Universidad de León
Dpto. de Biodiversidad y Gestión Ambiental

RESTOS SUBFÓSILES EN EL SEDIMENTO SUPERFICIAL DE LAGUNAS DE LA CUENCA DEL DUERO: EMPLEO EN LA DEFINICIÓN DE CONDICIONES AMBIENTALES.

APLICACIÓN EN LA PREDICCIÓN DE CONDICIONES AMBIENTALES PASADAS A PARTIR DEL SEDIMENTO PROFUNDO DE LAS LAGUNAS ENMEDIO Y SENTIZ

BEATRIZ LUIS SANTOS

LEÓN, 2012

Universidad de León
Dpto. de Biodiversidad y Gestión Ambiental

RESTOS SUBFÓSILES EN EL SEDIMENTO SUPERFICIAL DE LAGUNAS DE LA CUENCA DEL DUERO: EMPLEO EN LA DEFINICIÓN DE CONDICIONES AMBIENTALES.

APLICACIÓN EN EL SEDIMENTO PROFUNDO DE LAS LAGUNAS ENMEDIO Y SENTIZ

Tesis doctoral

realizada por

Beatriz Luis Santos

León, 2012

Universidad de León

Informe del director de la tesis

(Art. 11.3 del R.D. 56/2005

Dra. Camino Fernández Aláez y Dr. Eloy Bécares Mantecón como directores de la Tesis Doctoral titulada"" realizada por Dña Beatriz Luis Santos en el departamento de Biodiversidad y Gestión ambiental, informan favorablemente el depósito de la misma, dado que reúne las condiciones necesarias para su defensa.

Lo que afirman, para dar su cumplimiento al art. 11.3 del R.d. 56/ 2005, en León, a de 2012.

Dra Camino Fernández Aláez Dr. Eloy Bécares Mantecón

Universidad de León

ADMISIÓN A TRÁMITE DEL DEPARTAMENTO
(Art. 11.3 del R.D. 56/2005 y
Norma 7ª de las Complementarias de la ULE)

El Departamento de Biodiversidad y Gestión Ambiental en su reunión celebrada el día de de 2012 ha acordado dar su conformidad a la admisión a trámite de lectura de la Tesis Doctoral titulada "", dirigida por la Dra. Dª. Camino Fernández Aláez y el Dr. D. Eloy Bécares Mantecón, elaborada por Dª. Beatriz Luis Santos y cuyo título en inglés es el siguiente "".

Lo que firmo, para dar cumplimiento al art. 11.3 del R.D. 56/2005, en León a de de 2012.

La Secretaria,

Fdo.: Dña. Raquel Alonso Redondo

Vº Bº
El Director del Departamento,

Fdo.: D. Estanislao Luis Calabuig

Universidad de León

El Real Decreto 99/2011, de 28 de enero (B.O.E. número 35), por el que se regulan las enseñanzas oficiales de doctorado, define la tesis doctoral como un trabajo original de investigación elaborado por el candidato en cualquier campo del conocimiento que capacite al doctorando para el trabajo autónomo en el ámbito de la I+D+i. Las
Universidades establecerán el procedimiento para la presentación de la tesis doctoral. La Universidad de León, a través de su consejo de Gobierno, establece que las tesis doctorales podrán ser presentadas por el sistema de compendio de publicaciones científicas.

Tesis financiada por una beca de la universidad de León, el proyecto de la Junta de Castilla y León (LE-33/03) y el proyecto del Ministerio de Ciencia y Tecnología (REN2003-03718/HID) (2004-2008).

“Nuestra recompensa se encuentra en el esfuerzo

y no en el resultado.

Un esfuerzo total es una victoria completa”

Mahatma Gandhi (1869-1948). Político y pensador indio

Siempre deseé que llegara este día. El día en el que por fin me sentara, para que, en unas cuentas líneas dar las gracias a todo el mundo que ha estado a mi lado durante esta etapa tan importante de mi vida.

Quiero dedicarles esta tesis a mis padres, los mejores padres del mundo, quienes sin escatimar esfuerzo alguno sacrificaron gran parte de su vida para educarme y hacer posible que logre alcanzar mi objetivoprofesional con su apoyo, su paciencia y la ilusión que cada día ponen en mí. Éste es un logro que quiero compartir con vosotros, gracias por ser mis padres y por creer en mí.

Agradezco a mis directores Camino y Eloy, todo el empeño que han puesto para que este proyecto saliera bien y la inmensa paciencia y entrega que han tenido a lo largo de estos años.

No me puedo olvidar de mis hermanos, de mi tía Pilar y mucho menos de mis sobrinos, quienes día tras día han intentado transmitirme la ilusión con la que empecé todo esto y, que a veces, si no fuera por ellos, hubiera perdido. Gracias por ser como sois y ayudarme a creer cada día un poco más en mí.

Esta tesis nunca hubiera visto la luz sin la inestimable ayuda de mis compañeros de departamento como Jose, Ana, Cristina, Carlos, Rocío o Gemma (¡perdonadme si me olvido de alguien!). Juntos hemostrabajado en muchos muestreos y a pesar de que fueron momentos duros bajo un sol abrasador, en la actualidad, sólo guardo buenos recuerdos de esa etapa, y ha sido gracias a ellos.

Quiero tener un recuerdo especial para Rocío, mi principal apoyo durante los primeros años de muestreos y laboratorio (la de horas que echamos...); y para Gemma, por escucharme, escucharme yescucharme…Gracias por ser grandes amigas además de buenas compañeras.

Doy las gracias a la Dra. Szeroczynska por haber compartido con esta “aprendiz” un sinfín deconocimientos fundamentales para llevar a cabo este proyecto.

A Pablo Ramil, por su inescatimable ayuda a la hora de muestrear, ya que no solo me ha servido para realizar este trabajo sino porque sus conocimientos me serán de gran utilidad cuando en un futuro (espero que sea próximo) necesite llevar a cabo tareas similares.

A todos mis amigos sin excluir a ninguno en general, y a Merce, Rebe, Raquel y Vanesa, en particular.

Por estar siempre ahí, a veces para dar la lata y molestar, por escucharme, entenderme, y aceptarme tal y como soy.

Quiero dar las gracias a mis nuevos compañeros, especialmente a Esther, Cristina, Laura Aguado, Pablo Ignacio y Celina, por preocuparse día tras día por la recta final de mi tesis, porque aunque hace poco que forman parte de mi vida, se han interesado por mis proyectos e ilusiones.

Y por último agradezco a Jesús, su apoyo incondicional, su infinita paciencia, aunque sobre todo le doy gracias por ser como es.

INDICE

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN....11

CAPÍTULO 2. ÁREA DE ESTUDIO....23

CAPÍTULO 3. MATERIAL Y MÉTODOS....45

CAPÍTULO 4. ESTUDIO DE LOS RESTOS SUBFÓSILES DE CLADÓCEROS Y OTROS GRUPOS BIOLÓGICOS....69

CAPÍTULO 5.ESTUDIO DE MACROFÓSILES EN EL SEDIMENTO SUPERFICIAL DE LAGUNAS DE LA CUENCA DEL DUERO....151

CAPÍTULO 6. ESTUDIO DEL SEDIMENTO PROFUNDO DE DOS LAGUNAS DE LA CUENCA DEL DUERO....209

CONCLUSIONES....257

ANEXOS....261

Llanos de la Herrada (Soria)

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN

INDICE:

LAGUNAS MEDITERRÁNEAS **11**

ALTERACIONES DE LAS LAGUNAS MEDITERRÁNEAS 12

DIRECTIVA MARCO DEL AGUA: EMPLEO DE LA PALEOLIMNOLOGÍA **13**

PALEOLIMNOLOGÍA 14

La Paleolimnología y la Directiva Marco del Agua 15

Otras utilidades de la paleolimnología 16

BIBLIOGRAFÍA **17**

LAGUNAS MEDITERRÁNEAS

En las últimas tres décadas, el desarrollo de la industria, de las prácticas agrícolas y la urbanización han conducido al progresivo deterioro de los humedales (Álvarez-Cobelas *et al.,* 2005). Como consecuencia de esta lenta destrucción, en el norte de Europa se han realizado numerosos estudios de los ecosistemas acuáticos, lo que ha permitido conocer más a fondo el funcionamiento de las lagunas templadas (Scheffer *et al.,* 1993). En comparación, los estudios llevados a cabo en las lagunas mediterráneas (Fernández-Aláez *et al*., 1999a, b; 2004a, b; Trigal *et al*., 2006) han sido menos habituales (Álvarez-Cobelas *et al*., 2005).

Los ecosistemas acuáticos mediterráneos incluyen tanto cuerpo de agua efímeros como permanentes (Boulton & Brock, 1999; Álvarez-Cobelas *et al*., 2005). Debido a que la mayor parte de las lagunas mediterráneas son someras, éstas son más sensibles a los cambios hidrológicos que las lagunas profundas ya que, incluso, pequeños cambios pueden influir en las concentraciones de los principales iones (Quintana *et al.,* 1998; Talling, 2001; Beklioglu *et al*., 2007), en el ciclo de los nutrientes (Quintana *et al.,* 1998; Talling, 2001; Beklioglu *et al.,* 2007), en la distribución y diversidad de macrófitos (Fernández Aláez *et al*., 1999a; Fernández Aláez *et al*., 2002; Beklioglu *et al.,* 2007; Del Pozo *et al*., 2010; Lawniczak *et al.,* 2010), en la presencia o ausencia de las especies raras (Van der Brink *et al*., 1994; Lawniczak *et al*., 2010), en las relaciones interespecíficas (Grillas *et al.,* 2004; Zacharias *et al.,* 2007) o en la disponibilidad de la luz (Fernández- Aláez *et al.,* 2004a).

Por otro lado, en las aguas someras el viento induce a la resuspensión del sedimento, lo que puede aumentar significativamente el reciclado del fósforo interno que se incrementa con la temperatura (Romo *et al.,* 2005). Además, debido al frecuente pastoreo y tala de los árboles, la mayor parte de las lagunas mediterráneas carecen de orlas de vegetación en torno a ellas, lo que facilita la entrada de nutrientes y fertilizantes desde áreas de cultivo cercanas (Jiménez *et al*., 1999).

Por lo tanto, las lagunas mediterráneas se van a diferenciar de las lagunas templadas del norte, en que las lagunas someras del Mediterráneo suelen ser sistemas más pequeños y cerrados (Fernández-Aláez *et al*., 2004a), tienen generalmente mayor densidad de plantas (Nõges *et al*., 2003; Fernández-Aláez *et al*., 2004a), presentan mayor contenido de nitrógeno total, fósforo total y alcalinidad (Nõges *et al*., 2003) y la mayor cantidad de días soleados al año, prolonga la etapa vegetativa de las plantas a la vez que aumenta la variabilidad anual de fitoplancton. Además, las lagunas someras mediterráneas dependen tanto de las aguas subterráneas como de las superficiales para el aporte de agua (Luis Santos, 2004) así como fuente de minerales (Álvarez-Cobelas *et al*., 2005).

ALTERACIONES DE LAS LAGUNAS MEDITERRÁNEAS

Las principales amenazas de las lagunas mediterráneas son:

- El cambio climático: El clima tanto directa como indirectamente afecta a la física de las lagunas (temperatura y flujo), a la química (pH, nutrientes) y a la biología (Carvalho & Kirika, 2003; Álvarez-Cobelas *et al.,* 2005).

En los últimos 100 años, la temperatura de la Tierra ha aumentado 0,74ºC, produciéndose el mayor aumento de 0,55ºC en las tres últimas décadas (IPCC, 2007; Jeppesen *et al.*, 2009). Más concretamente, Sánchez *et al.,* (2004), afirmaron que en los próximos 30 años se producirá un aumento de 6 ºC a 4ºC de la temperatura máxima en la zona mediterránea. Estos incrementos de temperatura traerán consigo una serie de cambios en las lagunas que dependerán de la región así como del tipo de laguna (Álvarez-Cobelas *et al.,* 2005; Mooij *et al*., 2005). Según Sánchez *et al*., (2004) y Beklioglu *et al.,* (2007) la región mediterránea es una de las más sensibles al cambio climático y en esta región se espera un aumento de la concentración de fósforo total, a pesar de la reducción de la entrada externa por un aumento de la evapotranspiración y reducción de los flujos de agua, lo que conducirá a que el estado ecológico de la mayor parte de las lagunas mediterráneas empeore (Jeppesen *et al*., 2009). En el caso de las lagunas templadas del norte de Europa se producirá un aumento de la entrada de nutrientes como consecuencia de un aumento en la escorrentía procedente de la cuenca y eventos meteorológicos más extremos, aunque esto no implicará que se produzca un aumento de la concentración de nutrientes en el agua (Jeppesen *et al.,* 2009).

- Fenómenos naturales como los incendios también pueden conducir al deterioro de las lagunas mediterráneas. Los incendios acaban con la vegetación leñosa que en ocasiones aparece rodeando a las lagunas (Zacharias *et al.,* 2007) y producen mayor exportación de nutrientes (Wright, 1976; Enache & Prairie, 2000) y cationes básicos (Rhodes & Davis, 1995; Korhola *et al*., 1996) desde la cuenca quemada, produciendo, un aumento de la eutrofización y descenso de la acidez de las aguas.

- La agricultura así como el desarrollo urbano tienen una gran importancia en el deterioro de los ecosistemas acuáticos (King, 1998; Zacharias *et al.,* 2007) ya que, tanto la expansión agrícola como la urbanística implican una mayor demanda de las aguas (Coops *et al*., 2003), a la vez que el uso de pesticidas y fertilizantes empleados en la agricultura o la actividad recreativa contaminan las aguas (Zacharias *et al.,* 2007) e incrementan el contenido de nutrientes, con lo que se producen blooms perjudiciales de algas, reducción en el contenido de oxígeno, malos olores y alteraciones en las redes tróficas (Smol, 2002).

Por lo tanto, debido a que las aguas de la Comunidad Europea están sometidas a la creciente presión que supone el continuo crecimiento de su demanda, de buena calidad y en cantidades suficientes para todos los

usos, surge la necesidad de tomar medidas para proteger las aguas, creándose para este fin la Directiva Marco del Agua (Ministerio de Medio Ambiente, 23 de Octubre de 2000)

DIRECTIVA MARCO DEL AGUA: EMPLEO DE LA PALEOLIMNOLOGÍA

La DMA (Directiva 2000/60/CE) entró en vigor el 22 de Diciembre de 2000 y nace como respuesta a la necesidad de unificar las actuaciones en materia de gestión del agua en la Comunidad Europea. Sus principales objetivos son:

- Prevenir el deterioro de todas las masas de agua superficiales.

- Proteger, mejorar y regenerar todas las masas de agua hasta alcanzar un buen estado ecológico.

- Aplicación de las medidas necesarias para que se reduzcan progresivamente todos los focos posibles de contaminación.

Uno de los aspectos más problemáticos es aquel que obliga al establecimiento de las "condiciones de referencia" de ríos y lagos, es decir, de la descripción de las condiciones ideales (alta calidad ecológica) que debieron haber caracterizado nuestras masas de agua cuando el impacto era mínimo (Bennion & Battarbee, 2007). La dificultad de esta tarea radica en que casi todas las aguas están influenciadas por la actividad humana, por tanto, la identificación de un lugar con condiciones de referencia es una tarea muy complicada (Bennion & Battarbee, 2007). Esta situación obliga a que la descripción de las características de las lagunas en ausencia de impacto humano significativo sólo pueda realizarse por métodos indirectos. La DMA sugiere diversos métodos que permiten la definición de las condiciones de referencia en lagos: 1- Mediante muestreos, 2- Por evaluación de datos históricos, 3- Por estudios paleoecológicos, 4- Mediante modelos predictivos, 5-Mediante juicio de expertos. Todos ellos se usan en Europa y también en USA (USEPA 1998). Las ventajas y desventajas de estos métodos fueron discutidos en el proyecto REFCOND (Johnson, 2001) (Tabla 1). No es habitual tener datos históricos de las lagunas, y en el caso de que existan suelen abarcar cortos periodos de tiempo (Moser, 2004). En este caso, las técnicas paleolimnológicas desempeñan una importante labor en la determinación de las condiciones pasadas de los lagos profundos (Davison *et al*., 2002, Moser, 2004). De hecho, en ocasiones, la paleolimnología puede ser la única forma de determinar las condiciones previas al impacto (Bennion *et al*., 2003).

MÉTODOS	VENTAJAS	DESVENTAJAS
Muestreos	Región específica	Caro en los comienzos
Modelos predictivos	Sitio específico	Requiere datos, calibración y validación
Datos históricos	No resulta caro	Datos variables, pocos parámetros, los datos de calidad pueden ser pobres o incluso desconocidos, medida estática
Paleolimnologia	Incorpora tanto datos físico-químicos como biológicos Puede servir para establecer diferentes modelos de reconstrucción de variables ambientales como el fósforo total, pH y temperatura	Básicamente limitado a lagos. Costes iniciales altos. Pocos parámetros
Juicio de expertos	Puede incorporar datos y opiniones históricas y del presente.	Puede estar influido por las distintas tendencias.

Tabla 1. Ventajas y desventajas señaladas por el proyecto REFCOND de los métodos para la definición de las condiciones de referencia propuestos por la DMA.

PALEOLIMNOLOGÍA

Entendemos por Paleolimonología o Palaeolimnología al uso de las características químicas, físicas o biológicas del sedimento de los lagos o lagunas para deducir las características ambientales pasadas (Moser, 2004). Determinados organismos que viven en una laguna (protozoos silíceos, crisófitos estomatocistos, silica biogénica, diatomeas, pigmentos de algas, quironómidos y cladóceros) dejan restos morfológicos o bioquímicos en el sedimento de las lagunas y la paleolimnología asume que las relaciones modernas entre estos restos biológicos y las condiciones abióticas no cambian a lo largo del tiempo (Moser, 2004)

El análisis de sedimento incluye tres fases fundamentales:

- Selección del punto de toma del sedimento. Éste dependerá fundamentalmente del grupo biológico objeto de estudio ya que por ejemplo, para el estudio de la vegetación es conveniente la toma de sedimento de la zona litoral (Edwards *et al*., 2000).

- Separación de las muestras del perfil de sedimento.

- Datación de las muestras.

A pesar de que los primeros estudios paleolimnológicos fueron llevados a cabo por Deevey *et al*., (1942) y Patrick (1943) en Estados Unidos y por Pennington (1943) en Inglaterra, durante esta época, la paleolimnología presentó escasos avances debido fundamentalmente a la ausencia de técnicas adecuadas para la toma de sedimento y de métodos estadísticos para el tratamiento de los datos obtenidos (Battarbee & Bennion, 2011). Sin embargo, durante las últimas décadas, la paleolimnología pasó de ser una disciplina cualitativa y descriptiva, a ser una ciencia analítica y cuantitativa (Birks *et al*., 1998). Este cambio se produjo debido al desarrollo de técnicas adecuadas para la toma del sedimento y de tratamientos estadísticos tales como las funciones de transferencia, que relacionan distintos grupos biológicos presentes en el sedimento más superficial (0-2cm), que equivalen a uno o dos años y que engloban todos los organismos que habitan en la zona litoral, en el bentos o en la columna de agua con distintas variables ambientales actuales (Smol, 2002; Moser, 2004; Battarbee & Bennion, 2011).

La Paleolimnología y la Directiva Marco del Agua

Los estudios paleolimnológicos pueden ser extremadamente útiles para la consecución de algunos de los objetivos planteados por la DMA. Así, existen diversas utilidades de la paleolimnología como son:

- La comparación del conjunto de restos biológicos presentes en el sedimento depositado antes de la perturbación de la laguna, con muestras del sedimento superficial de lagunas muy similares que no hayan sufrido a penas alteración, de tal forma que si tienen muchos elementos biológicos comunes deberían presentar características comunes en otros aspectos (Bennion & Battarbee 2007).

- La paleolimnología también puede proporcionar importantes herramientas para el establecimiento del grado de alteración desde el estado de referencia hasta las condiciones actuales. Este estudio puede limitarse a una simple comparación entre las muestras del sedimento profundo y muestras del sedimento superficial (Bennion & Battarbee, 2007).

Además, la paleolimnología también puede ser fundamental para alcanzar el tercer objetivo de la DMA, ya que para establecer planes de restauración adecuados a cada laguna es necesario el conocimiento de la evolución de cada laguna desde las condiciones de referencia hasta la época actual (Smol, 2002; Moser, 2004; Battarbee & Bennion, 2011).

Por otro lado, la DMA exige una clasificación de los cuerpos de agua dulce y propone que se lleven a cabo muestreos en cada una de ellas para determinar sus características químicas y biológicas. Es difícil clasificar las lagunas basándonos en medidas de un único año debido a las variaciones interanuales (Sondergaard *et al.,* 2005). Esto es claramente una oportunidad para la paleolimnología ya que ésta podría

servir para superar los problemas de la variabilidad espacial y temporal asociada a las múltiples muestras estacionales de las comunidades modernas (Bennion & Battarbee, 2007).

Un análisis de toda una muestra paleolimnológica puede proporcionar información tanto para las condiciones de referencia biológicas como químicas.

Otras utilidades de la paleolimnología

También se ha empleado para observar cómo cambia el clima a lo largo de los tiempos, para observar que tendencias naturales presenta con el fin de poder predecir las consecuencias en el futuro del actual cambio climático (Moser, 2004) y también para determinar qué papel juega el clima en el cambio de las condiciones de referencia (Bennion & Battarbee, 2007).

Para el estudio de la acidificación de las lagunas, y más concretamente para determinar si es una consecuencia de los efectos de la lluvia ácida o si existe una tendencia natural hacia la acidificación, para lo cual se han utilizado funciones de transferencia entre el pH y diversos grupos biológicos como diatomeas (Smol, 1992).

Para determinar hasta qué punto las actividades de los humanos prehistóricos modificaron las características de las lagunas (Szeroczynska, 2002)

BIBLIOGRAFÍA

Álvarez-Cobelas, M., Rojo, C. & Angeler, D. 2005. Mediterranean limnology: current status, gaps and future. Journal of Limnology, 64: 13-29.

Battarbee, R. & Bennion, H. 2011. Palaeolimnology and its developing role in assessing the history and extent of human impact on lake ecosystem. Journal of Paleolimnology, 45: 399-404.

Beklioglu, M., Romo, S., Kagalou, I., Quintana, X. & Becares, E. 2007. State of the art in the functioning of shallow Mediterranean lakes: Workshop conclusions. Hydrobiologia, 584:317‑326.

