, Chl-c2 en el cas de crisòfits i a més a més diatoxantina en el cas de diatomees). Per normalitzar les sèries es va aplicar una transformació logarítmica ($\log x+1$) i un filtre per extreure'n l'autocorrelació (primera diferència) (Maddy i Brew, 1995). A partir d'una anàlisi de correlacions creuades (realitzat amb el paquet estadístic SPSS v.12.0.1), es va veure que només les correlacions amb un retard de zero ($lag=0$) eren significatives i elevades. Així doncs, aquestes correlacions es van representar a partir del coeficient de correlació de Pearson de les variables transformades (Taula 6.3).

PALEOLIMNOLOGIA

Taula 6.3. Correlacions entre les restes fòssils de diatomees i crisòfits amb els indicadors de producció (C_{org} , TP i a-forbines) i els pigments indicadors dels dos grups algals (Chl-c2, fucoxantina, diadinoxantina i diatoxantina). Abans de calcular les correlacions es va aplicar a les sèries de dades una transformació logarítmica ($\log x+1$) i un filtre per extreure'n l'autocorrelació (veure el text per a més detalls sobre el procediment). Les correlacions es van calcular per cadascuna de les tres zones per separat. S'indica el coeficient de correlació de Pearson (r), la significació estadística (p) i el número de casos (N).

		C_{org}	TP	a-forbines	Chl-c2	Fucox	Diadin	Diatox
Zona 1 (1500 a. BP-fins l'actualitat)								
Diatomees	$r =$	0.863	0.866	0.780	0.746	0.8	0.597	0.623
	$p \leq$	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001
	$N =$	56	56	56	52	20	56	37
Crisòfits	$r =$	0.591	0.621	0.616	0.474	0.490	0.498	0.476
	$p \leq$	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001	0.028	0.0001	0.003
	$N =$	56	56	56	52	20	56	37
Zona 2 (8200-1500 a. BP)								
Diatomees	$r =$	0.583	0.447	0.392	0.595	-	ns	0.661
	$p \leq$	0.0001	0.0001	0.001	0.007			0.037
	$N =$	70	70	70	19			10
Estomatocists	$r =$	0.237	ns	0.267	ns	-	ns	ns
	$p \leq$	0.048		0.025				
	$N =$	70		70				
Zona 3 (10000-8200 a. BP)								
Diatomees	$r =$	0.718	ns	0.425	ns	ns	ns	ns
	$p \leq$	0.0001		0.043				
	$N =$	23		23				
Estomatocists	$r =$	0.505	0.595	0.531	ns	ns	ns	ns
	$p \leq$	0.014	0.003	0.009				
	$N =$	23	23	23				

6. PRODUCCIÓ PRIMÀRIA DE L'ESTANY REDON AL LLARG DE L'HOLOCÈ

Durant el període de 1500 a. BP fins a l'actualitat, totes les variables indicadores de productivitat i els pigments indicadors de grup presentaven correlacions significatives amb les restes fòssils. Les correlacions eren superiors amb les restes de diatomees que amb les d'estomatocists de crisòfits. En canvi, en el període de 10000 a 8200 a. BP, tant les restes de diatomees com les de crisòfits estaven correlacionades significativament amb el C_{org} i les a-forbines, però només les restes de crisòfits ho estaven amb l'acumulació de fòsfor. Durant aquest període, cap dels pigments indicadors estava correlacionat amb les restes fòssils.

Taula 6.4. Correlacions de les restes d'efipis amb els indicadors de producció (C_{org} , TP i a-forbines) i els pigments associats amb el zooplàncton (feofòrbids, cantaxantina, astaxantina i equinenona). Abans de calcular les correlacions es va aplicar a les sèries de dades una transformació logarítmica ($\log x+1$) i un filtre per extreure'n l'autocorrelació (veure el text per a més detalls sobre el procediment). Les correlacions es van calcular per cadascuna de les tres zones per separat. S'indica el coeficient de correlació de Pearson (r), la significació estadística (p) i el número de casos (N).

	C_{org}	TP	a-forbines	Feofor	Astax	Cantax	Equin
Zona 1 (1500 a. BP-fins l'actualitat)							
$r =$	0.556	0.579	0.584	0.581	0.435	0.505	ns
$p \leq$	0.002	0.001	0.001	0.006	0.021	0.006	
$N =$	28	28	28	21	28	28	
Zona 2 (8200-1500 a. BP)							
$r =$	0.453	0.489	0.565	ns	ns	0.498	-
$p \leq$	0.045	0.029	0.009			0.025	
$N =$	20	20	20			20	
Zona 3 (10000-8200 a. BP)							
$r =$	-0.434	ns	ns	ns	ns	ns	ns
$p \leq$	0.039						
$N =$	23						

Restes d'efipis de dàfnia

El flux d'efipis al sediment presentava valors extremadament alts per sota 9200 a. BP i valors puntualment alts al llarg del registre: entre 8100 i 7900, a 7500, prop de 1800, a 1300 i a 684 a. BP (Figura 6.5q). Per sobre 500 a. BP, la variabilitat en els fluxos de restes d'efipis va esdevenir més gran, presentant un màxim a 397 a. BP i un mínim a 85 a. BP. En termes generals, el flux era marcadament més elevat durant els dos períodes més productius en la història de l'estany tot i que només es correlacionava significativament amb els indicadors de producció des de 8200 a. BP fins a l'actualitat (Taula 6.4). Els pigments indicadors associats amb el senyal de zooplàncton (Taula 5.4, Capítol 5) només presentaven correlacions significatives amb el flux d'efipis durant el període de més producció en la història de l'estany (1500 a. BP fins a l'actualitat) (Taula 6.4).

L'equinenona no es correlacionava amb el flux d'efipis en cap zona, en canvi si ho estava amb la cantaxantina ($r = 0.444$, $p = 0.05$, $N = 20$) i la mixoxantofil·la ($r = 0.437$, $p = 0.05$, $N = 20$) entre 10000 i 8200 a. BP i amb la cantaxantina ($r = 0.828$, $p = 0.001$, $N = 12$) i la zeaxantina ($r = 0.824$, $p = 0.002$, $N = 11$) entre 1500 a. BP i l'actualitat. Aquest resultat ens suggeria que en el registre sedimentari de l'estany Redon l'equinenona era fonamentalment indicadora de la presència de grups de cianobacteris.

Discussió

Primer terç de l'Holocè

El conjunt d'espècies de diatomees que contribuïen al senyal canviava al llarg de la història de l'estany. Durant un dels dos períodes de més producció en la història de l'estany (entre 10000 i 8200 a. BP) predominaven espècies típiques d'ambients fluctuants i d'aigües fredes, entre les quals *Aulacoseira valida* era la que presentava una major contribució al total de flux de diatomees (30 % de mitjana en aquest període) (Pla, 1999). Aquesta major contribució d'espècies amb un creixement més proper a la zona de deposició de l'estany podria explicar la millor preservació de tots els pigments associats a aquest grup en aquesta zona, fins i tot aquells que es coneix presenten una elevada labilitat (p.e. fucoxantina; Taula 5.4, Capítol 5). També podria explicar l'escassa correlació en aquesta zona dels pigments indicadors de diatomees amb els fluxos globals de restes fòssils de diatomees. Per altra banda, també eren abundants en aquesta zona els pigments indicadors de cianobacteris, grup característic de comunitats que es desenvolupen en el biofilm superficial dels estanys (Margalef, 1983). Per tant, el senyal de pigments indicadors de diatomees i cianobacteris indicava una major presència de les comunitats bentòniques a l'estany durant aquest període i la bona preservació de la Chl-a juntament amb la presència de pigments indicadors molt làbils d'aquests mateixos grups, suggeria un creixement *in situ* d'aquestes comunitats, es a dir un creixement en el mateix punt de deposició o molt proper a aquest. A més a més els valors especialment baixos que prenia

el quocient al·loxantina respecte diatoxantina també apuntaven cap a una predominància de comunitats bentòniques (Figura 6.7).