Bennion, H., Simpson, G., Hughes, M., Phillips, G. & Fozzard, I. 2003. The role of palaeolimnology in identifying reference conditions and assessing ecological status of lakes. In: Ruoppa M, Heinonen P, Pilke A, Rekolainen S, Toivo H, Vuoristo H (eds) How to assess and monitor ecological quality in freshwaters. Tema Nord 2003:547. Nordic Council of Ministers, Copenhagen, 57–63.

Bennion, H. & Battarbee, R. 2007. The European Union Water Framework Directive: opportunities for palaeolimnology. Journal of Paleolimnology, 38:285-295.

Birks, H. J. B., Frey, D. G. & Deevey, E. S. 1998. Review #1: Numerical tools in palaeolimnology—Progress, potentialities and problems. Journal of Paleolimnology, 20: 307–322.

Boulton, A. J. & Brock, M. A. 1999. Australian Freshwater Ecology. Processes and Management. Gleneagles Publishing, Adelaide: 300 pp.

Carvalho, L. & Kirika, A. 2003. Changes in shallow lake functioning: response to climate change and nutrient reduction. Hydrobiologia, 506: 789–79.

Coops, H., Beklioglu, M. & Crisman, T. L. 2003. The role of water-level fluctiations in shallow lake ecosystems - workshop conclusions. Hydrobiologia, 506-509: 23-27.

Davison, T. A., Bennion, H. & Syer, C. D. 2002. Establishing reference conditions in shallow lakes. The potential of paleoeecology. In: EurAqua. Good ecological status: Reference conditions for surface

waters. Eight Scientific and Technical Review. Proceedings. Srikka Haunis (Ed.). Finnish Environmental Institute. Helsinki. 59-61 pp.

Deevey, E. S. 1942. Studies on Connecticut lake sediments. III. The biostratonomy of Linsley Pond. American Journal of Science, 240:233-264.

Del Pozo, R., Fernández-Álaez, C. & Fernández-Álaez, M. 2010. An assessment of macrophyte community metrics in the determination of the ecological condition and total phosphorus concentration of Mediterranean ponds. Aquatic Botany, 92: 55-62.

DIRECTIVA 2000/60/CE DEL PARLAMENTO EUROPEO Y DEL CONSEJO de 23 de octubre de 2000 por la que se establece un marco comunitario de actuación en el ámbito de la política de aguas.

Edwards, M. E., Bigelow, N. H., Finney, B. P. & Eisner, W. R. 2000. Records of aquatic pollen and sediment properties of late-Quaternary Alaskan lake levels. Journal of Paleolimnology, 24: 55–68.

Enache, M. & Prairie, Y. T. 2000. Paleolimnological reconstruction of forest fire induced changes in lake biogeochemistry (Lac Francis, Abitibi, Quebec, Canada). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 57: 146–154.

Fernández-Aláez, C., Fernández-Aláez, M. & Bécares, E. 1999a. Influence of water level fluctuations on the structure and composition of the macrophyte vegetation in two small temporary lakes in the northwest of Spain. Hydrobiologia, 415: 155–162.

Fernández-Aláez, M., Fernández-Aláez, C., Rodriguez, S. & Bécares, E. 1999b. Evaluation of the state of conservation of shallow lakes in the province of León (Northwest Spain) using botanical criteria. Limnetica, 17: 107–117.

Fernández-Aláez, M., Fernández-Aláez, C. & Rodriguez, S. 2002. Seasonal changes in biomass of charophytes in shallow lakes in the northwest of Spain. Aquatic Botany, 72: 335–348.

Fernández-Aláez, M., Fernández-Aláez, C., Bécares, E., Valentín, M., Goma, J. & Castrillo, P. 2004a. A two-year experimental study on nutrient and predator influences on food web constituents in a shallow lake of north-west Spain. Freshwater Biology, 49: 1574–1592.

Fernández-Aláez, M., Fernández-Aláez, C., García-Criado, F. & Trigal-Domínguez, C. 2004b. La influencia del régimen hídrico sobre las comunidades de macrófitos de lagunas someras de la Depresión del Duero. Ecosistemas, 13: 52-62.

Grillas, P., Gauthier, P., Yavercovski, N. & Perennou, C. (Eds.), Mediterranean temporary pools. Vol. 1. Issues relating to conservation, functioning and management: 11-12. Station biologique de la Tour du Valat. Arles.

IPCC. 2007. Parry, M. L., Canziani, O. F., Palutikof, J. P., Van der Linden, P.J. & Hanson, C. E. (Ed.) Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.

Jeppesen, E., Kronvang, B., Meerhoff, M., Sondergaard, M., Hansen, K. M., Andersen, H. E., Lauridsen, T. L., Beklioglu, M., Özen, A. & Olesen, J. E. 2009. Climate change effects on runoff, catchment phosphorus loading and lake ecological state, and potential adaptations. Journal of Environmental Quality, 38: 1030–1041.

Jiménez, J. J., Bernal, J. L., Rivera, J. M., Martín, M. T., Fernández, M. & Fernández, C. 1999. Seasonal changes in the contents of widely used pesticides in waters and sediments from small lakes in the province of León (Spain). Toxicological and Environmental Chemistry, 70: 57–66.

Johnson, R. 2001. Defining reference conditions and setting class boundaries in ecological monitoring and assessment. Background document of the EU-funded REFCOND-project for the Water framework directive.

King, J. L. 1998. Loss of Diversity as a Consequence of Habitat Destruction in California Vernal Pools. En: Witham, C.W., Bauder, E.T., Belk, D., Ferren, W. R. Jr. & Ornduff, R (Editors). Conservation, and

Management of Vernal Pool Ecosystems – Proceedings from a 1996 Conference. California Native Plant Society, Sacramento, CA. 119-123.

Korhola, A., Virkanen, J., Tikkanen, M. & Blom, T. 1996. Fire-induced pH rise in a naturally acid hill-top lake, southern Finland: A palaeoecological survey. Journal of Ecology, 84: 257–265.

Lawniczak, A. E., Zbierska, J., Choinski, A. & Szczepaniak, W. 2010. Response of emergent macrophytes to hydrological changes in a shallow lake, with special reference to nutrient cycling, Hydrobiologia, 656: 243-254.

Luis Santos, B. 2004. Influencia del agua subterránea sobre las características del suelo, de la vegetación higrófila y del agua de las lagunas del sureste de la provincia de León. Tesina. Universidad de León, León. 124 pp.

Mooij, W. M., Hulsmann, S., Domis, L. N. D., Nolet, B. A., Bodelier, P. L. E., Boers, P. C. M., Pires, L. M. D., Gons, H. J., Ibelings, B. W., Noordhuis, R., Portielje, R., Wolfstein, K. & Lammens, E. H. R. R. 2005. The impact of climate change on lakes in the Netherlands: a review. Aquatic Ecology, 39: 381-400.

Moser, K. A. 2004. Paleolimnology and the frontiers of biogeography. Physical Geography, 42: 453–48.

Nõges, P., Nõges, T. Turikene, L ., Smal, H., Sawomir, L., Kornijow, R., Woiciech, P., Bécares, E., García-Criado, F., Alvarez-Carrera, C., Fernández-Aláez, C., Ferriol, C., Miracle, M. R., Vicente, E., Romo, S., van Donk, E., Van de Bund, W., Jensen, J. P., Gross, E., Hansson, L. A., Gyllström, M., Nykänen, M., de Eyto, E., Irvine, K., Stephen, D., Collings, S. & Moss, B. 2003. Factors controlling hydrochemical and trophic state variables in 86 shallow lakes in Europe. Hydrobiologia, 506-509: 51–58.

Patrick, R. 1943. The diatoms of Linsley Pond, Connecticut. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 95:53–11.

Pennington, W. 1943. Lake sediments: the bottom deposits of the north basin of Windermere, with special reference to the diatom succession. New Phytologist, 42:1–27.

Quintana, X. D., Moreno-Amich, R. & Comin, F. A., 1998. Nutrient and plankton dynamics in a Mediterranean salt marsh dominated by incidents of flooding. Part 1: differential confinement of nutrients. Journal of Plankton Research, 20: 2089-210.

Rhodes, T. E. & Davis, R. B. 1995. Effects of late Holocene forest disturbance and vegetation change on acidic Mud Pond, Maine, USA. Ecology, 76, 734–746.

Romo, S., Villena, M. J., Sahuquillo, M., Soria, J. M., Alfonso, T., Vicente, E. & Miracle, M. R. 2005. Response of a shallow Mediterranean lake to nutrient diversion: does it follow similar patterns as northern shallow lakes? Freshwater Biology, 50: 1706–1717.

Sánchez, E., Gallardo, C., Gaertner, M. A., Arribas, A. & Castro, M. 2004: Future climate extreme events in the Mediterranean simulated by a regional climate model: First approach. Global Planet. Change, 44: 163–180.

Scheffer, M., Hosper, S. H., Meijer, M. L., Moss, B., Jeppesen, E. 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. Trends in Ecology and Evolution, 8: 275-279.

Smol, J. P. 1992. Paleolimnology: an important tool for effective ecosystem management. Journal of Aquatic Ecosystem Health, 1:49–58.

Smol, J. P. 2002. Pollution of Lakes and Rivers: A Paleoenvironmental Perspective. London, UK: Arnold. 288 pp.

Sondergaard, M., Jeppesen, E., Jensen, J.P. & Amsinck, S. L. 2005. Water Framework Directive: ecological classification of Danish lakes. Journal of Applied Ecology, 42:616–629.

Szeroczynska, K. 2002. Human impact on lakes recorded in the remains of Cladocera (Crustacea). Quaternary International, 95-96: 165-174.

Talling, J. F. 2001. Environmental controls on the functioning of shallow tropical lakes. Hydrobiologia, 458: 1-8.

Trigal, C., García-Criado, F. & Fernández-Aláez, C. 2006. Among-habitat and temporal variability of selected macroinvertebrate based metrics in a Mediterranean Shallow Lake (NW Spain). Hydrobiologia, 563: 371–384.

USEPA. (United States Environmental Protection Agency). 1998. Guidelines for ecological risk assessment. Washington D. C: Risk Assessment Forum, USEPA. EPA/630/R095// 002F.

Van den Brink, F. W. B., Van Katwijk, M. M. & Van der Velde, G. 1994. Impact of hydrology on phyto- and zooplankton community composition in floodplain lakes along the Lower Rhine and Meuse. Jounal of Plankton Research, 16: 351–373.

Wright, H. E., Jr. 1976. The impact of forest fire on the nutrient influxes to small lakes in northeastern Minnesota. Ecology, 57: 649–662.

Zacharias, I., Dimitrou, E., Dekker, A. & Dorsman, E. 2007. Overview of temporary ponds in the Mediterranean region: threats, management and conservation issues. Journal of Environmental Biology, 28: 1-9.

Navalayegua (Segovia)

CAPÍTULO 2. ÁREA DE ESTUDIO

INDICE:

MARCO GEOGRÁFICO **23**
CUENCA DEL DUERO 23
LITOLOGÍA 26
USOS DEL SUELO 26
IMPACTOS, APROVECHAMIENTO Y USOS DEL TERRENO 27
CARACTERIZACIÓN DE LAS LAGUNAS ESTUDIADAS EN LA CUENCA DEL DUERO **30**
SELECCIÓN DE LAS LAGUNAS **41**
BIILIOGRAFÍA **43**

MARCO GEOGRÁFICO

CUENCA DEL DUERO

Las lagunas estudiadas se sitúan mayoritariamente en la cuenca del Duero (Figura 1), a excepción de Borobia y Judes situadas en la Cuenca del Ebro y San Marcos en la Cuenca del Tajo. Todas ellas se encuentran dentro de la Comunidad Autónoma de Castilla y León (Figura 2), y se distribuyen entre los 700 m y 1200 m de altitud (Tabla 3)

La Cuenca del Duero se encuentra situada en el noroeste de la península Ibérica (Figura 1). Presenta una superficie total de 97.290 km^2, de los cuales 78.954 km^2 (81%) pertenecen al territorio español y 18.336 km^2 (19%) se sitúan en el estado portugués.

Más del 98% de la superficie de la cuenca española corresponde a Castilla y León. El 2 % restante se reparte por las comunidades autónomas de Galicia, Cantabria, La Rioja, Castilla-La Mancha, Extremadura y Madrid.

Figura 1. Mapa de la situación de la cuenca del Duero en España.

La cuenca del Duero es una depresión llana y elevada delimitada por las montañas Galaico-Leonesas en el noroeste y por el norte la Cordillera Cantábrica. El Sistema Ibérico está presente en la cuenca cerrando la zona Noreste, desde Burgos a Soria y hasta el macizo del Moncayo (2.316 m); después hacia el sur de la cuenca, la Cordillera Ibérica se extiende por las parameras de Soria. Más al oeste comienza a apuntar el Sistema Central.

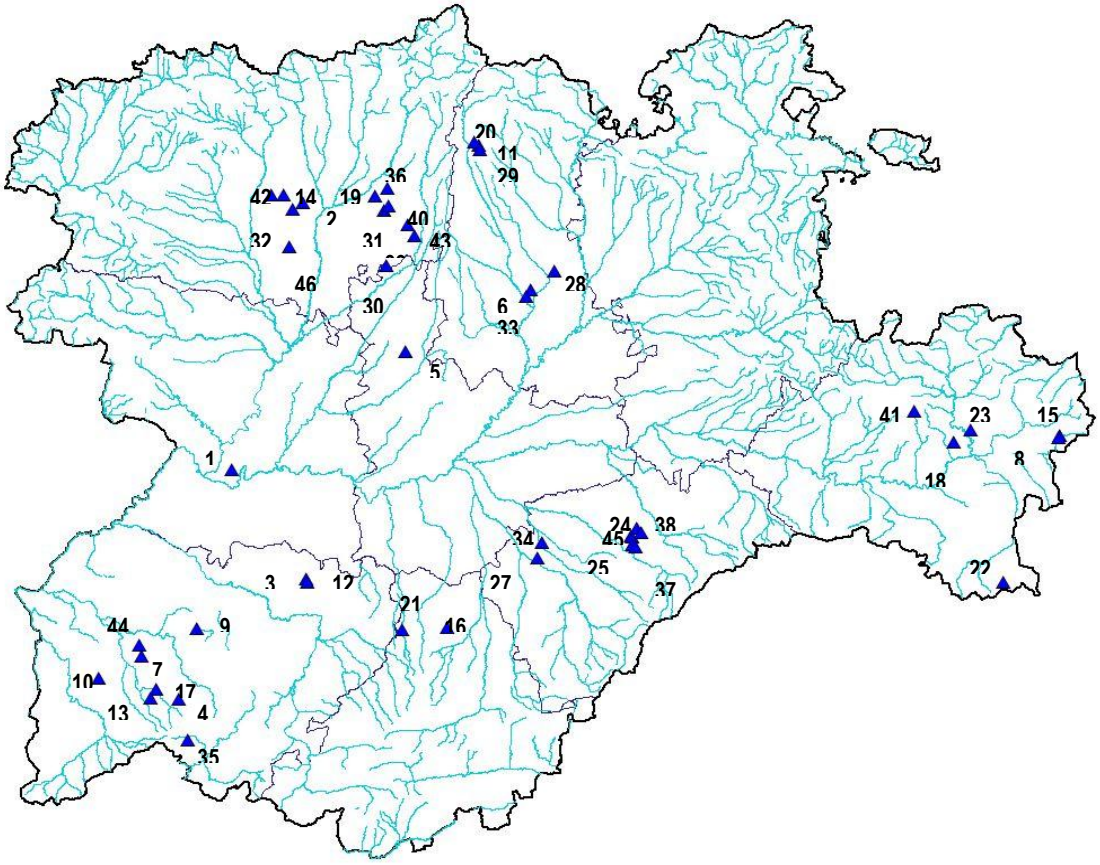


Figura 2. Localización geográfica de las lagunas estudiadas en la depresión del Duero. El código asignado a las lagunas aparece en las tablas 1 y 2.

Prácticamente toda la cuenca se sitúa por encima de los 700 m de altitud (solamente el 1,9 % de su superficie está por debajo de esta cota), el 66 % se encuentra entre los 600 y los 1.000 m, el 31 % entre los 1.000 y los 2.000 m y solamente el 1,1 % por encima de los 2.000 m.

CLIMA

El clima en la cuenca es de tipo mediterráneo, aunque marcadamente continental. La topografía va a influir fuertemente debido a la altitud de la zona y del efecto barrera de las montañas que la rodean, impidiendo el paso frecuente de las masas de aire húmedo del Atlántico. Solamente en la parte más occidental, en las proximidades a la frontera portuguesa, donde no existen cadenas montañosas, el clima es levemente más suave. Los inviernos son largos y fríos, primordialmente en las parameras septentrionales donde la temperatura media del mes más frío, enero (Figura 3) es de en torno a 2º C y el número de días con helada es 120.

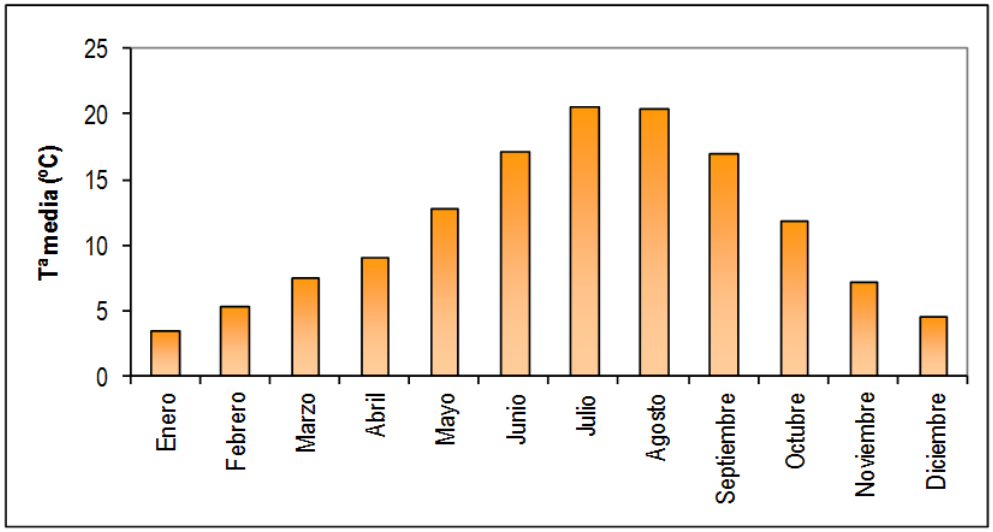


Figura 3. Temperatura media mensual en Castilla y León dentro del periodo 1971-2000. (Instituto Nacional de Meteorología).

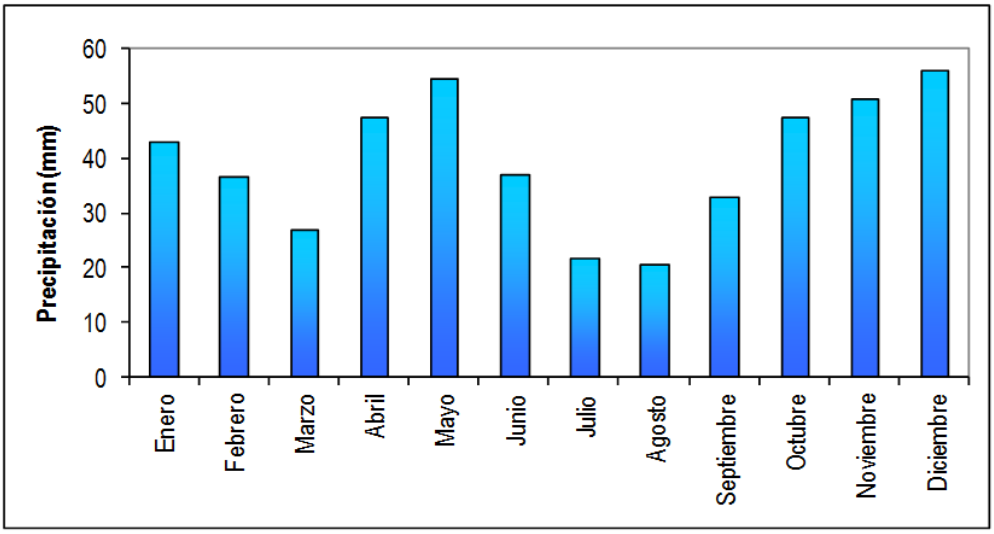


Figura 4. Precipitación mensual en Castilla y León dentro del periodo 1971-2000. (Instituto Nacional de Meteorología).

Estos rasgos se suavizan en el extremo occidental, con temperatura media de enero alrededor de 4º C y 80 días de helada. Los veranos no son extremados, siendo pocos los lugares en los que la temperatura media de las máximas del mes más cálido, julio, sobrepasa los 31º C. En la parte norte los veranos son frescos, con temperaturas medias de 20º C en el mes de julio. La precipitación media en la cuenca española del Duero es de 578 mm/año. No obstante, la irregularidad de la lluvia es muy notable, como en casi toda la Península Ibérica. Llueve desde el otoño hasta la primavera y prácticamente no llueve en julio y agosto (Figura 4). El mes de mayor pluviometría suele ser noviembre. La irregularidad de tipo anual es más acusada, pasando de años de 350 mm a otros con medias de más de 800 mm (Confederación Hidrográfica del Duero, 2006). Las

precipitaciones presentan un notable gradiente desde el centro del valle del Duero, donde no se alcanzan los 400 mm año, hacia la montaña que superan los 1800 mm año.

LITOLOGÍA

Entre las litologías que predominan en la cuenca cabe diferenciar las correspondientes a tres tipos de dominios geológicos: 1) Macizo Ibérico y Sistema Central, 2) Cadenas Alpinas y 3) Cuenca sedimentaria postorogénica (Confederación Hidrográfica del Duero, 2006).

Las lagunas estudiadas se sitúan dentro de la cuenca sedimentaria postorogénica. Esta zona presenta una extensión aproximada de 55.000 km^2, y se ha ido rellenando con depósitos molásicos procedentes de las cadenas periféricas. Así se reconoce un Paleógeno heterogéneo debido a la existencia de diversas subcuencas que evolucionarían con independencia. En general son potentes series terrígenas con gradación positiva, que se inician con conglomerados basales y culminan con depósitos finos, incluso carbonatados y margoevaporíticos. Sobre ello, se organizan las distintas secuencias neógenas que rellenan la gran depresión del Duero y entre las que cabe diferenciar tres tipos de litofacies: Cuestas, Tierra de Campos y Páramo.

La *Facies Cuestas* se desarrolla en el centro y este de la cuenca y está constituida por fangos arcillosos y lutitas de ambientes lacustres, con gran desarrollo de materiales yesíferos en algunas zonas.