Aquesta combinació d'evidències no es va tornar a repetir en tot l'Holocè. Tenint en compte que el testimoni de sediment a l'estany Redon es va treure a 70 m de fondària i que en les condicions actuals a aquesta fondària no hi arriba llum (Capítol 3), una situació que fes possible el creixement *in situ*, o a fondàries properes a la zona de deposició només era imaginable si la columna era més transparent que en l'actualitat o bé el nivell de l'aigua de l'estany era inferior a l'actual. Les dues possibilitats només serien probables sota unes condicions climàtiques molt diferents de les actuals. El clima durant aquest període postglacial es caracteritzava per temperatures d'estiu i mitjanes anuals més altes que en l'actualitat però temperatures d'hivern més baixes que a la resta de l'Holocè i en augment progressiu però amb algunes oscil·lacions (Cacho *et al.*, 1999; Pla i Catalan, 2005). El patró general que emergeix durant aquest període a partir dels registres estudiats per aquests autors estableix un episodi d'hiverns especialment freds al voltant de 9000 a. BP i un d'hiverns especialment càlids centrat al 8300 a. BP. El primer d'aquests episodis, el fred, coincideix amb el màxim de producció reconstruït a partir del senyal de pigments. La hipòtesi més plausible per explicar el desenvolupament de comunitats properes a la zona de deposició era l'existència d'un nivell inferior de l'aigua de l'estany degut a la combinació de temperatures altes als estius, baixes als hiverns i menor precipitació.

Durant aquesta primera etapa de l'Holocè l'acumulació de fòsfor al sediment no mostrava una correlació significativa amb els fluxos d'a-forbines però sí amb els de C_{org} . En estanys molt deficients en fòsfor, podem assumir que la producció anual es troba principalment dirigida per la quantitat de fòsfor que esdevé disponible per càrrega interna o externa (Catalan, 2000; Catalan *et al.*, 2002). La càrrega externa depèn de la magnitud de la taxa de sedimentació, que per altra banda a l'estany Redon es va mantenir pràcticament constant fins fa 1500 a. BP (Figura 6.2), i de la retenció de nutrients a la conca. En les fases incipients en la formació de sòl a la conca es produeix una major exportació de nutrients degut a la manca de desenvolupament de la vegetació. Aquesta exportació de nutrients seria la causa de l'elevada producció enregistrada durant aquest període.

La deposició i la retenció de fòsfor en el sediment profund es veu controlada pel potencial redox, la temperatura, el pH i la barreja del sediment (Stumm i Morgan, 1981). En períodes més freds, la durada de la coberta de gel és superior i això fa que s'allargui el període en què es donen condicions d'anòxia prop del sediment superficial. En aquestes condicions es produeix un alliberament de fòsfor des del sediment a la columna d'aigua que fa possible una major producció a la columna d'aigua durant el següent període lliure de gel però que no queda enregistrada al sediment com a fòsfor (Catalan *et al.*, 2002). En aquestes condicions s'observaria un canvi en la relació entre el carboni orgànic i el fòsfor que queden enterrats en el sediment. Els valors més alts en la relació C_{org}/TP es donaven al voltant de 9000 a. BP coincidint amb l'episodi d'hiverns més freds. En canvi, els valors baixos de la relació es donaven al voltant de 8300 a. BP coincidint amb l'episodi d'hiverns més càlids del període (Figura 6.8). Aquest episodi també coincideix amb el de millor preservació de la Chl-a (Figura 6.8) suggerint que els dos processos van acoblats

seguint els canvis en el clima. Per tant les oscil·lacions en la producció trobades entre 10000 i 8200 a.BP es podien atribuir a canvis en la càrrega interna de fòsfor.

Durant aquesta part de l'Holocè es va enregistrar els fluxos d'efipsis de dàfnia més elevats de tot l'Holocè (Figura 6.5q). Les dàfnies produeixen els efipsis amb dos ous de resistència a dins per reproducció sexual i en condicions adverses per resistir latents en el sediment (Stross, 1987). Els factors que regulen la formació d'efipsis en les dàfnies estan relacionats amb aspectes fenològics, principalment canvis en el fotoperíode i disminució de la temperatura de l'aigua, i aspectes relacionats amb la densodependència, principalment la limitació de menjar i estímuls deguts a l'acumulació de productes metabòlics (Stross i Hill, 1965; Hobæk i Larsson, 1990; Kleiven *et al.*, 1992). La proporció de femelles que produeixen efipsis depèn de la intensitat amb la que coincideixen tots aquests factors (Alekseev i Lampert, 2001). Actualment, a l'estany Redon la producció d'efipsis té lloc a la tardor coincidint amb la disminució del fotoperíode i el refredament de l'estany tot i que la proporció de femelles amb efipsis és sempre molt baixa (Ventura, 2005). En unes condicions climàtiques com les que caracteritzaven aquest període de l'Holocè, amb una major continentalitat i per tant canvis més bruscos entre estius i hiverns i una major durada de la coberta de gel, és molt probable que hi hagués una major proporció de dàfnies produint efipsis. La manca de correlació entre els pigments indicadors de zooplàncton i els indicadors de producció amb el senyal d'efipsis durant aquest període (Taula 6.4) era deguda al desajust durant el període comprès entre 10000 i 9200 a. BP (Figura 6.9). Aquest desajust suggeriria que el que estava desacoblant era la proporció de femelles que produïen efipsis i no la densitat d'aquestes.

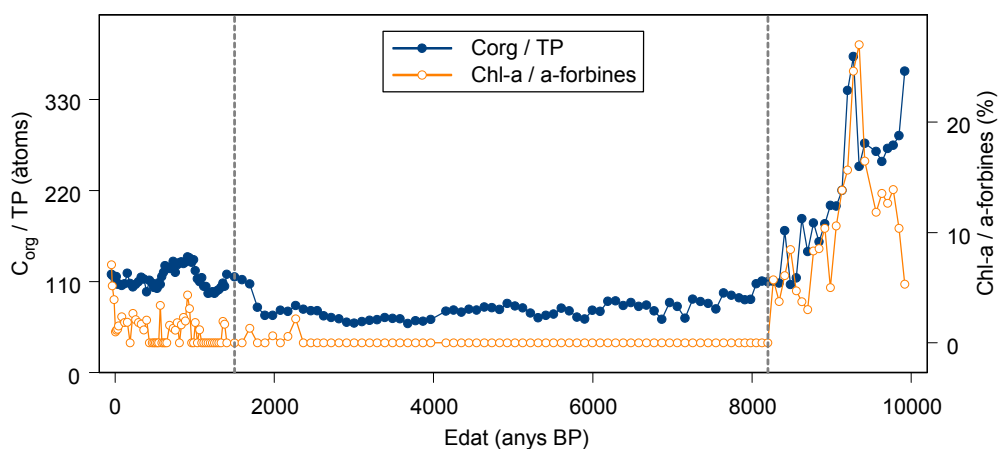


Figura 6.8. Canvis en la relació del carboni orgànic respecte el fòsfor (C_{org}/TP) i de l'índex de preservació de la Chl-a ($Chl-a/a\text{-forbines}$) al llarg de l'Holocè. Les línees discontinües indiquen les tres zones en que s'ha dividit el registre.

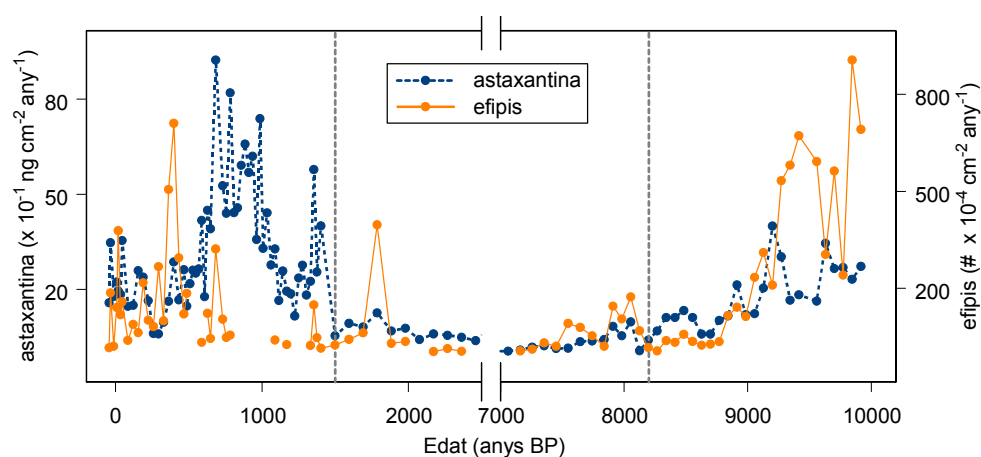


Figura 6.9. Variabilitat en el senyal de dos indicadors de zooplàncton, el nombre d'efips de *Daphnia* i l'astaxantina que és el carotenoide més abundant en el zooplàncton, durant els dos períodes més productius de l'Holocè.