La *Facies Tierra de Campos* es una unidad rojiza, formada por conglomerados, arenas y arcillas en ambientes de abanico aluvial. Es compleja y aparece muy dividida en subfacies o formaciones.

Finalmente, las *Calizas del Páramo*, que se organizan en dos niveles calcáreos separados por un episodio detrítico, y que vienen a representar el final del Neógeno.

Sobre el nivel superior del Páramo, o sobre otros materiales más antiguos, aparecen diversas superficies de erosión-sedimentación (rañas), con espesores que pueden llegar a alcanzar los 30 m. Su atribución cronoestratigráfica es Plioceno – Cuaternario.

Existen también depósitos cuaternarios recientes, entre los que cabe diferenciar: cordones aluviales organizados en niveles de terraza, depósitos de arenas eólicas y acumulaciones de sedimentos de fondo de valle y llanuras aluviales.

USOS DEL SUELO

En la zona central de la comunidad de Castilla y León, se desarrolla una importante actividad agraria. En las vegas de los ríos es donde se encuentran los suelos más fértiles de la cuenca, por lo que en estas zonas se cultiva intensamente (Figura 5).

Es en los bordes del territorio castellano-leonés, en las zonas de mayor altitud, donde se sitúa la actividad ganadera. Fundamentalmente en las provincias de Salamanca y Segovia, en el suroeste de Castilla y León. Las explotaciones forestales son notables (en el noroeste y noreste de la comunidad). Entre ellas ocupan un lugar destacado los pinares (Segovia es la principal provincia española productora).

El paisaje de la Cuenca está dominado fundamentalmente por los cultivos. Las peculiaridades de sus formaciones forestales se localizan principalmente en las zonas montañosas. Destaca el contraste entre la zona atlántica, caracterizada por hayedos y la mediterránea, con encinas. Algunas especies representativas de la región son: *Pinus sylvestris, Pinus pinaster, Pinus pinea, Pinas nigra, Quercus pyrenaica, Quercus ilex, Quercus petraca, Quercus faginea, Betula alba, Fagus sylvatica, Juniperus thurfera, Juniperus oxycedrus,* etc. (García Rodríguez, 1993).

También tiene mucha importancia el matorral que ocupa grandes extensiones debido, en muchos casos, a problemas de degradación (Rivas Martínez, 1987; Santamaría, 1987).

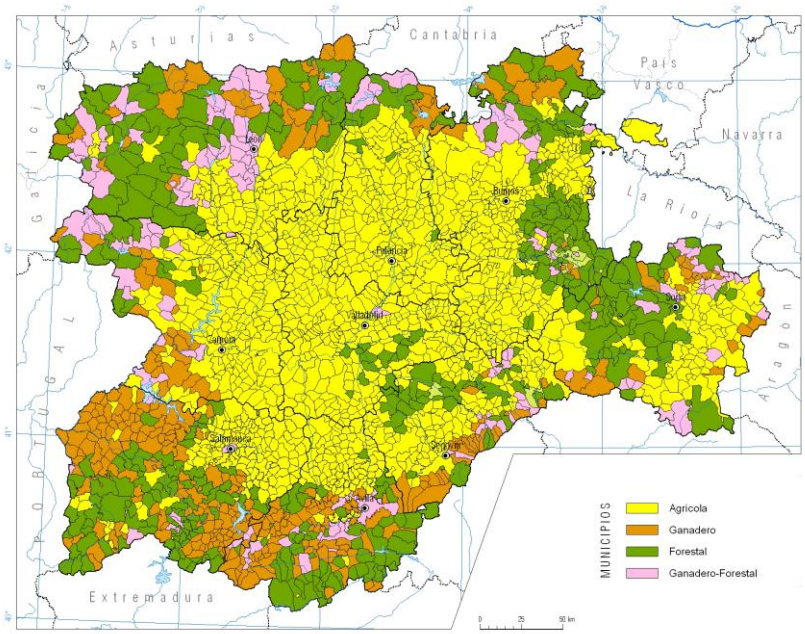


Figura 5. Mapa de los usos del suelo. Extraído del Atlas Territorial de Castilla y León (1995).

IMPACTOS, APROVECHAMIENTO Y USOS DEL TERRENO

La mayor parte de las lagunas estudiadas se hallan en zonas donde el suelo se usa preferentemente para cultivos, concretamente cultivos de secano. Prácticamente todas las lagunas afectadas están situadas en las áreas central y norte de la depresión del Duero. Como ejemplos tenemos las lagunas Sentiz, Arcedianos, o Besana. Ciria y Borobia, en Soria, también se localizan entre cultivos (Tabla 2).

Código	Lagunas	Impactos	Aprovechamiento
1	Almaraz	Basuras y escombros. Sobreexcavada	Abrevadero
2	Antimio	Cultivos y pozos. Canales de entrada que recogen aguas de escorrentía de terrenos circundantes	
3	Arcedianos	Cultivos	
4	Bardal	Sobreexcavación. Canales de entrada que recogen eaguas de escorrentía de terrenos circundantes	Turístico
5	Berrueces	Ganadería, carreteras	
6	Besana	Cultivos, regulación hídrica	Abrevadero
7	Boada	Ganadería, sobreexcavación	Abrevadero, pastoreo
8	Borobia	Cultivos	Caza
9	Cabeza de Diego G.	Ganado	Abrevadero
10	Campanero	Ganado	Abrevadero
11	Campillo	Represada	
12	Cansinos	Basuras y escombros	Pesca
13	Cervera	Drenaje, contaminación, carga ganadera, sobreexcavada	Abrevadero, pastoreo
14	Chozas	Cultivos	Riego
15	Ciria	Cultivos	
16	Constanzana	Proximidad a núcleos urbanos	
17	El Cristo	Represado, rellenado. Carretera próxima	Abrevadero, pesca
18	Dehesa	Ganado	Abrevadero, pastoreo
19	Diel	Canales de entrada que recogen aguas de escorrentía de terrenos circundantes	
20	Enmedio		
21	Flores de Ávila	Sobreexcavada. Ganadería intensiva (porcino)	
22	Judes	Presión recreativa	Recreativo

Tabla 2. Aprovechamientos e impactos que sufren las lagunas estudiadas.

Código	Lagunas	Impactos	Aprovechamiento
23	Llanos de la Herrada	Cultivos	Caza
24	Muña	Sobreexplotación, excavación	Abrevadero, extracción de turba
25	Navahornos	Sobreexplotación, excavación	Abrevadero, extracción de turba
26	Navalayegua	Sobreexplotación, excavación	Abrevadero, pesca y cría de tenca
27	Navas de Oro	Cultivos, sobreexplotación del acuífero, excavado, movimientos de tierra. Edificaciones próximas, canales de entrada y salida	Abrevadero, turístico
28	Ontanillas	Cultivos, represada	
29	Pradales	Represada	
30	El Rebollar	Cultivos	
31	Redos	Cultivos de regadío. Canales de entrada y salida desde ríos	abrevadero
32	Rey	Cultivos. Carretera próxima. Sobreexcavada. Canales de entrada y salida	
33	Ribas	Cultivos	Pesca
34	Samboal	Ganado	
35	San Marcos	Represeda, presión recreativa	Pastoreo, abrevadero, recreativo
36	Sentiz	Cultivos. Canales de entrada y salida	Abrevadero, caza y pesca
37	Sotillos Bajeros	Sobreexplotación. Excavada. Vertidos	Abrevadero, pesca. Cría de tencas
38	Tremedosa	Sobreexplotación. Vertidos de aguas residuales	Abrevadero,
39	Valdemorgate	Sobreexcavada	
40	Velaza	Escombrera, rodeada de cultivos. Extracción de áridos. Carreteras próximas	
41	Villaciervitos	Próxima a núcleos urbanos	
42	Villadangos	Escombrera, rodeada de cultivos. Carreteras y núcleo urbano cercanos	Caza
43	Villarrubia		
44	La Zarza	Ganado, cultivos, carreteras	Abrevadero, caza y pesca
45	Zorreras	Sobreexplotación del acuífero	Pastoreo, abrevadero
46	Zuares	Proximidad a núcleos urbanos. Entrada y salidas de canales. Cultivos	

Tabla 2. Continuación.

Salamanca, en especial la franja suroeste, destina su suelo principalmente a la ganadería. El Cristo, Boada, Cervera y Campanero son un claro ejemplo de la principal utilidad a la que se destinan las lagunas en esta

zona, ya que todas ellas se sitúan en fincas privadas, y son empleadas como abrevaderos. Algunas de ellas, como es el caso de Cervera y Boada han sido sobreexcavadas con el fin de cumplir su función aún en periodos largos de sequía (Tabla 2).

Por último, las lagunas de Guardo (Palencia) y las de Cantalejo (Segovia) se incluyen en áreas donde el uso primordial del suelo es el forestal.

CARACTERIZACIÓN DE LAS LAGUNAS ESTUDIADAS EN LA CUENCA DEL DUERO

En la cuenca del Duero existe un conjunto muy heterogéneo de sistemas palustres de pequeño tamaño cuyas comunidades biológicas se encuentran condicionadas fundamentalmente por la mineralización, la turbidez y la permanencia del agua (Fernández-Aláez, 2006).

Se trata, en la mayoría de los casos, de sistemas de pequeño tamaño (de menos de 4 ha) (Tabla 3) y poco profundos, lo que los convierte en muy reactivos frente a pequeñas fluctuaciones de aquellas variables que condicionan su régimen hidrológico (lluvia, flujos subterráneos...). Son sistemas muy poco tamponados, extraordinariamente influenciables por factores externos como el clima y el sustrato o impactos esporádicos (Fernández-Aláez, 2006), por lo que todas estas alteraciones van a determinar, en gran medida, las características químicas de las lagunas.

Entre estos sistemas palustres destacan los situados en las zonas del páramo Leonés y Palencia. Se trata de lagunas alimentadas por los niveles freáticos y los aportes superficiales de la lluvia y la escorrentía. Como consecuencia de esto, se mantienen prácticamente durante todo el ciclo anual con agua (Tabla 3). Su elevado grado de permanencia del agua les convierte en un medio favorable para el desarrollo de la vida palustre. Sus aguas suelen presentar bajos niveles de agua. Las lagunas Villadangos, Zuares, Valdemorgate, Sentiz o Rey se encuadran dentro de estos sistemas lagunares.

Otras lagunas de especial interés son las que se sitúan en el sector más septentrional al pie de la cordillera Cantábrica. Son sistemas bastante singulares de carácter permanente. Entre ellos se cuenta con las lagunas Enmedio, Pradales y Campillo situadas por encima de los 1000 m de altitud (Tabla 3). Aparecen rodeadas de extensos pinares que no les han impedido el desarrollo de una orla de ribera muy bien conservada.

Dentro de las lagunas estudiadas destacan también las situadas en grandes dehesas en la zona oeste de Salamanca, a los pies del Sistema Central. Se trata de lagunas naturales que en la mayoría de los casos han sido excavadas o represadas con el fin de fomentar su uso como abrevadero. El Cristo, La Cervera, Campanero o Boada son ejemplos de este tipo de sistema palustre.

Lagunas	Huso	UTM N	UTM W	Altitud	Persistencia	Profundidad media (cm)	Área (Has)	Código C y L
ÁVILA								
Constanzana	30T	342632	4533931	870	Semipermanente	85	0,3	-
Flores de Avila	30T	324528	4533075	885	Semipermanente	97	0,5	-
LEÓN								
Antimio	30T	284706	4708356	855	Semipermanente	95	3	LE-17
Chozas	30T	277200	4711300	900	Semipermanente	77	5,4	LE-13
Diel	30T	313652	4710771	910	Semipermanente	67,3	1,5	
El Rebollar	30T	318011	4682332	840	Permanente	76	2,8	-
Redos	30T	317500	4705100	900	Semipermanente	87	1	-
Rey	30T	280837	4705264	855	Semipermanente	75	3,2	LE-16
Sentiz	30T	318800	4714000	940	Permanente	63	4,6	LE-18
Valdemorgate	30T	329574	4694455	850	Semipermanente	59	0,6	-
Velaza	30T	319214	4706733	900	Permanente	53	1,1	LE-36
Villadangos	30T	272100	4711400	940	Permanente	51	9,4	LE-20
Villarrubia	30T	326714	4698931	849	Semipermanente	66	0,1	-
Zuares	30T	279524	4690215	820	Semipermanente	101	1,6	-
PALENCIA								
Besana	30T	376300	4672300	780	Permanente	75	4,7	PA-10
Campillo	30T	355078	4731508	1150	Semipermanente	71	3	PA-16
Enmedio	30T	353528	4733246	1160	Semipermanente	74	2,9	PA-15
Ontanillas	30T	385559	4680192	783	Permanente	36	1,4	PA-22
Pradales	30T	355957	4730100	1135	Semipermanente	69	7,6	PA-17
Ribas	30T	374300	4669800	780	Permanente	156	8,2	PA-9

Tabla 3. Características geográficas, morfológicas y persistencia de las lagunas estudiadas.

Lagunas	Huso	UTM N	UTM W	Altitud	Persistencia	Profundidad media (cm)	Área (Has)	Código C y L
SALAMANCA								
Arcedianos	30T	285979	4553867	790	Semipermanente	139	0,2	-
Bardal	29t	742446	4503933	865	Semipermanente	118	2,8	-
Boada	29T	726124	4520522	780	Permanente	42	4,5	SA-1
Cabeza de Diego Gómez	29T	747779	4533469	770	Semipermanente	78	1	-
Campanero	29T	709319	4510272	760	Permanente	101	3,4	-
Cansinos	30T	284564	4552468	780	Semipermanente	185	0,7	-
Cervera	29T	731153	4503611	700	Permanente	32	7,7	SA-5
El Cristo	29T	733122	4507262	760	Permanente	114	23	SA-2
San Marcos	29T	746882	4487690	895	Permanente	99	6	-
Zarza	29T	725206	4525155	850	Permanente	163	12,8	SA-4
SEGOVIA								
Muña	30T	416224	4571575	910	Semipermanente	57	6,1	SG-14
Navahornos	30T	416656	4571168	910	Semipermanente	55	8,9	SG-15
Navalayegua	30T	417009	4568171	930	Semipermanente	60	9,9	SG-21
Navas de Oro	30T	379026	4562622	820	Semipermanente	81	2,3	SG-9
Samboal	30T	380779	4568799	815	Semipermanente	37	0,1	-
Sotillos Bajeros	30T	417936	4567264	965	Semipermanente	83	3,8	SG-25
Tremedosa	30T	418709	4574617	940	Semipermanente	75	0,3	SG-32
Zorreras	30T	420264	4572941	950	Semipermanente	24	0,3	SG-29
SORIA								
Borobia	30T	588141	4612870	1185	Semipermanente	100	11,8	SO-6
Ciria	30T	587611	4612053	1165	Semipermanente	23	9	-
Dehesa	30T	545605	4610267	1125	Permanente	79	2,5	SO-11
Judes	30T	565445	4552444	1230	Permanente	635	5,5	SO-31
Llanos de la Herrada	30T	552588	4614975	1030	Semipermanente	106	22	SO-9
Villaciervitos	30T	529699	4622639	1220	Permanente	139	0,4	SO-29
VALLADOLID								
Berrueces	30T	325794	4647039	778	Semipermanente	31	1,1	
ZAMORA								
Almaraz	30T	256132	4598964	825	Semipermanente	139	0,2	-

Tabla 3. Continuación.

Hacia el extremo contrario de la cuenca del Duero, situadas en la zona oriental de Soria se desarrollan Ciria y Borobia, destacando dentro del paisaje soriano. Más hacia el sur de la cuenca del Duero, entre las provincias de Valladolid, Salamanca, Ávila y Segovia, se extiende una gran formación detrítica terciaria sobre la que, en algunas zonas, se superponen gravas, rañas y arenas cuaternarias. Toda esta gran unidad alberga un elevado número de humedales que conforman un mosaico de situaciones diferentes en cuanto a su funcionamiento. Dentro de este grupo se encuentran las lagunas de Cantalejo (Segovia): Navalayegua, Sotillos Bajeros y Navahornos; Flores de Ávila y Constanzana.

La mayor parte de las lagunas de este estudio están incluidas en el catálogo de zonas húmedas de Castilla y León, y son, principalmente, lagunas con escasa profundidad y reducida superficie. Los valores de profundidad oscilaron entre los 0,23 m medidos en Ciria y los 6,35 m de Judes, pero a excepción de esta laguna, la mayoría (34) estuvieron por debajo de 1 metro de profundidad (Tabla 3). La superficie media tampoco es muy extensa, de las 46 lagunas, 42 no superan las 10 Ha de superficie y El Cristo y Llanos de la Herrada son las de mayor tamaño con más de 20 Ha (Tabla 3).

En la tabla 4 se recogen el resto de variables físico-químicas medidas en las 46 lagunas estudiadas y los valores medios de cada variable en el conjunto de lagunas.

El valor medio del pH fue de 8,85, lo que indica que de forma general los sistemas estudiados tenían un carácter básico. El pH más bajo, 6.65, se registró en la laguna de Pradales, mientras que la laguna más básica fue Boada con un pH de 10,5 (Tabla 4). La temperatura fluctuó entre los 13 y los 28,5 ºC medidos en Diel y San Marcos respectivamente. El valor anormal de temperatura de 13ºC registrado en Diel es debido a la entrada/salida de agua que sufre esta laguna periódicamente, desde un canal de riego cercano, lo que hace descender la temperatura del agua de forma considerable.

	SRP (µg/L)	PT (µg/L)	Nitrato (mg/L)	NT (mg/L)	Amonio (µg/L)	Chla (µg/L)	pH	Tª (ªC)	Conduct. (µS/cm)	Turbidez (U. T.N)	Oxígeno (mg/L)
Almaraz	4,74	123,52	0,05	1,42	9,81	10,31	8,59	20,9	674	27,80	4,82
Antimio	5,31	75,59	0,00	2,66	41,99	11,85	7,80	18,7	311	5,86	2,35
Arcedianos	18,70	81,84	0,06	1,28	37,75	6,62	8,56	22,8	524	6,91	9,44
Bardal	3,11	102,07	0,05	1,06	13,26	33,18	8,12	22,1	212	12,00	6,94
Berrueces	8,20	111,13	0,01	0,92	0,00	11,90	8,44	23,2	735	3,30	3,81
Besana	14,52	89,88	0,07	1,72	16,65	19,60	7,48	21,3	185	7,15	2,15
Boada	239,89	989,24	0,03	3,91	0,00	212,70	10,24	22,5	221	57,20	10,20
Borobia	61,85	109,09	0,00	1,42	3,98	2,42	8,35	20	155,5	14,80	8,47
C.D.G	26,89	528,90	0,08	2,58	9,66	67,70	7,17	20,1	50,9	37,60	3,40
Campanero	10,26	61,22	0,03	0,90	0,00	3,52	7,45	21	74	6,80	6,10
Campillo	2,33	59,62	0,01	1,14	0,00	13,20	6,95	21,5	68,5	7,40	5,55
Cansinos	48,71	180,90	0,05	0,00	31,59	18,40	9,67	19,8	1053	13,60	5,65
Cervera	35,61	227,78	0,02	3,14	0,00	48,70	8,12	24,5	253	22,10	8,20
Chozas	3,58	165,35	0,11	1,97	35,81	50,93	9,26	23,6	46,3	33,40	5,20
Ciria	35,74	167,20	0,05	1,55	34,85	1,90	9,91	25,5	153,8	18,40	160,60
Constanzana	1928,28	2438,60	0,05	0,13	56,83	7,85	8,40	23,2	205	10,50	7,37
Cristo	2,98	73,94	0,05	1,60	1,99	8,38	9,46	21,8	175	5,53	5,49
Dehesa	3,63	154,97	0,05	2,34	0,00	10,76	9,51	27,5	124,4	17,80	6,91
Diel	10,20	10,24	0,26	0,87	4,04	0,24	7,09	13	117,2	1,20	9,16
En medio	2,42	53,85	0,31	1,74	0,00	21,37	7,60	17,1	21,9	4,70	2,90
Flores de Avila	88,82	1860,8	0,05	0,74	59,84	362,71	10,30	21,5	557	83,30	13,26
Judes	6,69	19,58	0,02	0,24	0,00	2,30	8,87	22,9	239	1,82	11,42
LLanos	2,1	56,47	0,01	1,36	1,10	9,96	7,96	21,7	61,5	2,99	7,54

Tabla 4. Variables físico-químicas de las lagunas estudiadas.

	SRP (µg/L)	PT (µg/L)	Nitrato (mg/L)	NT (mg/L)	Amonio (µg/L)	Chla (µg/L)	pH	Tª (ºC)	Conduct. (µS/cm)	Turbidez (U.T.N)	Oxi. (mg/L)
Muña	129,44	1029,50	0,05	5,21	0,00	171,41	7,94	22,6	700,0	16	3,24
Navahornos	539,86	1004,75	0,05	2,33	30,20	19,83	9,62	23,8	146,6	8,76	11,6
Navalayegua	734,80	1222,60	0,04	1,46	49,02	8,05	9,83	25,7	102,7	22,4	4,87
Navas	1025,60	1352,70	0,05	0,45	118,28	7,09	9,55	24	1068,0	6,46	4,88
Ontanillas	16,45	84,45	0,07	0,61	5,60	13,66	7,36	19,8	613,0	10,2	4,4
Pradales	0,85	35,06	0,01	1,20	0,00	65,50	6,65	24	112,9	1,83	5,02
Rebollar	54,81	145,99	0,05	1,44	4,40	5,04	7,00	21,7	45,0	4,62	3,4
Redos	4,77	101,98	0,11	0,84	25,65	17,95	9,20	19,3	107,5	6,52	77,5
Rey	6,18	61,30	0,15	1,93	58,94	16,70	7,12	22,2	74,0	4,9	2,79
Ribas	6,56	85,71	0,01	1,14	18,83	18,52	8,67	26,3	5,5	9,58	6,75
Samboal	1038,80	1428,40	0,05	1,87	52,47	20,09	9,20	27	358,0	22,8	8,27
San Marcos	10,54	74,86	0,04	1,39	0,00	22,09	7,27	28,5	30,3	3,1	9,27
Sentiz	5,17	56,69	0,01	1,21	15,94	15,23	7,95	18,1	308,0	7,58	4,61
Sotillos Bajeros	11023,60	12795,40	0,08	0,27	0,00	6,39	8,21	26,1	153,2	10,7	4,6
Tremedosa	16,62	975,18	0,04	2,24	0,00	126,47	9,20	27,8	225,0	44,3	5,84
Valdemorgate	14,70	113,74	0,00	1,48	8,09	7,81	7,72	22,3	463,0	7,6	3,75
Velaza	7,02	51,80	0,06	1,86	39,55	1,42	7,32	25,1	5,7	5,24	5,05
Villaciervitos	197,79	426,68	0,05	1,12	19,12	6,57	9,95	23,6	177,3	5,83	8,14
Villadangos	172,87	320,06	0,12	4,57	1521,10	10,28	7,36	26,7	245,0	37,7	2,85
Villarrubia	8,90	41,13	0,05	1,21	66,42	0,00	8,28	25,6	169,5	1,4	11,15
Zarza	2,89	77,99	0,06	1,54	23,93	16,66	8,27	22	355,0	6,61	82,1
Zorrera	26,21	315,90	0,07	2,79	0,00	84,21	7,76	22,7	157,5	8,3	10,3
Zuares	60,31	311,04	0,97	1,26	13,14	70,07	8,42	26,7	125,5	9,96	7,95

Tabla 4. Continuación.

La conductividad osciló entre los 5,5 y los 1068 μS/cm. Se trata de valores bastante extremos, ya que la mayor parte de las lagunas se encuentran en un rango comprendido entre los 20 y los 800 μS/cm. Únicamente Navas de Oro y Cansinos presentaron una conductividad superior a los 1000 μS/cm (Tabla 4). Probablemente estos últimos valores se deban al impacto agrícola de la zona próxima a ellas.

De acuerdo con la clasificación de la OECD (1982), las lagunas con concentraciones de fósforo total por debajo de 4 μg/L son lagunas ultraoligotróficas, lagunas con niveles entre 4 y 10 μg/L son oligotróficas; mesotróficas, las que presentan concentraciones de fósforo entre los 10 y los 35 μg/l; eutróficas aquellas con valores de fósforo entre los 35 y los 100 μg/L; e hipertróficas los sistemas acuáticos con concentraciones superiores a 100 μg/L. En base a esta clasificación, ninguna de las lagunas estudiadas se pueden clasificar de ultraoligotrófica u oligotrófica, sólo el 7 % son lagunas mesotróficas (Diel, Judes y Pradales), el 35% son eutróficas y la gran mayoría, el 58% son hipereutróficas (Figura 6).

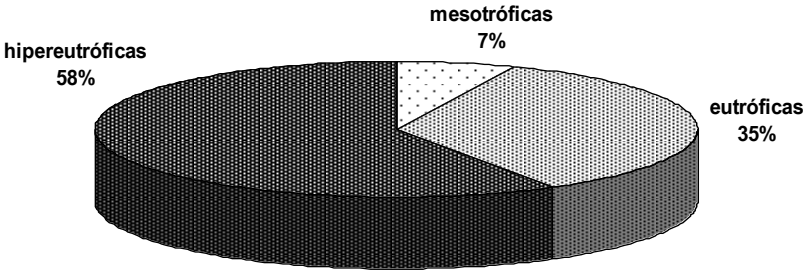


Figura 6. Clasificación y porcentajes de las lagunas estudiadas en base a los niveles de PT establecidos por la OECD.

La OECD también propone una clasificación de las lagunas en función de sus niveles de clorofila *a*. De acuerdo con ella, las lagunas cuyos niveles de clorofila *a* están por debajo de 1 μg/L son lagunas ultraoligotróficas, con valores entre 1 y 2,5 μg/L son oligomesotróficas, entre 2,5 y 8 μg/L mesotróficas, eutróficas cuando sus niveles de clorofila *a* se encuentran entre 8 y 25 μg/L e hipereutróficas cuando superan los 25 μg/L. De acuerdo a esta clasificación, en este estudio no existió ninguna laguna ultraoligotrófica.

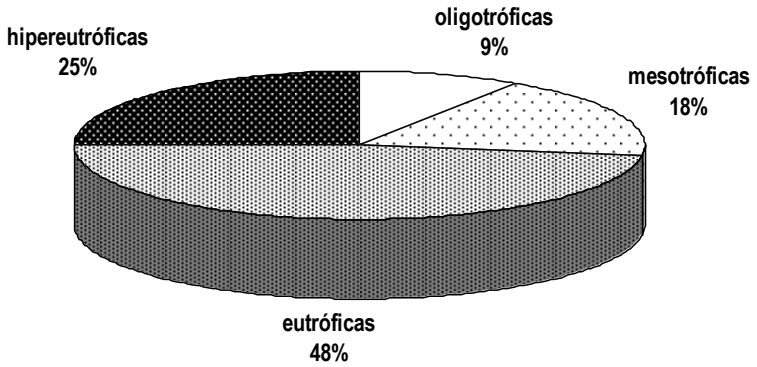


Figura 7. Clasificación y porcentajes de las lagunas estudiadas en base a los niveles de Clorofila a establecidos por la OECD.

El 9 % de las lagunas son oligotróficas, el 18 % son mesotróficas con niveles de clorofila *a* comprendidos entre 2,5 y 8 mg/l; el 48% son clasificadas como eutróficas (8-25 mg/l) y el 25 % de las lagunas se consideran hipereutróficas (>75 μg/l de clorofila *a*). Entre estas últimas se encontró Flores de Ávila con un valor de clorofila *a* muy superior al resto, 365 μg/l (Figura 7).

Respecto a las características biológicas de las lagunas, en la tabla 5 se hace referencia a tres grupos: peces, vegetación y zooplancton. No todas las lagunas presentaron peces en sus aguas y aquellas en las que sí se observaron ejemplares, su comunidad estaba formada generalmente por una o 2 especies siendo Ribas la que presentó mayor riqueza con 4 especies (Tabla 5). *Tinca tinca* fue la especie más frecuente y *Squalius carolitertii, Micropterus salmoides* y *Cyprinus carpio* sólo aparecieron en una laguna (Ribas, Antimio y Flores de Ávila respectivamente).

En cuanto a la vegetación se han citado en la tabla 5 las especies más abundantes o características de cada laguna. En La Zarza, Zorrera, Sentiz y Ribas la comunidad de macrófitos es especialmente abundante y rica mientras que Flores de Ávila carece de vegetación. *Myriophyllum*, *Ceratophyllum* y *Chara* son los géneros más frecuentes entre la vegetación de las lagunas mientras que especies como *Phragmites australis, Zanichellia pedunculata* y *Drepanocladus aduncus* son características de una sola laguna: Ribas, Besana y Berrueces respectivamente.

Las especies de zooplancton que se indican en la tabla 5 son las más frecuentes que aparecen en el agua de las 46 lagunas.

	Peces	Vegetación	Zooplancton
Almaraz	*Tinca tinca*	*Ranunculus trichophyllus, Potamogeton trichoides,Chara fragilis, Eleocharis palustris*	*Termocyclops sp., Ceriodaphnia quadrangula, Brachionus angularis, Keratella cochlearis*
Antimio	*Micropterus salmoides*	*Myriophyllum alterniflorum,Chara fragilis,Polygonum amphibium,Potamogeton trichoides*	*Eucyclops serrulatus, Termocyclops sp., Ceriodaphnia quadrangular, Diaphanosoma brachyurum*
Arcedianos	-	*Potamogeton trichoides, Eleocharis palustris, Myriophyllum spicatum, Chara vulgaris*	*Termocyclops sp.,Ceriodaphnia quadrangula, Simocephalus vetulus, Colurella adriatica*
Bardal	*Tinca tinca*	*Juncus conglomeratus*	*Arctodiaptomus sp., Bosmina longirostris, Macrothix hirsuticornis*
Berrueces	*Tinca tinca*	*Ranunculus peltatus, Myriophyllum spicatum, Scirpus lacustris, Zanichellia pedunculata*	*Termocyclops dybowskii, Bosmina longirostris, Daphnia rosea, Proales theodora*
Besana	-	*Hippuris vulgaris, Polygonum amphibium, Potamogeton pectinatus, Drepanocladus aduncus*	*'Termocyclops sp., Daphnia longispina, D.pulicaria, Lecane bulla*
Boada	*Tinca tinca*	*Eleocharis palustris, Littorella uniflora, Myriophyllum alterniflorum, Potamogeton trichoides*	
Borobia	-	*Polygonum amphibium, Nitella flexilis, Potamogeton gramineus,Chara connivens*	*Neolovenula allaudi, Daphnia pulicaria, Anuraeopsis fissa, Keratella quadrata*
Cabeza Diego Gómez	-	*Antinoria agrostidea, Myriophyllum alterniflorum, Potamogeton trichoides, Ranunculus peltatus*	*Termocyclops sp., Polyarthra dolichoptera-vulgaris, Keratella quadrata*
Campanero	*Tinca tinca*	*Antinoria agrostidea, Eleocharis palustris, Chara connivens, Myriophyllum alterniflorum*	*Alona guttata, Ascomorpha sp., Keratella quadrata, Proales sp.*
Campillo	*Tinca tinca*	*Myriophyllum alterniflorum, Nitella translucens, Potamogeton natans, Utricularia australis*	*Termocyclops sp., Moina rosea, Lecane bulla, Hexarthra mira*
Cansinos	*Tinca tinca*	*Eleocharis palustris, Myriophyllum spicatum, Potamogeton sp.*	*Acanthocyclops sp., Brachionus quadridentatus, Filinia cornuta*

Tabla 5. Principales variables biológicas de las lagunas estudiadas.

	Peces	Vegetación
Navahornos	-	*Chara connivens, Ceratophyllum subm sp., Polygonum amphibium*
Navalayegua	-	*Chara connivens, Potamogeton pectina Ceratophyllum submersum, Eleocharis*
Navas de Oro	-	*Ceratophyllum sp.*
Ontanillas	-	*Hippuris vulgaris, Utricularia australis, maritimus y Scirpus lacustris*
Pradales	-	*Potamogeton natans, Utricularia austra Potamogeton trichoides, Myriophyllum*
El Rebollar	-	*Scirpus sp., Myriophyllum spicatum, Po trichoides*
Redos	*Chondrostoma arcasii*	*Potamogeton trichoides, Ceratophyllur Myriophyllum alterniflorum, Isoetes sp.*
Rey	*Gambusia holbrooki*	*Polygonum amphibium, Nitella translu sp, Scirpus lacustris*
Ribas	*Tinca tinca, Chondrostoma arcasii, Gobio gobio,Squalius carolitertii*	*Myriophyllum spicatum, Polygonum am Ceratophyllum demersum, Prhagmites*
Samboal	*Tinca tinca*	*Ceratophyllum submersum, Potamoge*
San Marcos	*Tinca tinca*	*Nitella translucens, Potamogeton natar palustris, Antinoria agrostidea*
Sentiz	*Tinca tinca, Chondrostoma arcasii*	*Ceratophyllum demersum, Myriophyllu Potamogeton trichoides, Polygonum ar*

Tabla 5. Continuación.

	Peces	Vegetación	Zooplancton
SANC	-	*Myriophyllum alterniflorum, Antinoria agrostidea, Nitella translucens, Potamogeton natans*	*Polyarthra dolichoptera-vulgaris, Hexarthra mira, Synchaeta sp.,*
		sp.	*Cyclops spp., Bosmina longirostris, Diaphanosoma brachyurum*
		us lacustris, Polygonum ton gramineus	*Neolovenula alaudi, Chydorus sphaericus, Keratella quadrata, Lecane hammata*
		hara connivens	*Macrothix hirsuticornis, Keratella quadrata, Filinia longiseta, Lecane bulla*
		um, Potamogeton trichoides, um,Littorella uniflora	*Megacyclops sp., Keratella quadrata, Trichocerca spp., Testudinella patina*
		um, Eleocharis sp., s, Antinoria agrostidea	*Acanthocyclops sp., Simocephalus expinosus, Lecane closterocerca, Lepadella patella*
		um, Potamogeton natans, s, Nitella translucens	*Diaphanosoma brachyurum, Ceriodaphnia reticulata, Lecane bulla*
		-	*Arctodiaptomus sp., Cyclops vicinus*
		s, Chara vulgaris, Littorella	*Termocyclops sp., Daphnia longispina, Simocephalus expinosus,Aspchnina siebold,*
		s,Utricularia australis, um, Chara aspera	*Arctodiaptomus sp., Acropeus harpae, Daphnia longispina, Anuraeopsis fissa*
		sum, Potamogeton trichoides,	*Megacyclops sp., Ceriodaphnia reticulata, Anuraeopsis fissa, Lepadella rhombica*

Tabla 5. Continuación.

	Vegetación	Zooplancton
	Chara connivens	*Neolovenula allaudi, Daphnia pulicaria, Polyarthra dolichoptera-vulgaris*
	Ceratophyllum sp., Potamogeton trichoides, Scirpus sp.	*Termocyclops sp., Macrocyclops sp., Chydorus sphaericus, Bdelloidea*
asii	*Myriophyllum sp., Polygonum amphibium, Potamogeton trichoides*	*Termocyclops sp., Simocephalus vetulus, Bdelloidea spp.*
	Chara sp., Eleocharis sp.	*Diaphanosoma brachyurum, Daphnia pulicaria, Cephalodella sp., Trichocerca spp.*
	Potamogeton trichoides, Chara fragilis, Ranunculus peltatus, Eleocharis palustris	*Termocyclops sp., Chydorus sphaericus, Simocephalus vetulus, Lecane closterocerca*
ki	*Ceratophyllum demersum, Lemna minor, Salix sp.*	*Daphnia pulicaria, Anuraeopsis fissa, Brachionus calyciflorus*
	Myriophyllum sp., Potamogeton trichoides, Typha sp., Scirpus sp.	*Termocyclops dybowskii, Alona guttata, Encentrum sp., Polyarthra dolichoptera*
	Potamogeton crispus, Myriophyllum alterniflorum, Ceratophyllum demersum, Eleocharis palustris	*Arctodiaptomus sp., Alona sp.,Asphnchna sieboldi, Anuraeopsis fissa*
	Chara fragilis, Ceratophyllum submersum, Polygonum amphibium, Eleocharis palustris	*Termocyclops sp., Daphnia longiespina, Anuraeopsis fissa, Brachionus angularis*
		Termocyclops sp., Daphnia magna, Hexarthra mira, Keratella quadrata

Tabla 5. Continuación.

SELECCIÓN DE LAS LAGUNAS

Previo a los muestreos se efectuó una preselección de las lagunas a partir de la base de datos proporcionada por el Ministerio de Obras Públicas (DGOH 1991), los datos recogidos en los "Catálogos de Zonas Húmedas de Castilla y León" (Decreto 194/1994 BOCyL, 31 Agosto 1994; Decreto 125/2001 BOCyL, 25 Abril 2001) y otras fuentes bibliográficas como el "Catálogo Limnológico de las Zonas Esteparias de la Cuenca del Duero" (Alonso & Comelles, 1987) o los estudios sobre vegetación macrofítica y variables físico-químicas de la meseta y páramo leonés (Fernández-Aláez, 1984) y de las lagunas del canal de Castilla (Santiago- Ibarlucea, 2002).

En una primera fase se optó por eliminar todos los ecosistemas clasificados como temporales. Posteriormente se llevó a cabo un premuestreo para el reconocimiento del estado de las lagunas y su entorno. Se estudiaron 136 lagunas en las que se tomaron muestras de agua para el análisis de nutrientes totales (fósforo y nitrógeno) y se midieron conductividad, pH, oxígeno, disco de Secchi y temperatura. La selección de las lagunas se hizo en función de los siguientes criterios:

- Con el fin de eliminar el efecto de la temporalidad se eligieron lagunas que eran permanentes o permanentes fluctuantes. Como el premuestreo se llevó a cabo en los meses de mayo y junio (muchos de los sistemas mantienen agua aunque pueden llegar a secarse en verano) la información sobre la temporalidad de las lagunas se obtuvo a partir de los catálogos o mediante entrevistas con los lugareños.
- Las lagunas debían presentar valores de conductividad menores de 1500 μS/cm, de tal forma que se pudiera asegurar de que se trataba de sistemas de agua dulce con un rango de valores de conductividad no demasiado amplios.
- Las lagunas seleccionadas debían quedar ampliamente distribuidas por la comunidad de Castilla y León.

En el caso de las lagunas que se incluyen en el estudio del sedimento profundo se tuvieron en cuenta diversos factores:

- Debían ser permanentes
- Su cuenca no debería estar alterada por sobrexcavado o su sedimento removido.
- Al menos una de ellas debería estar bien conservada, sin fuertes alteraciones o impactos. Es el caso de Enmedio.
- Debíamos disponer de datos históricos de, al menos, una de ellas, con el fin de poder cotejar nuestros resultados. Es el caso de Sentiz.

En base a estos criterios se seleccionaron 46 lagunas para el sedimento superficial y dos para el sedimento profundo. Todas ellas se encuadran dentro del mismo ecotipo atendiendo a las clasificaciones de ECOFRAME (Moss *et al*. 2003) y CEDEX (2005). De acuerdo con el enfoque de ECOFRAME, todas las lagunas incluidas en nuestro estudio pertenecerían al ecotipo 15: lagos pequeños en zonas cálidas, sobre sustrato rocoso y con conductividades comprendidas entre 100 y 800 μS/cm. A pesar de que varias lagunas estudiadas poseen conductividades superiores a 800 μS/cm, no se cree que este aumento sea debido a un aporte natural de aguas salinas o acuíferos regionales como establece Moss *et al*. (2003) sino a un efecto de la degradación humana a través del incremento de sales disueltas y nutrientes procedentes de los terrenos circundantes.

Según CEDEX (2005), las lagunas estudiadas encajarían dentro de los sistemas localizados en zonas secas en cuencas de sedimentación, de origen no cárstico, permanentes, someras (profundidad menor de 3m) y no salinas.

BIBLIOGRAFÍA

Alonso, M. & Comelles, M. 1987. Catálogo limnológico de las zonas húmedas esteparias de la Cuenca del Duero. 452 pp.

Confederación Hidrográfica del Duero. 2006. Plan especial de actuación en situaciones de alerta y eventual sequía. Capítulo 2: rasgos característicos de la cuenca del Duero y elementos para el diagnóstico ambiental. Ministerio de Medio Ambiente. Valladolid, 2006. 54 pp.

BOCYL. Decreto 194/1994, de 25 de agosto, por el que se aprueba el Catálogo de Zonas Húmedas y se establece su régimen de protección.

BOCYL. Decreto 125/2001, de 19 de abril, por el que se modifica el Decreto 194/1994, de 25 de agosto, y se aprueba la ampliación del Catálogo de Zonas Húmedas de Interés Especial.

CEDEX. 2005. Caracterización de los tipos de ríos y lagos.V. 3.0. Centro de Estudios Hidrográficos del CEDEX. Madrid.

DGOH. 1991. Estudio de las Zonas Húmedas Continentales de España. Inventario, tipificación, relación con el régimen hídrico general y medidas de protección. INITEC. Dirección General de Obras Hidráulicas, Ministerio de Obras Públicas y Transportes. Madrid.

Fernández Aláez, M. 1984. Distribución de la vegetación macrófita y evaluación de factores ecológicos en sistemas leníticos de la provincia de León. Tesis Doctoral, Universidad de León, León, España. 614 pp.

Fernández Aláez, C., Fernández Aláez, M., Trigal Domínguez, C. & Luis Santos, B. 2006. Hydrochemistry of northwest Spain ponds and its relationships to groundwaters. Limnetica, 25: 433-452.

García Rodríguez, M. P. 1993. Distribución de suelos en la Cuenca del Duero: relación con otros factores ambientales. Anales de Geografía de la Universidad Complutense, 13: 155-168. Madrid.

Moss, B. D. S., Álvarez, C., Bécares, E., Van de Bund, W. J., Collings, S. E., Van Donk, E., De Eyto, E., Feldmann, T., Fernández-Aláez, C., Fernández-Aláez, M., Franken, R. J. M., García-Criado, F., Gross, E. M., Gyllström, M., Hansson, L. A., Irvine, K., Järvalt, A., Jensen,J. P., Jeppesen, E.,

Kairesalo, T., Kornijow, R., Krause, T., Künnap, H., Laas, A., Lill, E., Lorens, B., Luup, H., Miracle, M. R., Noges, P., Noges,T., Nykänene, M., Ott, I., Peczula, W., Peeters, E. T. H. M., Phillips, G., Romo, S., Rusell, V., Salojoe, J., Scheffer, M., Siewertsen, K., Smal, H., Tesch, C., Timm, H., Tuvikene, L., Tonno, I., Virro, T., Vicente, E. & Wilson, D. 2003. The determination of ecological status in shallow lakes-a tested system (ECOFRAME) for implementation of the EuropeanWater Framework Directive. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 13: 507-549.

OECD (Organization for Economic Cooperation and Development). 1982. Eutrophication of waters: monitoring, assessment and control. Organisation for Economic and Cooperative Develpoment, Paris, France. 154 pp.

Ramirez Estévez, G. 1995. Atlas del territorio de Castilla y León. José Mauro Reguera de Castro. Valladolid: Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio. ISBN: 84-7846-523-5.

Rivas Martínez, S. 1987. Memoria del mapa de series de vegetación de España, ICONA, Publicado por el Ministerio de Agricultura. Madrid. 268 pp.

Santamaría, J. M. 1987. Los bosques de Castilla y León. Ediciones Ambito, Valladolid. ISBN: 84-86047-88-9.

Santiago Ibarlucea, N. F. 2002. Estudio de la vegetación macrófita y de factores físico-químicos del agua en las lagunas marginales del Canal de Castilla (Palencia). Tesis Doctoral. Universidad de Valladolid.

Muestreo de la laguna Sentiz (León)

CAPÍTULO 3. MATERIAL Y MÉTODOS

ÍNDICE

MUESTREO **51**
AGUA 51
SEDIMENTO 51
Sedimento superficial 51
Sedimento profundo 51
PARÁMETROS BIOLÓGICOS **55**
Vegetación macrófita 55
PVI (Percentage Volume Infested) 55
Metazooplancton 55
Peces 56
DETERMINACIÓN ANALÍTICA **56**
Agua 56
Sedimento 57
Cladóceros 57
Macrófitos 58
SEDIMENTO PROFUNDO **59**
Contenido de agua y Materia orgánica 59
Datación 59
TRATAMIENTO DE DATOS **62**
Diversidad: índice de shannon 62
Test de wilcoxon: 62
Análisis de regresión 63
Análisis de correspondencias canónicas 63
Funciones de transferencia 63
Box plot 64
Anova 65
Análisis cluster 65
BIBLIOGRAFÍA **65**

MUESTREO

El muestreo de las 46 lagunas estudiadas se realizó en tres campañas durante los meses de junio, julio y agosto de 2003, 2004 y 2005. En dichas campañas se tomaron muestras de agua y sedimento, además de efectuarse medidas de diferentes características físico-químicas en el agua.