Holocè mitjà

El període que va des de 8200 fins 1500 a. BP, va ser el més estable en termes de producció. Els estudis que reconstrueixen els canvis climàtics al llarg de l'Holocè a partir de registres pol·línics, descriuen un òptim climàtic que comprenia des de principis fins a mitjans de l'Holocè (Reille i Lowe, 1993; Pla i Catalan, 2005). Altres indicadors (p.e. crisòfits) mostren que el clima de l'Holocè es va mantenir molt constant des de 7000 fins a 3000 a. BP (Pla i Catalan, 2005). Aquestes discrepàncies eren degudes a que el senyal de pol·len reconstrueix la temperatura d'estiu i en canvi els cistos de crisòfits responen fonamentalment a canvis en la temperatura de l'hivern i primavera que són determinants en la durada de la coberta de gel. Aquests autors suggerien que el clima durant la primera meitat de l'Holocè (fins els 4000 a. BP) era més continental que durant la segona meitat i que el canvi en la continentalitat coincidia amb el canvi abrupte que va acabar amb el període de pluges monsoòniques a l'Àfrica (deMenocal *et al.*, 2000; Gasse, 2000).

Un clima més plujós durant la primera part de l'Holocè mitjà podia permetre un desenvolupament de la vegetació i del sòl de la conca i com a conseqüència una menor càrrega de fòsfor a l'estany. Per altra banda, tal com suggereix l'estudi que utilitza els cistos de crisòfits com a indicadors (Pla i Catalan, 2005), una menor durada de la coberta de gel també es relaciona amb una disminució en la càrrega interna de fòsfor. Per tant, la disminució en la producció de l'estany durant aquest període podria ser deguda de nou a un canvi de les característiques del clima.

Un altre resultat a remarcar d'aquest període eren els valors més elevats (entre 10 i 20) que prenia el quocient CD/TC. En l'estudi a escala regional del capítol 5 només en un

estany (E. Forcat Inf.) s'havien mesurat valors del quocient per sobre de 2 i per tant no era possible interpretar els valors d'aquest quocient durant aquest període utilitzant la comparació amb l'estudi regional. Per altra banda, en extractes de sediments de llacs poc productius s'ha vist que el valor del quocient CD/TC és elevat i s'assembla molt a l'obtingut a partir d'extractes d'humus de sòls de conques amb vegetació (Gorham, 1959; Sanger i Gorham, 1972), en canvi la relació és molt diferent de l'obtinguda a partir de sediments de llacs productius i fitoplàncton senescent (Gorham, 1960). En el cas de l'estany Redon, els valors que pren el quocient durant l'Holocè mitjà podrien ser indicadors d'una major contribució dels aportats al·lòctons respecte els que provenen de la producció autòctona de l'estany.

Des de fa 1500 anys fins a l'actualitat

Des de 1500 a. BP va tenir lloc un augment en els valors dels fluxos de tots els indicadors de productivitat (Figura 6.10). Els grups de productors primaris que més contribuïen al senyal eren planctònics. Per primer cop en la història de l'estany es detecten pigments indicadors de la presència de bacteris fotosintètics. Aquest canvi abrupte en la producció i en la composició de les comunitats de productors primaris anava associat a un augment en la taxa de sedimentació de fins a quatre vegades els valors del període anterior. A diferència del que passava durant la primera part de l'Holocè, en què l'increment de producció s'associava a un augment de la càrrega externa de fòsfor i de les taxes de reciclatge en el mateix estany indicat pel canvi en la relació entre el C_{org} i el TP mesurats en el sediment, entre 1500 a. BP i l'actualitat la relació era molt constant (Figura 6.8). Aquesta constància en la relació ens indicava que l'augment de producció estava relacionat amb un augment de la càrrega externa de nutrients que es pot interpretar com a conseqüència de perturbacions en els sòls de la conca. La presència de ramats pasturant per la conca de l'estany a partir d'aquesta època podria representar una perturbació suficient per explicar un increment en l'erosió en els sòls de la conca i un efecte de fertilització en l'estany. En un estudi previ a partir del mateix testimoni de sediment (Camarero *et al.*, 1998), es va trobar a la mateixa època un augment sobtat sense precedents en la deposició de plom que es va atribuir a un augment progressiu en l'activitat minera de la zona des del període Romà (2000 a. BP). Aquest augment va assolir un màxim cap el període on s'inicia l'augment en la taxa de sedimentació. Aquest increment en l'activitat minera indicava un possible augment en la incidència en el medi de les comunitats locals i una possible major freqüentació de la zona.