AGUA

En cada laguna se realizaron transectos desde la orilla hasta el centro de la laguna, tomando muestras aleatoriamente en zonas desprovistas de vegetación mediante un muestreador tipo corer de 6 cm de diámetro y un metro de longitud. Estas muestras se integraron en una muestra final de aproximadamente 15 litros de agua para la determinación posterior en el laboratorio de nutrientes totales (nitrógeno y fósforo) y disueltos (nitrato, amonio y ortofosfato) y clorofila *a*. Las muestras para nutrientes se fijaron con 0,5 ml de $HgCl_2$ y se almacenaron en frascos de color topacio de 250 ml a 4º C hasta su posterior procesamiento en el laboratorio.

Para el análisis de clorofila *a*, se tomaron en un bote de estrella 2 litros de la muestra integrada. El bote debía estar completamente lleno para evitar la entrada del aire. En este caso no fue necesaria la fijación de la muestra. Se congeló a -20 ºC hasta que se analizó.

Se midieron *in situ* la temperatura (ºC), conductividad ($\mu S\ cm^{-1}$), pH, porcentaje de saturación de oxígeno ($mg\ l^{-1}$) usando sondas apropiadas (WTW) y para la turbidez se utilizó un turbidímetro portátil (HACH).

Para medir la profundidad de penetración de la luz en el agua se usó un Disco de Sechhi. Se trata de un disco de 20 cm de diámetro en el que aparecen los cuadrantes pintados de negro y blanco de forma alternante. Una vez sumergido en el agua se anota la profundidad en la cual el disco se deja de ver (cm).

SEDIMENTO

Sedimento superficial

Mediante un corer de metacrilato de 6 cm de diámetro se recogieron en cada laguna tres muestras de sedimento hasta una profundidad aproximada de 5 cm .A partir de dichas muestras se formó una muestra integrada para cada laguna. Las muestras se almacenaron y se mantuvieron refrigeradas a 4 ºC hasta el momento de su determinación.

Sedimento profundo

Los muestreos de sedimento profundo se efectuaron en julio de 2006 con la ayuda del Doctor Ramil-Rego del departamento de Biología vegetal de la Universidad de Santiago de Compostela.

Debido a la gran compactación del terreno, la recogida del perfil de la laguna Sentiz se realizó mediante una sonda de percusión. Se trata de una sonda de carga lateral que penetra gracias a la fuerza ejercida por un martillo neumático que funciona a través de la energía eléctrica suministrada por un generador (Foto 1). Debido al riesgo que supone el muestreo con esta sonda en zonas cubiertas por agua, se decidió llevar a cabo el muestreo en la época más seca y en las zonas donde se hubiera producido una retirada temporal de la lámina de agua.

a

b

c

d

Foto 1 (a,b,c,d). Proceso de recogida de la muestra de sedimento profundo mediante una sonda de percusión en la laguna Sentiz (León).

Una vez extraído el sedimento, se procedió a dividirlo en submuestras de 2 cm y a almacenarlas en bolsas de plástico. Se mantuvieron a 4ºC hasta su posterior análisis en el laboratorio, a excepción del sedimento destinado al análisis del contenido de materia orgánica, que se congeló. En esta laguna se extrajo un único corer de 80 cm de profundidad (Foto 2).

Para la extracción del sedimento profundo en la laguna Enmedio, se empleó una sonda Rusa, cuyo funcionamiento se explica en la figura 8. Esta sonda suele aplicarse para la extracción de sedimento de humedales y lagunas con escasa profundidad como fue el caso de Enmedio.

Se obtuvieron 4 cores, de 36 cm, de 28 cm y dos de 25 cm de profundidad (Foto 3). Cada uno de ellos se empleó en distintos análisis: materia orgánica, restos de macrofósiles, restos de cladóceros y datación. Al igual que sucedió en Sentiz los cores fueron cortados, obteniéndose submuestras de 1 cm que se almacenaron posteriormente a 4ºC. El corer destinado a la determinación de materia orgánica se congeló hasta su posterior análisis en el laboratorio.

Foto 2. Core extraído mediante una sonda de

Foto 3. Uno de los cuatro cores extraídos mediante una sonda Rusa en la laguna

Posición inicial: La sonda se clava en el sedimento con la hoja de acero en contacto con las paredes del corer con el fin de que no se introduzca sedimento mientras la sonda está penetrando.

Empleando la manivela se gira el corer en sentido de las agujas del reloj permitiendo que la afilada hoja de acero corte el sedimento.

Por último, se vuelve a girar el corer, en este caso en sentido contrario a las agujas del reloj, para dejar expuesta la muestra de sedimento

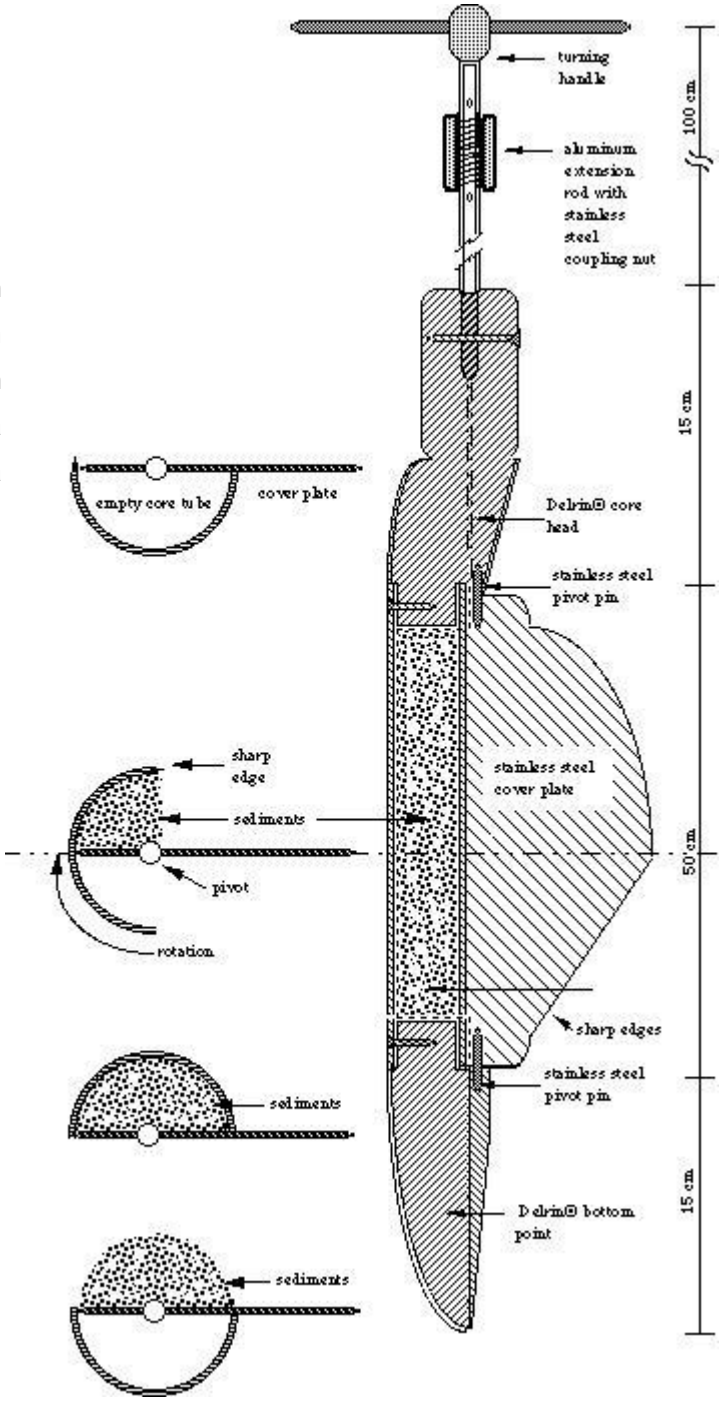


Figura 8. Funcionamiento de la sonda rusa empleada en el muestro de sedimento profundo de la laguna Enmedio .Imagen extraída de www.aquaticresearch.com.

PARÁMETROS BIOLÓGICOS

Vegetación macrófita

El muestreo de la vegetación macrófita se llevó a cabo mediante el empleo de perfiles. Un perfil se define como una línea que va de una orilla a la opuesta y que forma ángulo recto con la línea de mayor longitud de la laguna. En cada perfil se dispusieron unidades de muestreo cuadradas de 0,25 m^2, separadas entre sí 5 m. En cada cuadrado se determinó la composición de especies, con una estimación de los valores de cobertura en porcentajes. Cuando la profundidad y/o el entramado de la vegetación impidieron atravesar la laguna a lo largo de un perfil, se dividió el perfil en dos transectos dispuesto en ambos extremos.

El número de perfiles a realizar en cada laguna se estableció en función del tamaño y del desarrollo de la orilla, este último medido en función de la regularidad del contorno.

PVI (Percentage Volume Infested)

El PVI es una medida del porcentaje de volumen de un lago que contiene vegetación. Para el cálculo del PVI se establecen una serie de transectos equidistantes entre sí y perpendiculares al eje mayor del lago, a lo largo de los cuales, en puntos también equidistantes, se mide la cobertura vegetal, la altura de la vegetación y la profundidad.

El PVI del transecto (PVI_t) se calcula según la fórmula:

$$PVI_t = \frac{\sum (V_i \times H_i)/Z_i}{N}$$

Vi= porcentaje de cobertura de la vegetación en el punto i;

Hi= altura máxima de la vegetación en el punto i

Zi= profundidad máxima de la lámina de agua en el punto i;

N= número total de puntos en el transecto.

El PVI del lago se calcula como la media de pvi obtenido a partir de los diferentes transectos:

$$PVI_{lago} = \sum PVI_t/n$$

donde PVI_t es el PVI de cada transecto y n es el número de transectos.

Metazooplancton

Para la obtención de las muestras de metazooplancton, se filtraron 3 y 7 litros de agua a través de filtros de 25 y 50 μm respectivamente. Previamente a la fijación de las muestras con formol al 4% (concentración final) se narcotizaron los especimenes con agua carbonatada para evitar la contracción y deformación de

los ejemplares por el uso de formol. Las muestras se almacenaron en tubos falcon a temperatura ambiente hasta su posterior determinación.

Peces

El muestreo de peces se llevó a cabo mediante nasas. Se determinó la abundancia de peces por unidad de esfuerzo (CPUE), diferenciando dos clases de tamaños: peces >10 cm y peces < 10 cm, ya que dichas clases delimitan la potencial depredación por el zooplancton. El esfuerzo de muestreo para el cálculo de la abundancia fue 1-2 nasas por noche y laguna.

DETERMINACIÓN ANALÍTICA

AGUA

El **fósforo total** (PT) y el **nitrógeno total** (NT) se determinaron sobre muestras no filtradas. Para la determinación del fósforo total se siguió el método de oxidación ácida con persulfato y medición de ortofosfato mediante el método colorimétrico del ácido ascórbico de Murphy & Riley (1962). Este mismo método se utilizó en la determinación del fósforo reactivo soluble (Tabla 6).

El análisis del nitrógeno total se llevó a cabo mediante oxidación ácida con persulfato y medición de nitrato por el método de reducción con cadmio descrito por Grasshoff *et al*. (1983). En la determinación de **nitrato** se empleó este mismo método.

LUGAR	PARÁMETRO	PROCEDIMENTO
"IN SITU"	Turbidez	Medida electrónica con un turbidímetro portátil (HACH).
	Temperatura	Medida electrónica con sonda
	Oxígeno disuelto	Medida electrónica con oxímetro portátil
	Conductividad	Medida electrónica con conductivímetro portátil
	pH	Mediante electrónica con pHímetro portátil
	Clorofila a del fitoplancton	Filtración con filtros GF/F, extracción con etanol y medida espectofométrica
	Profundidad Disco de Secchi	Disco de 20 cm de diámetro (medida de la profundidad cuando el disco deje de verse)

Tabla 6. Resumen de los protocolos de análisis de variables físicas y químicas.

LUGAR	PARÁMETRO	PROCEDIMIENTO
LABORATORIO	Fósforo total	Oxidación ácida con persulfato y medición de ortofosfato mediante el método colorimétrico del ácido ascórbico (Murphy & Riley, 1962) (Standard Methods APHA, 1989)
	Ortofosfato	Filtración previa a través de filtros de fibra de vidreo Watmann GF/F. Método colorimétrico del ácido ascórbico (Murphy & Riley, 1962) (Standard Methods APHA, 1989)
	Nitrógeno total	Oxidación ácida con persulfato y medición de nitrato mediante el método de reducción con cadmio.
	Nitrato	Reducción del nitrato a nitrito con cadmio y medida de nitrito mediante el método colorimétrico, basado en la reacción de Griess (Standard Methods APHA, 1989)
	Amonio	Reacción del amonio con fenol e hipoclorito en solución alcalina y medida en espectrofotómetro.

Tabla 6. Continuación

El **amonio** ($N\text{-}NH_4^+$) se midió mediante la reacción del amonio con fenol e hipoclorito en solución alcalina (Chaney & Morbach, 1982).

La **clorofila *a*** planctónica (Chl-*a*) se analizó mediante extracción con etanol sobre filtros de fibra de vidrio GF/F Whatman, usando el método de Jeffrey & Humphrey (1975) y Arvola (1981).

SEDIMENTO

Cladóceros

Para la correcta extracción e identificación de los cladóceros del sedimento se hirvieron 10 gramos de muestra en KOH al 10% durante 20 minutos tratados previamente con HCl al 10 % con el objeto de eliminar restos de materia orgánica (Frey, 1986). La muestra se dejó enfriar durante unas horas y a continuación se pasó por dos tamices de luz de malla de 125 y 50 μm respectivamente. Posteriormente se realizó un lavado con agua destilada para evitar el exceso de arena o arcilla que pudiera quedar en la muestra. Por último se tiñó con safranina y se observaron 4 submuestras de 1 ml mediante un microscopio invertido (Figura 9).

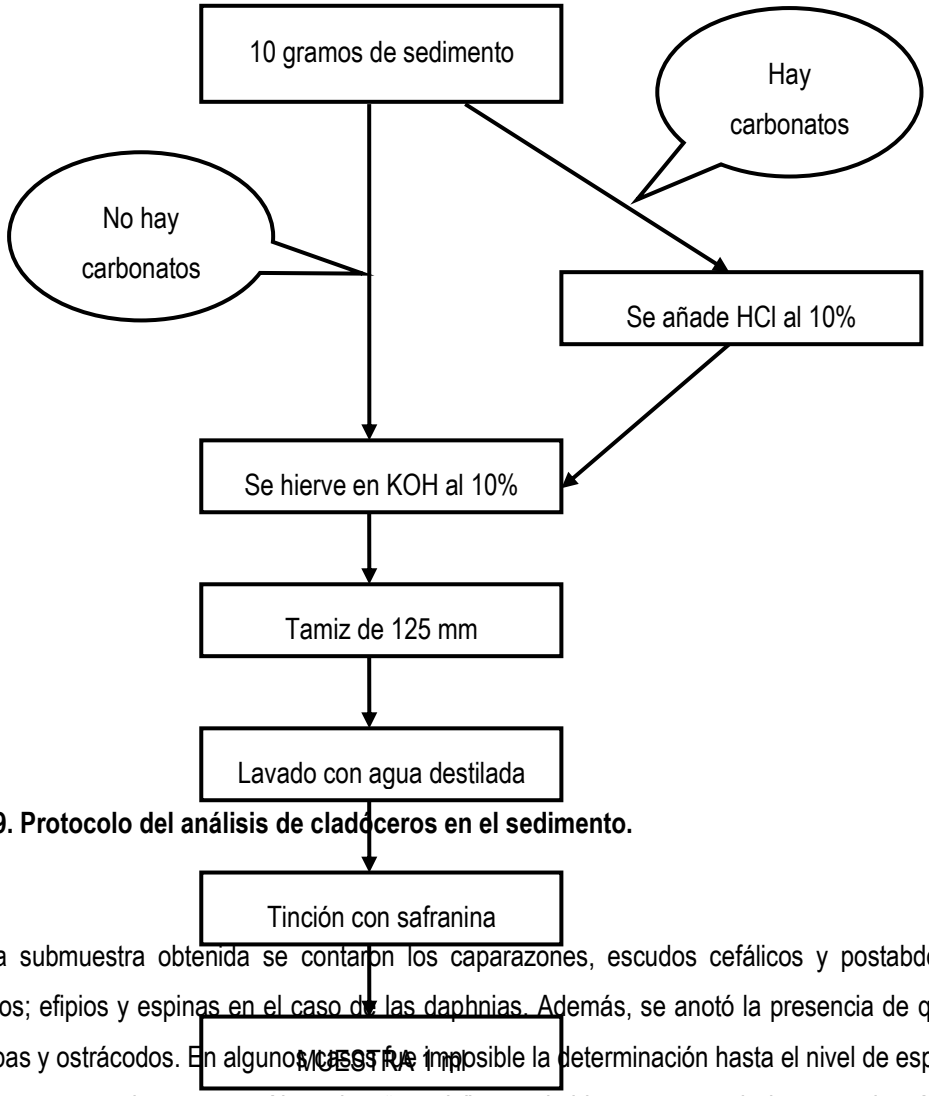


Figura 9. Protocolo del análisis de cladóceros en el sedimento.

En cada submuestra obtenida se contaron los caparazones, escudos cefálicos y postabdomen en los quidóridos; efipios y espinas en el caso de las daphnias. Además, se anotó la presencia de quironómidos, tecamebas y ostrácodos. En algunos casos fue imposible la determinación hasta el nivel de especie. Debido a esto, se crearon dos grupos, *Alona* tipo "grande", constituido por restos de las especies *Alona affinis* y *Alona quadrangularis*, y *Alona* tipo "pequeño" donde se incluye el resto de especies de dicho género que no fueron identificables.

Los restos que dejan las *Daphnias*, efipios y espinas, tampoco permite llegar hasta el nivel de especie, por lo que en alguno casos sólo se llegó a nivel de género. En otras muestras se pudieron establecer dos grupos: grupo *Daphnia pulex* que inculye *D. parvula, D. rosea*, *D. longispina, D.galateata* y *D. cucullata*, y el grupo *Dapnhia longispina* formado por *D. obtusa, D. pulicaria* y *D. curvirostris.*

Para la identificación de restos se emplearon las claves de Frey (1962, 1987) y Alonso (1996).

Macrófitos

Para la determinación de restos de vegetación en el sedimento se empleó el método propuesto por Birks (comunicación personal). Según dicho procedimiento es necesario diluir una cantidad determinada de muestra en agua hasta alcanzar un volumen final de 50 ml. En nuestro caso existió un factor limitante: la

cantidad de sedimento profundo disponible era escasa. Debido a este inconveniente se redujo el volumen final de 50 ml a la mitad, por lo que la cantidad de restos encontrados fue pequeña.

Una vez diluido el sedimento en agua, se lavó la muestra bajo el grifo haciéndola pasar por un tamiz de 125 μm de luz de malla. La muestra, una vez limpia de arena, piedras y/o arcilla, se observó mediante un estereomicroscopio empleando una placa de Petri cuadriculada. Se anotaron la presencia de frutos y semillas de hidrófitos y helófitos, oosporas de carófitos e incluso restos de zooplancton como efipios del género *Daphnia* y tecamebas.

SEDIMENTO PROFUNDO

Contenido de agua y Materia orgánica

Para determinar el contenido de materia orgánica de la muestra calculamos el porcentaje de peso seco y el porcentaje de LOI (*loss of ignition*) siguiendo el protocolo propuesto por Bennion & Appleby (1999). Entendemos por peso seco de la muestra a la cantidad de sedimento que queda una vez que ha perdido su contenido de agua mientras que el cálculo de LOI es un método ampliamente empleado para estimar la cantidad de materia orgánica que contiene una muestra (Santisteban *et al*., 2004).

En un pocillo de porcelana se pesó 1 gramo de sedimento húmedo y homogeneizado (HW). Una vez pesado, se calentó en una estufa a 105 ºC durante al menos 16 horas. Transcurrido ese tiempo, y habiendo esperado que la muestra alcanzara la temperatura ambiente, se anotó el peso resultante (**DW_{105}**). Posteriormente el sedimento se introdujo en una mufla a 550ºC durante 2 horas. Una vez que el sedimento alcanzó la temperatura ambiente se pesó de nuevo (**DW_{550}**). El porcentaje de peso seco y materia orgánica de la muestra se calcularon mediante las siguientes expresiones:

% Peso seco= DW_{105} *100/ HW **% LOI** = [(DW_{105}–DW_{550})/DW_{105}]*100

Datación

Las muestras fueron enviadas al departamento de Ciencias Matemáticas de la Universidad de Liverpool y datadas por el Dr. Applebly.

La técnica más empleada para la datación de registros ambientales tales como sedimentos de lagunas, marinos o turberas con una antigüedad de en torno a 130 años es la utilización del radioisótopo natural

Pb^{210} en combinación con el radioisótopo artificial Cs^{137} (Appleby & Oldfield, 1983, Appleby, 1997; Appleby *et al*., 2001, Luque Marín, 2003).

El Pb^{210} es un isótopo radiactivo natural, con periodo de semidesintegración de 22,3 años, perteneciente a la serie del U^{238} (Soto *et al*, 2000). El método de datación con Pb^{210} fue diseñado por Golberg en 1963 y se fundamenta en el principio de decaimiento reactivo de una serie de isótopos. A partir del isótopo U^{238} se produce una descomposición espontánea de su núcleo, generando sucesivos isótopos con núcleos de menor masa y energía: U^{238}> Th^{230}> Ra^{222}> Ra^{228} >Rn^{222} >Pb^{210}. La actividad radiactiva se mide en becquerelios (Bq) que equivale a una descomposición nuclear por segundo.

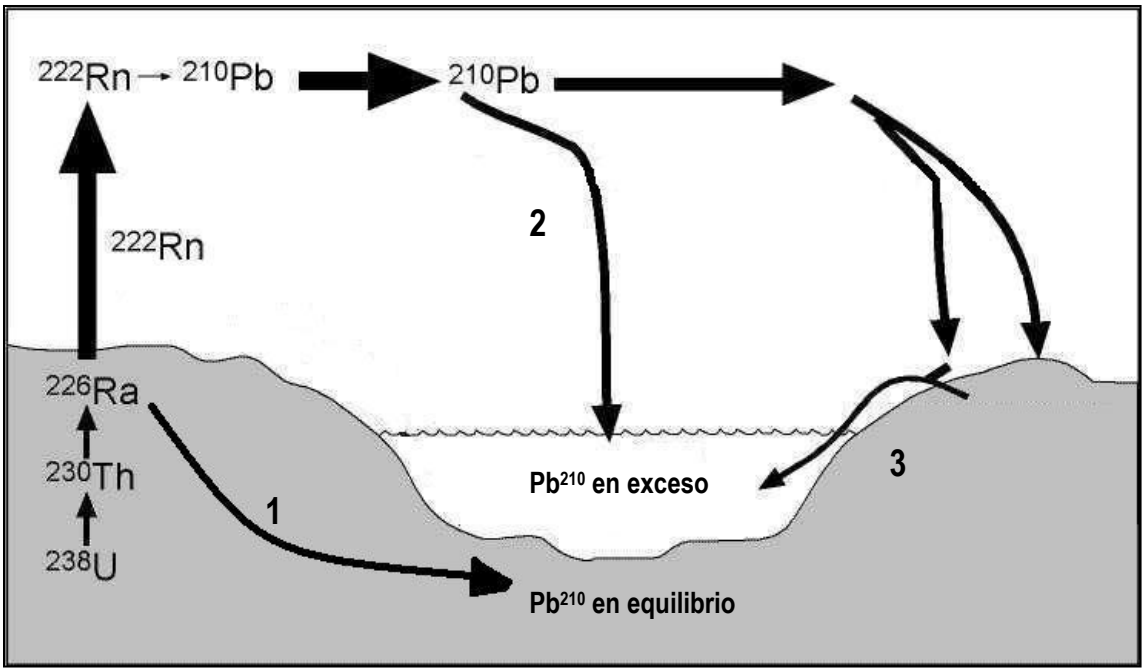


Figura 10. Vías de entrada del Pb^{210} a un lago (Modificación de Oldfield & Appleby, 1984).

Existen dos tipos de Pb^{210}:

Pb^{210} en exceso (*unsupported* Pb^{210}): El gas radón (Rn222) puede escapar de dentro de las rocas y suelos hacia la atmósfera y posteriormente decae con su periodo de semidesintegración de 3,8 días dando lugar a sus descendientes que están continuamente depositándose sobre la superficie de océanos, lagos y suelos. Entre sus descendientes se encuentra el Pb^{210}. Este Pb^{210} no está en equilibrio con el Ra^{226}.

Pb^{210} en equilibrio (*supported* Pb^{210}): Se considera que está en equilibrio con la desintegración del Ra^{226} y se forma del radón que aparece contenido en el interior de las rocas (Figura 10). Su actividad en el sedimento está controlada principalmente por la mineralogía del substrato rocoso (Luque Marín, 2003).

Por tanto, los diversos aportes de Pb^{210} que puede presentan un lago son:

1. Aporte erosivo particulado de Ra^{226}.

2. Aporte atmosférico directo.
3. Aporte atmosférico indirecto, a través de la cuenca de drenaje.
4. A partir del propio radón que existe en el agua.

A partir de la concentración Pb^{210} en exceso en un perfil de sedimento su puede conocer la tasa de sedimentación y datar las diferentes capas del mismo (Soto *et al*., 2000).

La datación se puede realizar mediante dos modelos distintos:

- El modelo CRS: se asume que tanto la tasa de sedimentación como la concentración inicial es variable, mientras que el aporte de Pb^{210} a los sedimentos es constante a lo largo del tiempo.

$t = (1/\lambda)*\ln(A\ (0)/A)$; donde A es el inventario de la actividad del Pb^{210} atmosférico en todo el sedimento por debajo de la muestra a datar; A (0) es el inventario de la actividad en todo el sedimento a datar y λ es la constante de semi-desintegración del Pb^{210} (0,03114 años^{-1}) (Appleby *et al*., 2001).

-El modelo CIC: por el contrario este modelo asume que todas las variables son constantes. Según este modelo todas las muestras de un mismo corer, independientemente de la edad del sedimento, tienen la misma concentración inicial.

$t = (1/\lambda)*\ln(C\ (0)/C)$; donde C es la actividad del Pb^{210} atmosférico en la muestra que se va a datar; C (0) es la actividad en el sedimento superficial y λ es la constante de semi-desintegración del Pb^{210} (0,03114 años^{-1}).

El empleo de Pb^{210} se puede complementar con el uso de Cs^{137}. Se trata de un radionucleido artificial cuya presencia en la atmósfera procede de los ensayos nucleares o su liberación en reactores nucleares (Wise, 1980; Ritchie & Mc Henry, 1990). Está fuertemente unido a las partículas del suelo por lo que tiene restringida su movilidad en procesos químicos y biológicos.

Los ensayos nucleares comenzaron a realizarse a mediados de la década de los 40, y presentan un máximo de actividad nuclear en 1958 y 1963-1964 mientras que los años de menor depósito de Cs^{137} fueron en 1971 y 1974. Posteriormente en 1986 se produjo una nueva liberación de Cs^{137} a la atmósfera como consecuencia del accidente de Chernobyl. El Cs^{137} emite rayos gamma bastante fuertes que son detectables fácilmente en muestras ambientales.

Los picos de máxima actividad de Cs^{137}, en el registro sedimentario, están asociados a estos periodos de la historia de gran introducción de Cs^{137} al sistema natural; su presencia indica una edad posterior a la década de los 40. Su localización en el registro sedimentario permite deducir la tasa de sedimentación existente.

La idoneidad del uso de dichos isótopos se basa en lo siguiente:

- Tienen comportamientos geo-químicos opuestos. Mientras que el Pb^{210} está fuertemente asociado a otras partículas, el Cs^{137} es relativamente más soluble.
- Se determinan fácilmente, no existe confusión con los isótopos procedentes de fuentes no atmosféricas.
- Hay gran cantidad de bases de datos procedentes de numerosos estudios paleolimnológicos.

TRATAMIENTO DE DATOS

Previo a los análisis estadísticos que así lo requerían, se comprobó la normalidad de las variables mediante el test de Kolmogorov-Smirnoff. Aquellas variables químicas que no se ajustaron a una distribución normal se transformaron utilizando la expresión logarítmica Log (x+1) siendo x el valor de la variable.

DIVERSIDAD: ÍNDICE DE SHANNON

Para calcular la diversidad de cladóceros de las lagunas se empleó el índice de Shannon. La diversidad es una propiedad estructural de las comunidades que comprende al mismo tiempo el número de especies y la distribución de individuos entre ellas. Por lo tanto se basa en dos factores fundamentales: la riqueza (número de especies) y la uniformidad (distribución de los individuos en esas especies).

Este índice considera que los individuos se muestrean al azar a partir de una población "indefinidamente grande". También asume que todas las especies están representadas en la muestra. Se calcula a partir de la ecuación:

$$H' = -\sum_{i=1}^{S} p_i \ln p_i$$

S= número de especies;

p_i:= la proporción de individuos de la especie *i* respecto al total de individuos (es decir, la abundancia relativa de la especie *i*);

$$\frac{n_i}{N}$$

n_i : número de individuos de la especie *i*

N: número de todos los individuos de todas las especies

TEST DE WILCOXON:

Para establecer en que grado se asemeja la composición de macrófitos encontrada en el sedimento con la cobertura de vegetación actual, se empleó el test de Wilcoxon para muestras pareadas. Se trata del

equivalente no paramétrico del test *t* de Student. Se emplea cuando las muestras no tienen una distribución normal incluso tras una transformación logarítmica.

ANÁLISIS DE REGRESIÓN

Para establecer la relación entre las características físico- químicas del agua y la profundidad de las lagunas con la abundancia de los diferentes taxones presentes en el sedimento se realizó un análisis de correlación utilizando el coeficiente de Spearman, ya que los datos referentes a la abundancia no se ajustaron a una distribución normal. Este análisis se realizó utilizando el paquete estadístico Statistica 6.0.

ANÁLISIS DE CORRESPONDENCIAS CANÓNICAS

El análisis de Correspondencias Canónicas (CCA, Programa CANOCO; Ter Braak, 1999) es un método de ordenación que visualiza no sólo un modelo de variación de la comunidad, sino también las principales características de la distribución de especies a lo largo de las variables ambientales. Este análisis permite resumir y estudiar las complejas relaciones entre dos matrices distintas: una engloba como atributos a las especies y la otra a las variables ambientales, medidas ambas en las mismas muestras. El diagrama de ordenación resultante expresa no sólo la tendencia de variación en la composición específica, sino también las relaciones principales entre las especies y cada una de las variables ambientales.

El CCA está basado en el cálculo de las distancias X2, lo que supone un problema cuando existen especies raras en las muestras, ya que X2 da más peso a los taxones/grupos cuya abundancia en el conjunto de datos es baja con relación al resto. Debido a esto, este tipo de análisis tiende a exagerar las diferencias entre muestras que contienen ejemplares raros (McCune & Grace, 2002). Para evitar este inconveniente se decidió desechar los taxones que aparecían solamente en una muestra.

Se utilizó el Análisis de Correspondencias Canónicas con el fin de evaluar la influencia de las características químicas del agua sobre la composición específica de los restos subfósiles del sedimento de las lagunas estudiadas.

Para llevar a cabo este análisis de ordenación se elaboraron dos matrices: una correspondiente a los valores de abundancia de las especies y otra a las variables físico-químicas medidas en las lagunas. Previamente se realizó una transformación logarítmica de estas últimas variables. El significado estadístico de los ejes de ordenación ($p<0,05$) se valoró mediante el test de Montecarlo.

FUNCIONES DE TRANSFERENCIA

Las funciones de transferencia se han desarrollado para llevar a cabo la reconstrucción cuantitativa de las condiciones ambientales pasadas de sistemas acuáticos a partir de los restos acumulados en el sedimento

(Birks *et al*., 1990, Jeppesen, 2001). Se obtienen por combinación de muestras de sedimento superficial de restos biológicos con los datos de las condiciones ambientales contemporáneas. Se asume que los taxones tienen una distribución unimodal o una distribución de Gauss a lo largo de un gradiente ambiental, con un óptimo que se produce en el punto donde se observa la máxima abundancia del taxón.

El óptimo se calcula:

$$\hat{U}_K = \sum_{i=1}^{m} y_{ik}\, x_i;$$

donde $\mathbf{y_{ik}}$ es la abundancia del taxón **k** en la muestra **i**; $\mathbf{x_i}$ es el valor observado del parámetro que se está estudiando.

La tolerancia se calcula:

$$t_k = \left[\sum_{i=1} y_{ik}\,(x_i - \hat{U}_k)^2 \quad \sum y_{ik}\right]$$

donde $\mathbf{y_{ik}}$ es la abundancia del taxón k ;y **t** y **u** son la tolerancia y el óptimo respectivamente del taxón **k**.

Se realizaron funciones de transferencia entre algunas variables físico-químicas medidas en las 46 lagunas y la abundancia de restos biológicos de su sedimento. Dichas funciones se realizaron con el fin de obtener los rangos de distribución y los óptimos de las especies a lo largo de un gradiente establecido por las concentraciones de fósforo total, ortofosfato, nitrato, conductividad, pH, valores de PVI, turbidez y temperatura.

Cuando el óptimo y la distribución de varias especies para un parámetro son conocidos, se puede hacer una estimación de dicho parámetro mediante un análisis de regresión. Dicho análisis se realizó mediante el paquete estadístico Statistica 6.0.

A partir de la distribución de las especies y el parámetro observado podemos obtener el parámetro deducido.

BOX PLOT

Se emplearon análisis gráficos de tipo blox-plot con el fin de evaluar la capacidad discriminatoria de los distintos grupos de taxones a lo largo de los rangos establecidos para el PT (<50 μg/L, 50-150 μg/L, 150-300 μg/L, 300-600 μg/L, >600 μg/L), clorofila *a* (>5 μg/L, 5-10 μg/L, 10-20 μg/L, 20-40 μg/L, >40 μg/L) y PVI (<20, 20-40 >40). Para cada grupo o taxón se representaron la media, la desviación estándar y el error estándar en cada uno de los rangos.

ANOVA

Los análisis de varianza, en su forma más simple, es un procedimiento general para aislar las fuentes de variabilidad dentro de un conjunto de datos. El propósito fundamental es la de determinar el grado en el que afecta una variable independiente a otro variable dependiente.

El análisis ANOVA de un factor se empleó para comparar los valores medios de dos o más grupos (en este caso, para comparar entre los distintos niveles establecidos para el PT, clorofila *a*, profundidad o PVI).

Para discriminar entre que grupos eran significativas las diferencias se utilizó el test de Scheffé.

ANÁLISIS CLUSTER

El análisis Cluster, también conocido como Análisis de Conglomerados, Taxonomía Numérica o Reconocimiento de Patrones, es una técnica estadística multivariante cuya finalidad es dividir un conjunto de objetos en grupos, de forma que los perfiles de los objetos en un mismo grupo sean muy similares entre si (cohesión interna del grupo) y los de los objetos de clusters diferentes sean distintos (aislamiento externo del grupo).

La similitud entre los grupos se midió mediante distancias Euclídea:

Distancia entre los objetos x e $y = \{\sum(x_i - y_i)^2\}^{1/2}$. Como método de agrupación se utilizó el **U.P.G.M.A**. (*Unweighted pair-group method using arithmetic averages*)

BIBLIOGRAFÍA

Alonso, M. 1996. Crustacea, Branchiopoda. En: Fauna Ibérica, vol.7. Ramos, M.A. *et al*. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid. 486 pp.

APHA. 1989. Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater. Ed., Washington, D.C. 17th Edition.

Appleby, P. G., Birks, H. H., Flower, R. J., Rose, N., Peglar, S. M., Ramdani, M., Kraïem, M. M. & Fathi, A. A. 2001. Radiometrically determined dates and sedimentation rates for recent sediments in nine North African wetland lakes (the CASSARINA Project). Aquatic Ecology, 35: 347–367.

Appleby, P. G. & Oldfield, F. 1983. The assessment of 21~ data from sites with varying sediment accumulation rates. Hydrobiologia, 103: 29-35.

Appleby, P. G. 1997. The use of 210Pb and 137Cs as tracers in modelling transport processes in lake catchment systems. Studies in Environmental Science, 68: 441-448 .

Arvola, L. 1981. Spectrophotometric determination of chlorophyll a and phaeopigments in ethanol extraction. Annales Botanici Fennici, 18: 221-227.

Bennion, H. & Appleby, P. 1999. An assessment of recent environmental change in Llangorse Lake using palaeolimnology. Aquatic Conservation Marine and Freshwater Ecosystems, 9: 361-375.

Birks H. J. B., Line, J. M., Juggins, S., Stevenson, A. C. & ter Braak, C. J. F. 1990. Diatoms and pH reconstruction. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciencies, 327:263-278.

Chaney, A. & Morbach, E. P. 1982. Modified reagents for the determination of urea and ammonia. Clinical Chemistry, 8:130-132.

Frey, D. G. 1962. Supplements to: The taxonomic and phylogenetic significance of the head pores of the Chydoridae (Cladocera). International Revue der gesamten Hydrobiologie, 47: 603–609.

Frey, D. G. 1986. Cladocera analysis. In Berglund, B. E. (Ed.), Handbook of Holocene Palaeoecology. Palaeohydrology. J. Wiley & Sons, Chichester, 667–692.

Frey, D. G. 1987. The taxonomy and biogeography of the Cladocera. Hydrobiologia, 145: 5-17

Goldberg, E. D. 1963. Geochronology with 210Pb. Radioactive Dating. International Atomic Energy Agency, Vienna, 121–131.

Grasshoff, K., Erhardt, M. & Kremling, K. 1983. Methods of seawater analysis. Weinheim: Verlag Chemie. 419 pp.

Jeffrey, S. W. & Humphrey, G. C. 1975. New spectrophotometric equations for the determination of chlorophylls-a, b, c1 and c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton. Biochemie und Physiologie der Pflanzen, 167: 191-194.

Jeppesen, E., Leavitt, P., de Meester, L. & Jensen, J. P. 2001. Functional ecology and paleolimnology: using cladoceran remains to reconstruct anthropogenic impact. Trends in Ecology and Evolution, 16: 191-198.

Luque Marín, J. A. 2003. El Lago de Sanabria: un sensor de las oscilaciones climáticas del Atlántico Norte durante los últimos 6.000 años. Tesis Doctoral, Universidad de Barcelona, 384 pp.

McCune, B. & Grace, J. B. 2002. Analysis of ecological communities. MJM Software Design, Gleneden Beach, Oregon, USA.

Murphy, J. & Riley, J. P. 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. Analytica Chimica Acta, 27: 31-36.

Oldfield, F. & Appleby, P. G. 1984. Empirical testing of 210Pb-dating models for lake sediments. In: E. Y. Haworth & J. W. G. Lund (Eds) Lake Sediments and Environmental History. U. Minn.Press, Minneapolis: 93–124.

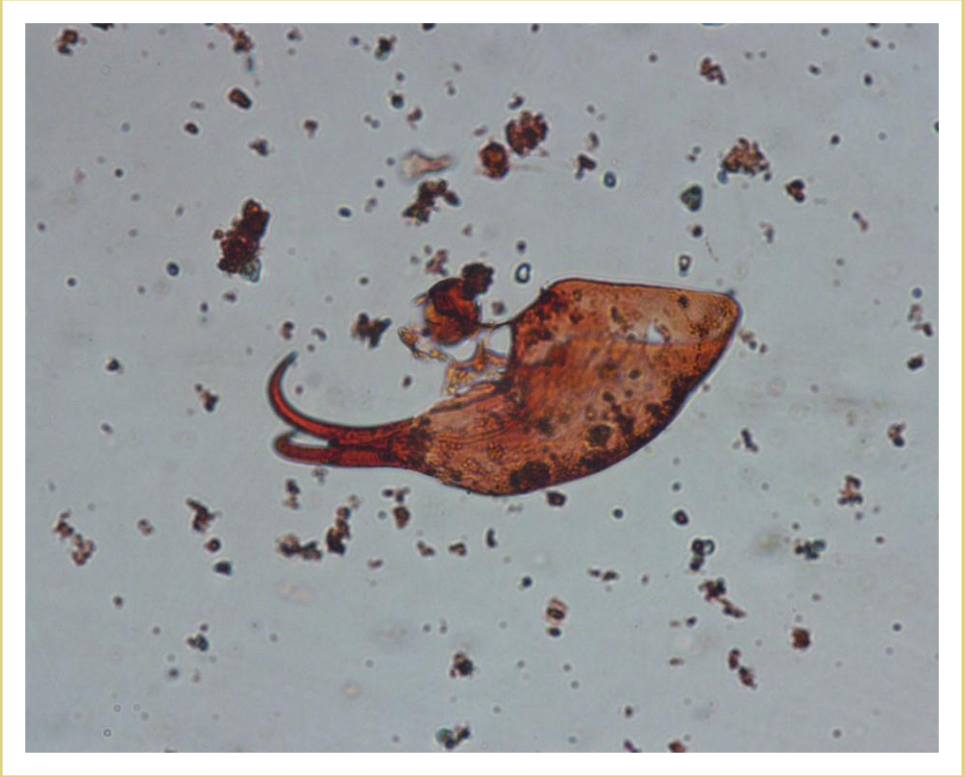
Ritchie, J. C. & McHenry, J. R. 1990. Application of radioactive fallout cesium-137 for measuring soil erosion and sediment accumulation rates and patterns: a review. Journal of Environmental Quality 19:215–233.

Santisteban, J. I., Mediavilla, R., López-Pamo, E., Dabrio, C. J., Ruiz Zapata, M. B., Gil García, M. J., Castaño, S. & Martínez-Alfaro, P. E. 2004. Loss on ignition: a qualitative or quantitative method for organic matter and carbonate mineral content in sediments? Journal of Paleolimnology, 32: 287-299.

Soto, J., Gómez, J., Díaz, O. & Gelen, A. 2000. Estudio de tasas de sedimentación y datación de sedimentos en la Bahía de Santander (España). Revista Cubana de Física, 17: 30-35.

Ter Braak, C. J. F. 1999. Canoco for Windows Version 4.02. Centre for Biometry Wageningen, The Netherlands.

Wise, S. M. 1980. Caesium-137 and lead-210: A review of the techniques and some applications in geomorphology. In: Cullingffordt R. A. *et al*. (Eds.): Timescales in Geomorphology. J. Wiley, London, 109-127.



Bosmina sp.

CAPÍTULO 4. ESTUDIO DE LOS RESTOS SUBFÓSILES DE CLADÓCEROS Y OTROS GRUPOS BIOLÓGICOS

INDICE

INTRODUCCIÓN **73**

CLADÓCEROS 73

Presencia en el sedimento 76

TECAMEBAS 77

Presencia en el sedimento 78

OSTRÁCODOS 78

Presencia en el sedimento 79

QUIRONÓMIDOS 80

Presencia en el sedimento 80

OBJETIVOS **81**

RESULTADOS **82**

CARACTERÍSTICAS GENERALES DEL ZOOPLANCTON EN LAS LAGUNAS 82

ABUNDANCIA, DIVERSIDAD Y RIQUEZA DE CLADÓCEROS EN FUNCIÓN DE LOS NIVELES DE PT Y CLOROFILA A 84

1. Relaciones entre las características químicas de las lagunas y los distintos grupos de cladóceros establecidos según su hábitat. 90

2. Relación entre las características químicas de las lagunas y la abundancia de los taxones de cladóceros y otros grupos biológicos 97

3. Definición de gradientes ambientales en las lagunas y ordenación de los restos subfósiles respecto a los mismos 104

RELACIONES ENTRE LOS RESTOS SUBFÓSILES DEL SEDIMENTO Y VARIABLES AMBIENTALES, MORFOLÓGICAS Y BIOLÓGICAS DE LAS LAGUNAS 107

1. Relaciones con variables biológicas 110

2. Relación de los restos de cladóceros del sedimento y la comunidad piscícola actual 113

RELACIÓN ENTRE LA COMUNIDAD DE RESTOS SUBFÓSILES DE CLADÓCEROS EN EL SEDIMENTO SUPERFICIAL Y LA COMUNIDAD DE CLADÓCEROS EN PLANCTON ACTUAL 113

DISCUSIÓN **120**

Los cladóceros en el sedimento superficial 120

Efectos de las variables ambientales de las lagunas sobre la riqueza, abundancia y diversidad de los restos subfósiles de cladóceros y otros restos biológicos. 120

Relación de los restos subfósiles del sedimento y la comunidad actual de cladóceros 127

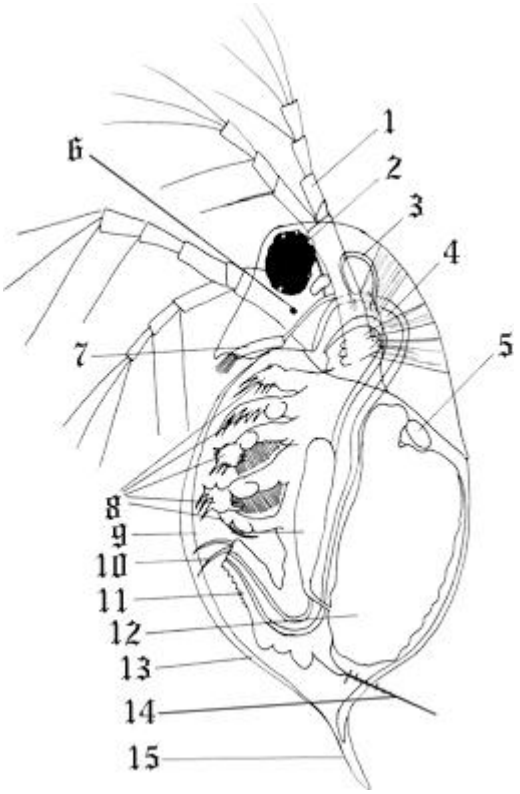
BIBLIOGRAFÍA **129**

INTRODUCCIÓN

CLADÓCEROS

Los cladóceros constituyen el orden Anomopoda (Cladocera) dentro de la clase Branchiopoda (Tabla 7). Se trata de un viejo grupo de crustáceos microscópicos (tamaño generalmente inferior a 1mm) establecido desde la era Mesozoica. A pesar de que su origen se encuentre en el mar, actualmente se trata de un grupo básicamente de agua dulce, ya que han perdido gran parte de su capacidad osmorreguladora (Frey, 1993). Presentan una amplia distribución, producto de su habilidad para soportar presiones físicas, químicas y ecológicas mediante una reproducción partenogenética (Korhola & Rautio, 2002).