Tot i que durant aquest període la correlació entre el senyal d'efipsis amb els pigments indicadors de zooplàncton i els indicadors de producció era significativa, entre 1300 i 750 a. BP el nombre de restes d'efipsis era pràcticament inexistent i en canvi era quan els fluxos d'astaxantina presentaven els valors més alts de tot l'Holocè. Aquest desajust podia ser degut probablement a una major contribució al senyal d'astaxantina per part d'altres grups de zooplàncton que no produeixen efipsis (p.e. copèpodes), o per altra banda a una disminució en la proporció de femelles que els produïen ja que en estudis de laboratori s'ha vist que quan les concentracions algals són elevades les dàfnies deixen de produir efipsis (Hobæk i Larsson, 1990).

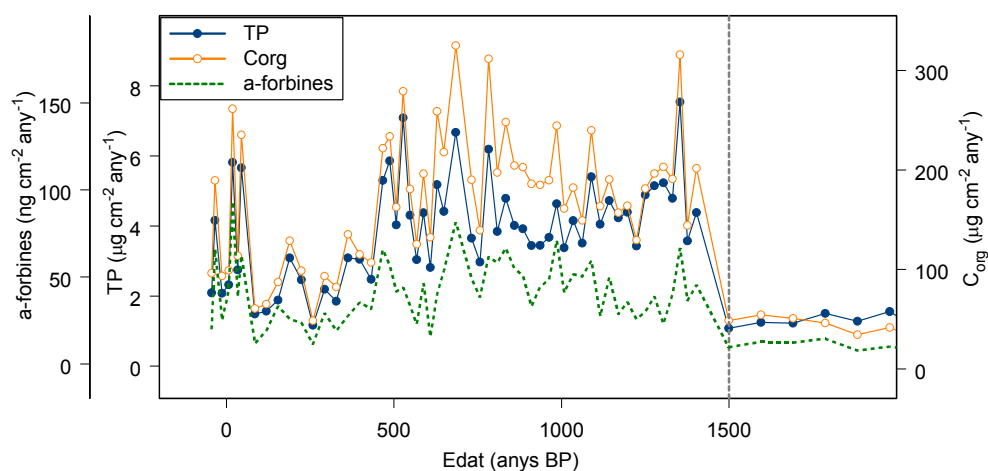


Figura 6.10. Variabilitat en els indicadors de productivitat durant el període de 1500 a. BP fins a l'actualitat. Fòsfor total (TP), carboni orgànic (C_{org}) i suma d'a-forbines (inclou Chl-a, feofitines i feofòrbids).

Conclusions

Tots els indicadors de producció utilitzats coincidien a assenyalar el període de 1500 a. BP fins a l'actualitat com el més productiu en la història de l'estany Redon. L'aproximació utilitzant múltiples indicadors indirectes ens va permetre de descriure un segon període productiu a principis de l'Holocè tot i que la producció inferida a partir dels pigments durant aquest període podia estar lleugerament sobreestimada degut al fenomen de la preservació.

La variabilitat reconstruïda s'ha discutit en termes de fonts de nutrients, tant dels que provenen de fora de l'estany com dels que provenen del reciclatge intern de la producció primària, i com aquestes càrregues de nutrients depenen de les característiques del clima i poden ser distorsionades de manera significativa per lleugers canvis en els usos del sòl. Es mostra com les transicions entre estadis substancialment diferents són ràpides en el cas d'algunes perturbacions crítiques però que, per altra banda, l'estany pot romandre en condicions properes a l'estat estacionari durant un llarg període de temps, indicant que la relació entre la pressió i la resposta en la producció primària dels llacs és plena de llinars, fins i tot en el rang de l'oligotròfia.