Morfológicamente, la mayor parte de los cladóceros se corresponden con la figura 11.



1. antena
2. ojo compuesto
3. intestino
4. esófago
5. corazón
6. ocelo
7. anténula
8. toracópodos
9. ovario
10. furca
11. postabdomen
12. cámara incubadora
13. caparazón
14. cercopodio
15. espina terminal

Figura 11. Morfología de un cladócero. Esquema extraído de http:// www. cladocera.de/cladocera/cladocera.html

CLASE BRANCHIOPODA Latreille, 1817

Orden Anomopoda G.O. Sars, 1865

Fam. Daphniidae Straus, 1820

Gen. *Daphnia* Müller, 1785

Gen. *Simocephalus* Schödler, 1858

Gen. *Ceriodaphnia* Dana, 1853

Gen. *Megafenestra* Dumont y Pensaert, 1983

Gen. *Scapholeberis* Schödler, 1858

Fam. Moinidae Goulden, 1968

Gen. *Moina* Baird, 1850

Fam. Macrotrichidae Norman y Brady, 1867

Subfam. Ilyocryptinae Smirnov, 1976

Gen. *Ilyocryptus* G.O. Sars, 1862

Subfam. Macrotrichinae Norman y Brady, 1867

Gen. *Drepanothrix* G.O. Sars, 1862

Gen. *Streblocerus* G.O. Sars, 1862

Gen. *Macrothrix* Baird, 1843

Fam. Bosminidae Baird, 1846

Gen. *Bosmina* Baird, 1846

Fam. Eurycercidae Kurz, 1875

Subfam. Eurycercinae Kurz, 1875

Gen. *Eurycercus* Baird, 1843

Subfam. Chydorinae Dybowski y Grochowski, 1894

Gen. *Pleuroxus* Baird, 1843

Gen. *Alonella* G.O. Sars, 1862

Gen. *Ephemeroporus* Frey, 1982

Gen. *Estatheroporus* Alonso, 1990

Tabla 7. Sistemática de la Clase BRANCHIOPODA. Alonso, 1996.

La distribución de Cladocera está controlada principalmente por dos factores: su capacidad para dispersarse, donde se incluye su habilidad para desplazarse y para ser transportado; y su tolerancia a diversas condiciones ambientales (Korhola & Tikkanen, 1991).

La reproducción es fundamentalmente por partenogénesis. Los huevos permanecen en la cámara incubadora (Figura 11, nº 12) hasta que los embriones alcanzan el desarrollo necesario para llevar una vida independiente, 2-4 días dependiendo de la temperatura (Alonso, 1991) y hasta 10 días para *E. lamellatus* (Semenova, 1979). Cuando las condiciones se deterioran o se vuelven adversas, las hembras comienzan a producir machos y huevos haploides. Éstos tras ser fecundados por los machos dan lugar a huevos de resistencia que están protegidos con una serie de membranas, incluida una parte modificada del caparazón que constituye el llamado efipio. La viabilidad de los huevos de resistencia puede mantenerse durante muchos años y desempeñan un papel muy importante en la dispersión, ya que pueden ser trasladados por el viento, pájaros e insectos permitiendo a los cladóceros colonizar otros sistemas acuáticos (Frey, 1995).

El tiempo de vida de los cladóceros generalmente es de 2 a 3 meses (Cohen & Morin, 1990; Dole-Olivier *et al*., 2000) y su medio de locomoción es tanto reptando como nadando (Dole-Olivier *et al*., 2000). En cuanto a su tipo de alimentación, se puede distinguir entre los detritívoros (*Chydorus piger*), los que se alimentan de algas (*Eurycercus lamellatus*) y los raspadores (*Alonella excisa*) (Dole-Olivier *et al*., 2000).

Los cladóceros son altamente sensibles al sustrato en el que habitan (Hann, 1989). Aparecen tanto en la región pelágica, donde las especies de las familias Daphniidae y Bosminiidae son las dominantes, como en la zona litoral, donde los taxones de la familia Eurycercidae son los más abundantes (Hann, 1989). Existen especies con requerimientos muy específicos en cuanto a su hábitat, haciendo de ellas buenos indicadores de distintas variables ambientales. Muchas especies presentan un amplio rango de distribución y por tanto, es complicado el uso de una única especie como indicadora biológica.

Algunas evidencias indican que los cladóceros, concretamente el grupo de los quidóridos, son sensibles a cambios ecológicos (Lotter & Birks, 1997; De Eyto *et al*., 2002; Kultti *et al*, 2003). Incrementos en la productividad se han asociado con incrementos en la riqueza y en la abundancia de especies de este grupo (Harmsworth & Whiteside, 1968; Dodson, 1992). Whiteside (1970) encontró una relación significativa entre la composición de quidóridos y el estado trófico de las lagunas; Krause-Dellin & Steinberg (1986), Hann & Turner (2000) los emplearon como indicadores de las condiciones de pH. También se han realizado estudios que relacionan la composición de cladóceros con la salinidad (Blindow *et al*., 2000; Boronat *et al.,* 2001) o más recientemente se han empleado para determinar los efectos producidos por los cambios climáticos (Bjerring, 2007).

Los cladóceros son un importante componente de la mayoría de los lagos y lagunas, ya que proporcionan una importante fuente de alimento para los peces planctívoros y macroinvertebrados (Frey, 1995; Tremel *et*

al., 2000) y por su alimentación basada en algas y detritos (Balayla & Moss, 2004; Sweetman & Smol, 2006).

Presencia en el sedimento

Después de su muerte, diversos procesos modifican los restos de los organismos para convertirlos en fósiles. La quitina, que compone el exoesqueleto de los cladóceros, es un elemento muy inerte químicamente, haciendo que estos crustáceos microscópicos aparezcan como un grupo predominante dentro del sedimento de las lagunas; sin embargo, no todas las especies de cladóceros presentan el mismo grado de preservación (Korhola & Rautio, 2002). Deevey (1964) estableció que los distintos niveles de conservación de los cladóceros era función del mayor o menor contenido de quitina en sus caparazones, siendo los miembros de las familias Eurycercidae y Bosminiidae los mejor conservados en el sedimento. De estos dos grupos es posible encontrar caparazones, escudos cefálicos (foto 4a), y postabdomen, mientras que la familia Daphniidae sólo presenta restos de efipios y espinas (Frey, 1979, Whiteside & Swindoll, 1988). Debido a su elevado grado de conservación, han sido empleados en estudios paleolimnológicos de sedimento con el fin de reconstruir diversas características ecológicas de lagos en el pasado, como por ejemplo, la cobertura litoral de los macrófitos (Synerholm, 1979), el estado trófico (Boucherle & Züllig, 1983; Günther, 1983; Bindford, 1986; Hofmann, 1996; Shumate *et al*., 2002; Amsinck *et al*., 2003; Manca *et al.* 2007), relación con los peces (Miskimmin *et al.,* 1994; Jeppesen *et al*., 1996, 2003; Amsinck *et al*., 2006), temperatura (Ammann*,* 2000; Duigan & Birks*,* 2000), variables químicas y físicas de las lagunas (Sweetman & Smol, 2006; DeSellas, 2007), nivel del agua (Korhola *et al*., 2005; Mezquita & Miracle, 1997;Sarmaja-Korjonen & Alhonen,1999), salinidad (Bos *et al.,* 1999; Sarmaja-Korjonen & Hyvärinen, 2002) y las condiciones de pH (Bindford, 1986; Hofmann, 1987; Frey, 1988; Flössner, 1990; Korhola, 1992), e incluso se han desarrollado estudios basados únicamente en la presencia de efipios de quidóridos (Sarmaja-Korjonen, 2004) o efipios de *Daphnia* sp. (Mergeay *et al*., 2004). En ausencia de datos históricos, las técnicas paleolimnológicas juegan un papel importante en la determinación de las condiciones pasadas de los lagos poco profundos (Davidson *et al*. 2002).

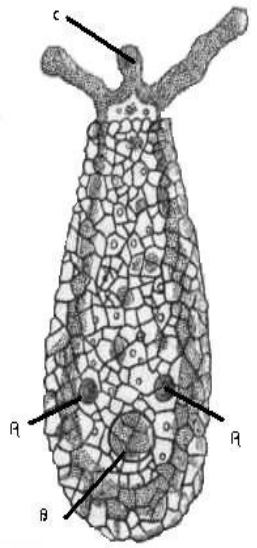
Las relaciones derivadas del zooplancton del agua y las condiciones ambientales actuales no pueden aplicarse al contenido de zooplancton en el sedimento, ya que no todas las especies de zooplancton son depositadas y preservadas en el sedimento de la misma forma (Leavitt *et al*., 1994; Davidson *et al*, 2002). Los miembros de la familia Daphniidae están menos preservados en el sedimento porque su exoesqueleto es más frágil frente a la perturbación y al ataque de los microorganismos (Ramdani *et al*., 2001), por lo tanto, esta familia se encuentra infravalorada en el sedimento (Frey, 1988; Davidson *et al*., 2006) y sus restos no pueden ser equiparados a las abundancias de las comunidades vivas que se encuentran formando parte del agua (Ramdani *et al*., 2001). Sin embargo, recientemente se han desarrollado métodos que permiten la reconstrucción cuantitativa de variables ambientales basadas en la calibración de restos de

zooplancton depositados en el sedimento superficial (Jeppesen *et al*., 1996). Conociendo las condiciones actuales de la laguna, es posible, mediante el estudio de los primeros centímetros, obtener el tipo de comunidad subfósil que esas características físico-químicas y ambientales producen.

Como los cladóceros varían su abundancia de forma estacional y ocupan una gran variedad de hábitats, es difícil desarrollar un muestreo adecuado de la fauna de una laguna por las técnicas tradicionales (Sweetman & Smol, 2006); por lo tanto, el examen de los restos subfósiles del sedimento superficial puede ser extremadamente efectivo para poder conocer la totalidad de la fauna de una laguna (Frey, 1960; Hofmann, 1987; Frey, 1988; Jeppesen *et al*., 2003).

TECAMEBAS

Este término se emplea para designar a un grupo de protozoos ameboides (Protozoa: Sarcodina: Rhizopodea) en los cuales el citoplasma se encuentra dentro de una especie de concha (Figura 12). Esta concha puede ser proteica (elaborada por ellos mismos) o formada por pequeñas partículas aglutinadas, de composición silícea o calcárea. Normalmente, consiste en una cámara con una única abertura (Ogden & Hedley, 1980) para poder extender los pseudópodos (Medioli & Scott, 1988).



A. Vesículas contráctiles

B. Núcleo

C. Pseudópodos

Figura 12. Morfología de una tecameba. Esquema extraído de http://chestofbooks.com/animals/Manual-Of-Zoology/Order-II-Amoebea.html.

Pueden vivir en un amplio rango de hábitats, tanto terrestres como acuáticos incluyendo suelos húmedos, lagos y saladares (Charman, 2001) e incluso aparecen sobre las cortezas de los árboles y tejados de edificios (Ogden & Hedley, 1980). Tienen una distribución que abarca ambientes tropicales y polares (Medioli *et al*., 1990; Dalby *et al,.* 2000; Dallimore *et al.,* 2000; Scott *et al*., 2001; Boudreau *et al*., 2005) y son generalmente bentónicos, aunque algunos grupos se encuentran asociados a grupos de algas (Torigai *et al*., 2000). Su alimentación está compuesta básicamente de bacterias, algas, hongos y otros protozoos (Ogden & Hedley, 1980).

Presencia en el sedimento

Diversos estudios sobre ambientes limnológicos muestran que hasta el momento las tecamebas son buenos indicadores paleolimnológicos de sistemas de agua dulce (Burbidge & Schröder-Adams, 1998; Dallimore *et al*., 2000, Mitchell *et al*., 2007). De este modo han sido empleados para establecer las condiciones pasadas de pH, eutrofización, nivel de oxígeno (Asioli *et al*. 1996; Patterson *et al*. 1996; Patterson & Kumar 2000 a, b; Medioli & Brooks 2003) o para inferir cambios climáticos (Dallimore *et al*., 2000; Boudreau *et al.,* 2005). En la foto 4c se muestra un ejemplar encontrado en el sedimento.

OSTRÁCODOS

Los ostrácodos son un grupo de crustáceos pertenecientes a la Clase Ostracoda. Todos los ostrácodos de agua dulce pertenecen al Orden Podocopida, mientras que los órdenes Myodocopida y Paleocopida representan a ejemplares marinos y fósiles respectivamente (Dole-Olivier *et al.,* 2000). Se encuentran encerrados en un caparazón bivalvo y presentan una longitud entre 0,25 y 8mm (Figura 13).

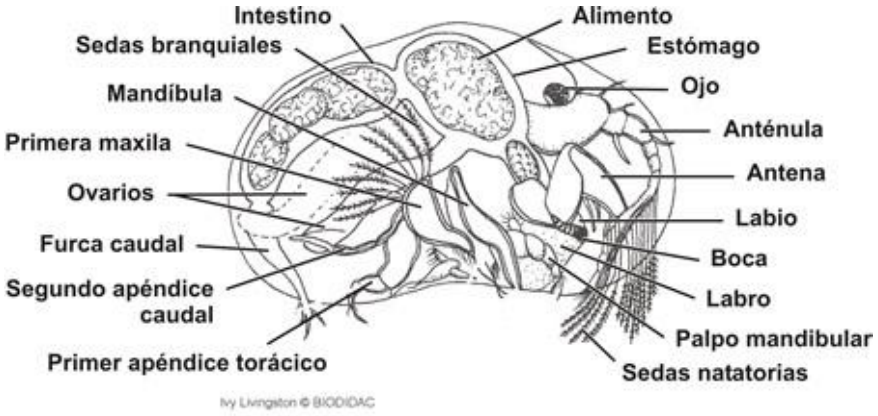


Figura 13. Morfología de un ostrácodo. Extraído de http://www.asturnatura.com.

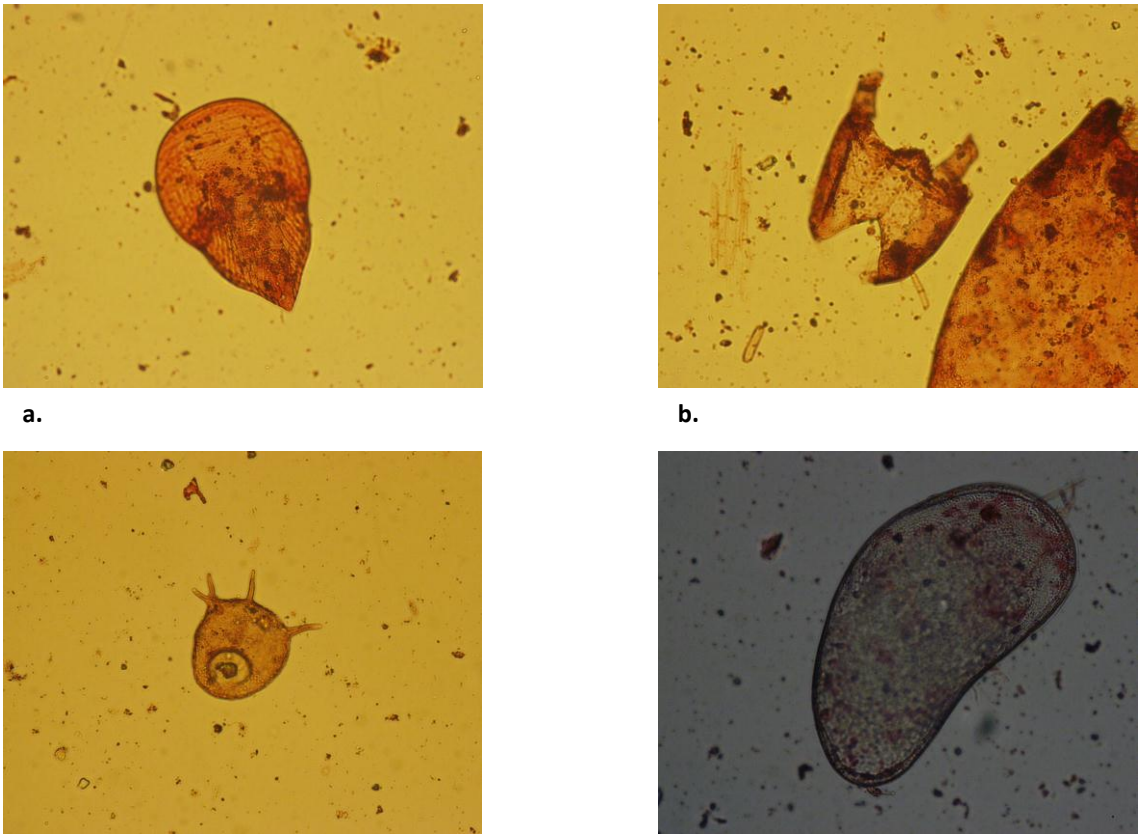


Foto 4. Restos subfósiles del sedimento. a. Escudo cefálico de *Graptoleberis testudinaria* (Cladocero), b. Cápsula cefálica de un quironómido, c. Tecameba, d. Ostrácodo.

Principalmente se reproducen por partenogénesis aunque en ocasiones la pueden alternar con una reproducción sexual. Su vida media depende de la especie y va a estar sujeta a tres factores: salinidad, comida y temperatura (Smirnov, 1992), se desplazan nadando o reptando. Las especies que nadan emplean para ello las setas antenulares y las cerdas de las antenas con el fin de propulsarse. Los reptantes usan la garra de la segunda antena, las garras de la segunda "pata" torácica y la furca, cuando la hay, para poder moverse sobre diversos tipos de sustratos: grava, arena, fango, asociados al perifiton o entre la vegetación. Los demás se localizan dentro del sustrato (Dole-Olivier *et al*., 2000). Generalmente son detritívoros, alimentándose de finas partículas del sedimento o pequeñas partículas de materia orgánica.

Presencia en el sedimento

Los ostrácodos han sido empleados por diversos autores para realizar reconstrucciones paleoambientales (Carbonel *et al*, 1988; Holmes *et al*., 1998; Bridgwater *et al.,* 1999; Ramdani *et al*., 2001; Holmes & Chivas, 2002; Keatings *et al*., 2010), ya que tienen un gran potencial para análisis paleoambientales en ambientes altamente variables. Cambios en la salinidad, química del agua, características del sustrato, temperatura,

disponibilidad de nutrientes y oxígeno pueden ser detectados por cambios en la composición de las poblaciones de ostrácodos (Frenzel & Boomer, 2005). En la foto 4d se muestra un ejemplar encontrado en el sedimento.

QUIRONÓMIDOS

Constituyen la Familia Chironomidae dentro del Orden Diptera (Clase Insecta) y ocupan las aguas durante su fase larvaria. Hay especies con larvas macrófagas y vagabundas, pero en la mayoría de las especies, son micrófagas y dependen de alguna estructura externa para conseguir alimento. También existen larvas comensales o semiparasitarias sobre esponjas, briozoos, pupas muertas de otros quironómidos, larvas o ninfas de diversos insectos acuáticos, como efemerópteros, y caracoles pulmonados. El color característico de estas larvas es el rojo, procedente de la hemoglobina disuelta en la hemolinfa, cuya concentración es proporcional al déficit local de oxígeno (Margalef, 1983). Los Chironomidae son considerados a nivel mundial por numerosos autores como indicadores biológicos de importante valor diagnóstico de las condiciones ambientales de lagos (Lang, 1998; Halvorsen *et al*., 2001; Bahrndorff *et al*., 2006; Woodward & Shulmeister, 2006) y ríos (Bazzanti & Bambacigno; 1987). Por otro lado, es un grupo representado por una alta diversidad de géneros y especies muy abundantes en distintos tipos de ambientes, siendo muchas veces los únicos representantes en ambientes contaminados (Marchese & Paggi, 2004).

Presencia en el sedimento

La persistencia de sus cápsulas cefálicas en el sedimento (foto 4b) hace que los quironómidos sean empleados habitualmente en estudios paleolimnológicos (Hofmann, 1998; Schnell, 2001; Carter, 2001; Heinrichs *et al*., 2001; Heiri & Lotter, 2001; Brodersen & Anderson, 2002; Heiri, 2004; Heiri & Millet, 2005; Massaferro *et al.,* 2005; Kubovčík & Bitušík, 2006; Gandouin *et al*., 2007; Heiri *et al*., 2007; Ilyashuk & Ilyashuk, 2007)

OBJETIVOS

- ✓ Caracterizar la composición de las comunidades subfósiles de cladóceros y otros grupos biológicos acompañantes en las lagunas del estudio.
- ✓ Determinar en qué medida se asemeja la comunidad biológica actual y la comunidad de los restos de cladóceros del sedimento.
- ✓ Determinar las variables físicas y químicas que tiene una mayor influencia sobre la distribución de los cladóceros subfósiles y otros restos biológicos como quironómidos, ostrácodos y tecamebas.
- ✓ Establecer funciones de transferencia para establecer las condiciones de la laguna hace centenas o miles de años según dichas funciones.

RESULTADOS

CARACTERÍSTICAS GENERALES DEL ZOOPLANCTON EN LAS LAGUNAS

En el estudio del sedimento superficial se reconocieron 31 taxones de los cuales 27 pertenecen a la familia Eurycercidae, 1 a la familia Bosminidae y 3 a la familia Daphniidae. El género más representado fue *Alona* con 8 especies y la especie más abundante fue *Chydorus sphaericus,* presente en un total de 45 lagunas (Figura 14).

Del total de sistemas estudiados, sólo Flores de Ávila no presentó restos subfósiles en su sedimento. La laguna con mayor abundancia de cladóceros (289250 restos/100 cm^3 de sedimento fresco) fue Zorrera (Tabla 8), mientras que Villadangos, con un total de 14 taxones, fue la más rica junto con Zuares, donde se encontraron 12 taxones. La laguna con mayor diversidad fue Campillo y si excluimos Flores de Ávila, Villaciervitos presentó la menor diversidad, debido a que sólo presentó 4 taxones y existió un fuerte predominio de *Chydorus sphaericus.* La dominancia de esta especie fue notable en la mayor parte de las lagunas, especialmente en Constanzana y Villaciervitos y a excepción de Campanero y El Cristo, en todas los sistemas acuáticos muestreados existió un fuerte predominio de las formas litorales sobre las formas planctónicas. En dicha comparación no se tuvo en cuenta la abundancia de *Chydorus sphaericus,* ya que se desarrolla indistintamente en el agua libre, cuando hay desarrollo de algas, como en la zona litoral (Fryer, 1968; Havens, 1991; Alonso, 1996).

	Mínimo	Máximo	Media	Std.Dev.
Riqueza	0,00	14,0	7,30	2,98
Ab. Total	0,00	289250,0	58146,76	65452,82
Dominancia	0,14	0,8	0,38	0,16
Shannon	0,42	2,2	1,31	0,41
Ab. litorales	0,00	188000,0	28576,09	38806,28
Ab. planctónicos	0,00	48250,0	3722,83	9602,98

Tabla 8. Valores mínimos, máximos y desviación estándar de parámetros estructurales de la comunidad de cladóceros y grupos de cladóceros (muestras de 100 cm^3 de sedimento fresco).

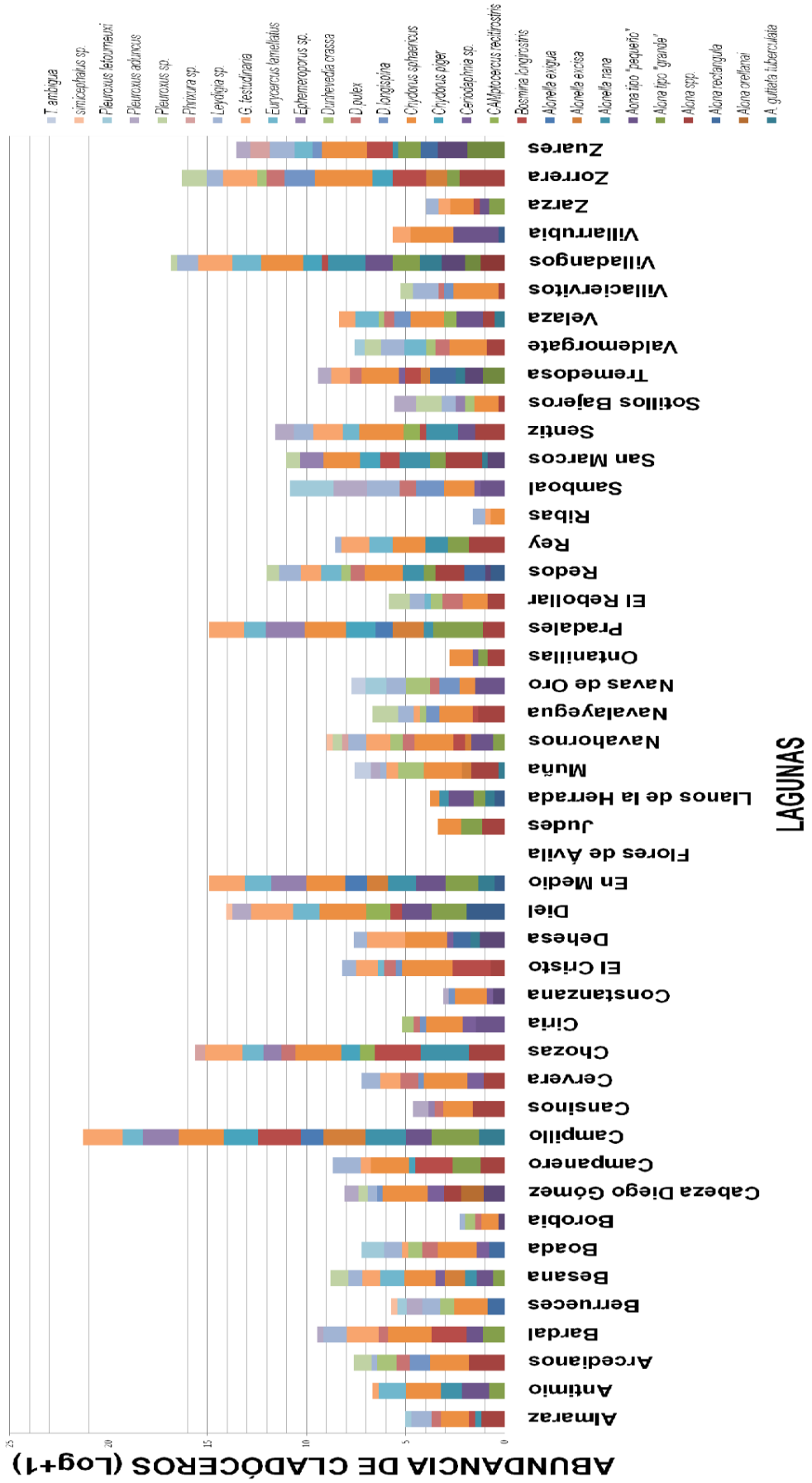


Figura 14. Abundancia (Log x+1) de taxones de cladóceros en las 46 lagunas estudiadas.

ABUNDANCIA, DIVERSIDAD Y RIQUEZA DE CLADÓCEROS EN FUNCIÓN DE LOS NIVELES DE FÓSFORO TOTAL Y CLOROFILA A

En la figura 15 se ha representado la riqueza, diversidad y las abundancias de los cladóceros en función de los niveles establecidos para el fósforo total (Tabla 9).

Nivel	Concentración PT	Número de lagunas
1	< 50 μg/L	5
2	50-150 μg/L	21
3	150-300 μg/L	5
4	300-600 μg/L	5
5	>600 μg/L	10

Tabla 9. Número de lagunas pertenecientes a cada nivel establecido en función del contenido de fósforo total.

Las lagunas que presentaron mayor riqueza fueron aquellas con niveles de fósforo total entre 300 y 600 μg/L (Figura 15). En el resto de categorías establecidas los valores de riqueza media fueron muy similares.

Por otro lado, atendiendo a los valores de diversidad, no existieron apenas diferencias entre los 5 grupos establecidos (Figura 15). Las lagunas de la categoría 2 fueron las que tuvieron mayor diversidad mientras que las lagunas de la categoría 3 fueron las menos diversas en su conjunto.

Respecto a la abundancia total de individuos, las lagunas de categoría 4 presentaron mayor número de restos de cladóceros mientras que las lagunas con concentraciones por encima de 600 μg/L tuvieron las menores abundancias (Figura 15).

Aunque se pudieron apreciar ciertos cambios en la composición de la comunidad de cladóceros en función de los niveles de fósforo total, en todas las categorías existió un fuerte predominio de *Chydorus sphaericus* (Figura 16). Sin embargo, en las lagunas con valores de PT por debajo de 50 μg/L, esta especie presentó su abundancia más baja con un porcentaje sobre la abundancia total del 33 %. Su abundancia más alta se produjo en las lagunas del nivel 4 con un 63%.

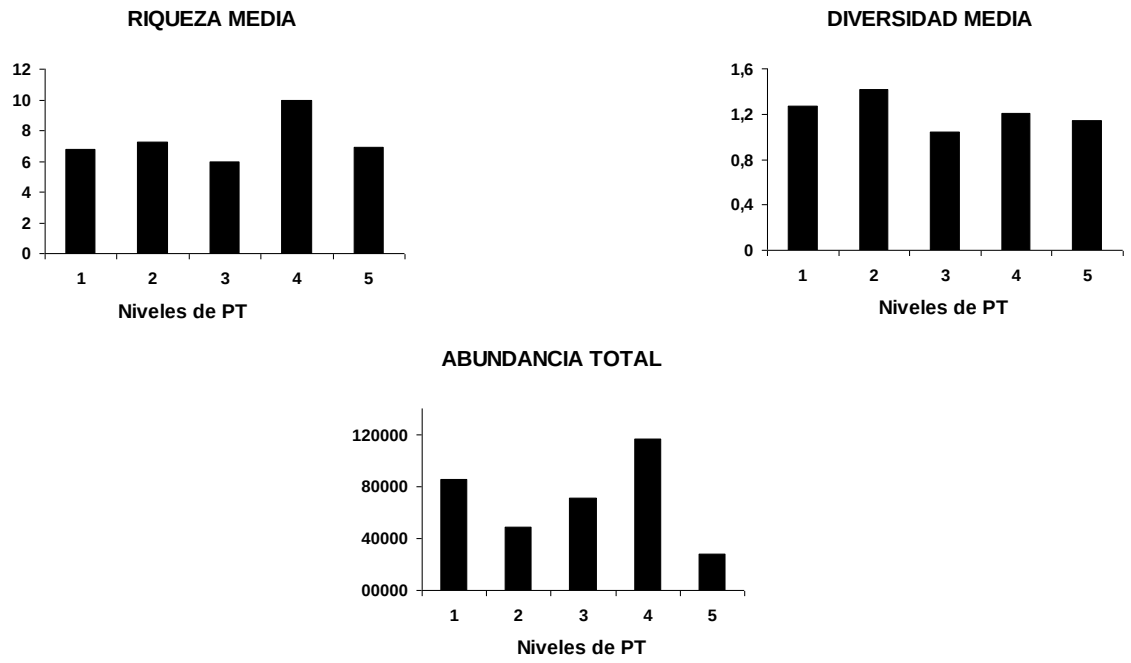


Figura 15. Variación de la diversidad, riqueza y abundancia total de cladóceros en función de los niveles establecidos según el contenido en fósforo total. Los niveles de fósforo total se indican en la tabla 9.

Graptoleberis testudinaria estuvo presente en las 5 categorías de lagunas con una representación importante, tuvo valores por encima del 5 % en las 4 primeras y un escaso 2% en las lagunas de la categoría 5. *Acroperus harpae* y *Ephemeroporus* sp. solo presentaron una abundancia significativa en las lagunas con una concentración de fósforo total por debajo de 50 μg/L (Figura 16). En las demás categorías *Acroperus harpae* estuvo ausente a excepción de las lagunas con concentraciones entre 50-150 μg/L donde se presentó con un bajo porcentaje (0,5%). Por su parte, *Ephemeroporus sp*. pasó de tener una representación del 5 % en lagunas del nivel 1 a porcentajes inferiores al 2 % e incluso desaparecer en las lagunas con concentraciones de fósforo total entre 300 y 600 μg/L (Figura 16).

El grupo constituido por las especies de menor tamaño del género *Alona* también estuvo representado de forma importante (12 %) en las lagunas de baja concentración de fósforo total y de forma más discreta en la categoría 5. En los grupos intermedios, 2 3 y 4, su representación fue escasa no superando en ningún caso el 3 % de abundancia (Figura 16).

El grupo formado por las especies de *Alona* de mayor tamaño, es decir *Alona quadrangularis* y *A. affinis* fue especialmente abundante en las lagunas con niveles de fósforo total por debajo de 150 μg/L. En el resto de categorías no superó nunca el 2% de abundancia relativa y estuvo ausente en las lagunas del nivel 3 (Figura 16).

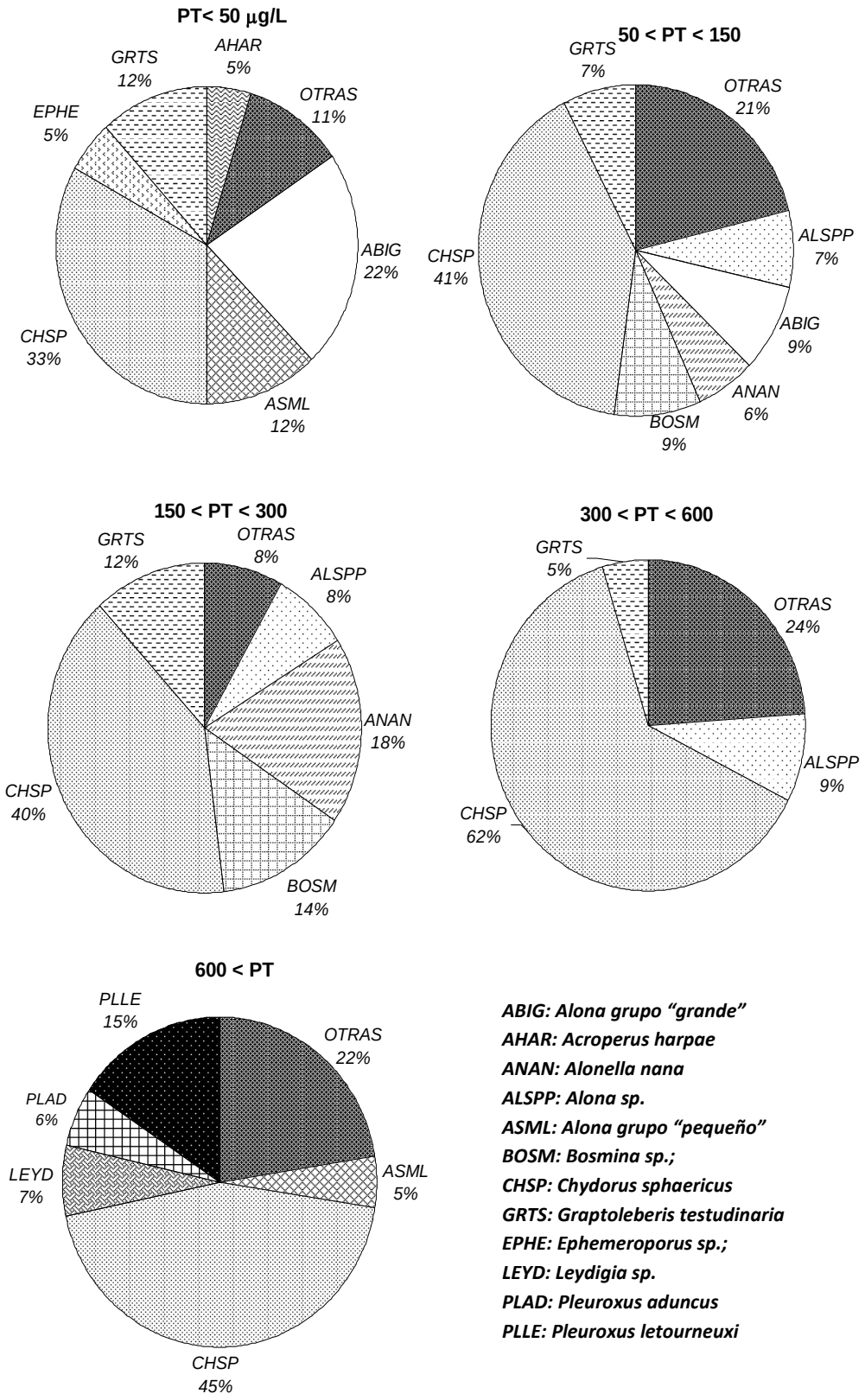


Figura 16. Representación de las abundancias relativas de cladóceros en función de los niveles establecidos en función del contenido en fósforo total.

Bosmina sp. apareció en todo los tipos de lagunas si bien, tuvo especial importancia en las que tuvieron concentraciones intermedias de fósforo total, entre 50 y 300 μg/L (Figura 16). Por otro lado, las especies del género *Pleuroxus* como *P. aduncus* o *P. letourneuxi* sólo fueron relativamente abundantes en las lagunas que superaron los 300 μg/L (6 y 16% respectivamente). Lo mismo sucedió con *Leydigia* sp. que alcanzó una abundancia del 7% en las lagunas con mayores niveles de fósforo si bien, estuvo presente en los cinco niveles de lagunas.

Respecto al resto de especies que no presentaron abundancias por encima del 5% en ninguna de las categorías, cabe señalar que, tanto *Alona costata* como *Alona orellanai* sólo estuvieron presentes en las lagunas del nivel 4 (Figura 16) mientras que los restos de *Simocephalus* sp. y *Tretocephala ambigua* sólo se identificaron en las lagunas con niveles de PT por encima de 600 μg/L. *Chydorus piger* y *Alonella exigua* sólo se localizaron en las lagunas de los niveles 1 y 2; y *Eurycercus lamellatus* estuvo ausente en categorías con concentraciones de PT por encima de 150 μg/L (Figura 16).

Al igual que con el fósforo total, se establecieron 5 grupos de lagunas en base a las concentraciones de clorofila *a* (Tabla 10).

Nivel	Concentración Chl-a	Número de lagunas
1	< 5 μg/L	6
2	5-10 μg/L	13
3	10-20 μg/L	13
4	20-40 μg/L	4
5	>40 μg/L	10

Tabla 10. Número de lagunas pertenecientes a cada nivel establecido en función del contenido de clorofila *a*.

Se apreció menor riqueza de cladóceros en aquellas lagunas cuyos niveles de clorofila *a* estuvieron por debajo de 10 μg/L (riqueza en torno a 6) mientras que las lagunas de las categorías 3, 4 y 5 presentaron valores medios de riqueza por encima de 8 (Figura 17). Las lagunas con mayor número de restos en su sedimento fueron las de la categoría 5.

Todas las categorías tuvieron en común una fuerte dominancia de *Chydorus sphaericus* sobre el resto de cladóceros y fue en las lagunas con concentraciones de clorofila *a* entre 5 y 10 μg/L donde dicha dominancia fue más fuerte, ya que supuso el 62% de la abundancia total (Figura 18).

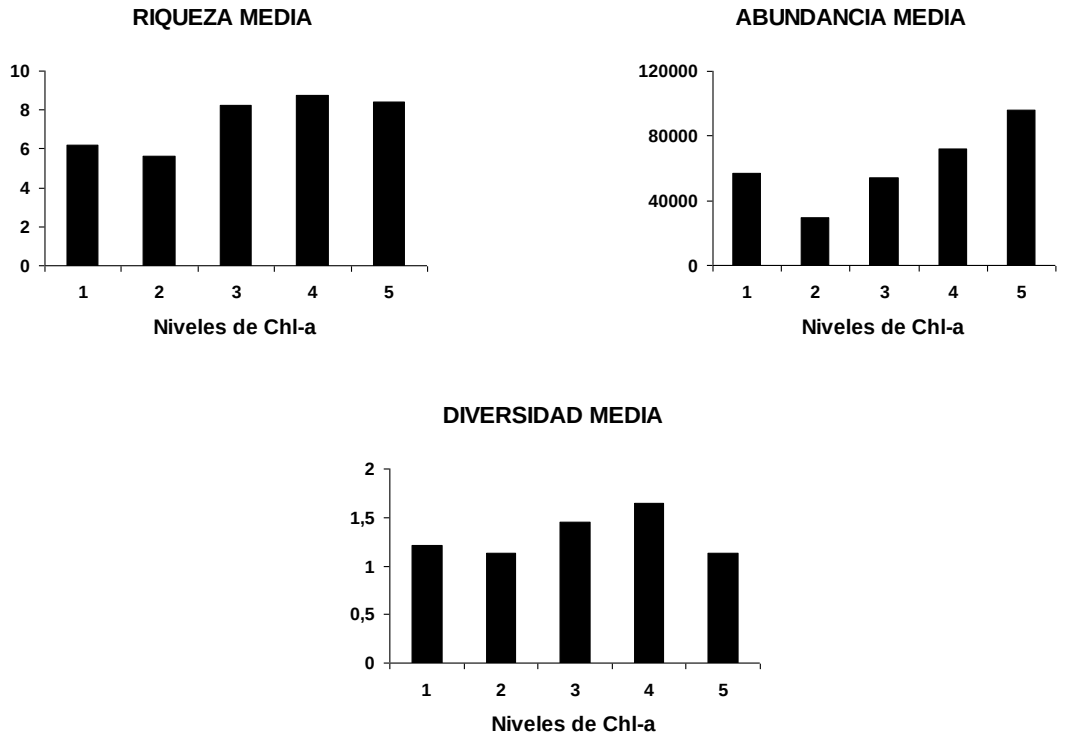


Figura 17. Representación de la diversidad, riqueza y abundancia absoluta de cladóceros según los niveles establecidos en función del contenido en clorofila *a*. Los niveles de clorofila *a* se indican en la tabla 10

A excepción de *Chydorus sphaericus*, las especies de *Alona* sp. tanto las del grupo de especies pequeñas como las del grupo de especies grandes fueron los taxones que más contribuyeron a la abundancia total (Figura 18).

Así por ejemplo, el grupo de las especies grandes estuvo presente en todos los niveles de clorofila *a*, y a excepción de la segunda categoría donde tuvo una abundancia del 1 %, en el resto su abundancia estuvo por encima del 5% y alcanzó su mayor representación (10%) en las lagunas con concentraciones entre 10 y 20 μg/L (Figura 18). El grupo de especies de *Alona* de pequeño tamaño sólo estuvo ausente en las lagunas de la categoría 5 mientras que en las demás categorías su abundancia osciló entre el 19% de las lagunas con concentraciones por debajo de 5μ g/L de clorofila *a* y el 2% de las lagunas de nivel 3 (Figura 18). *Bosmina* sp. apareció en todas las categorías de lagunas y su abundancia estuvo siempre en torno al 6-7%. *Graptoleberis testudinaria* también estuvo presente en todos los niveles de clorofila *a* aunque fue especialmente importante en las lagunas con concentraciones por debajo de 5 μg/L y en las lagunas con niveles entre 10 y 20 μg/L (Figura 18).

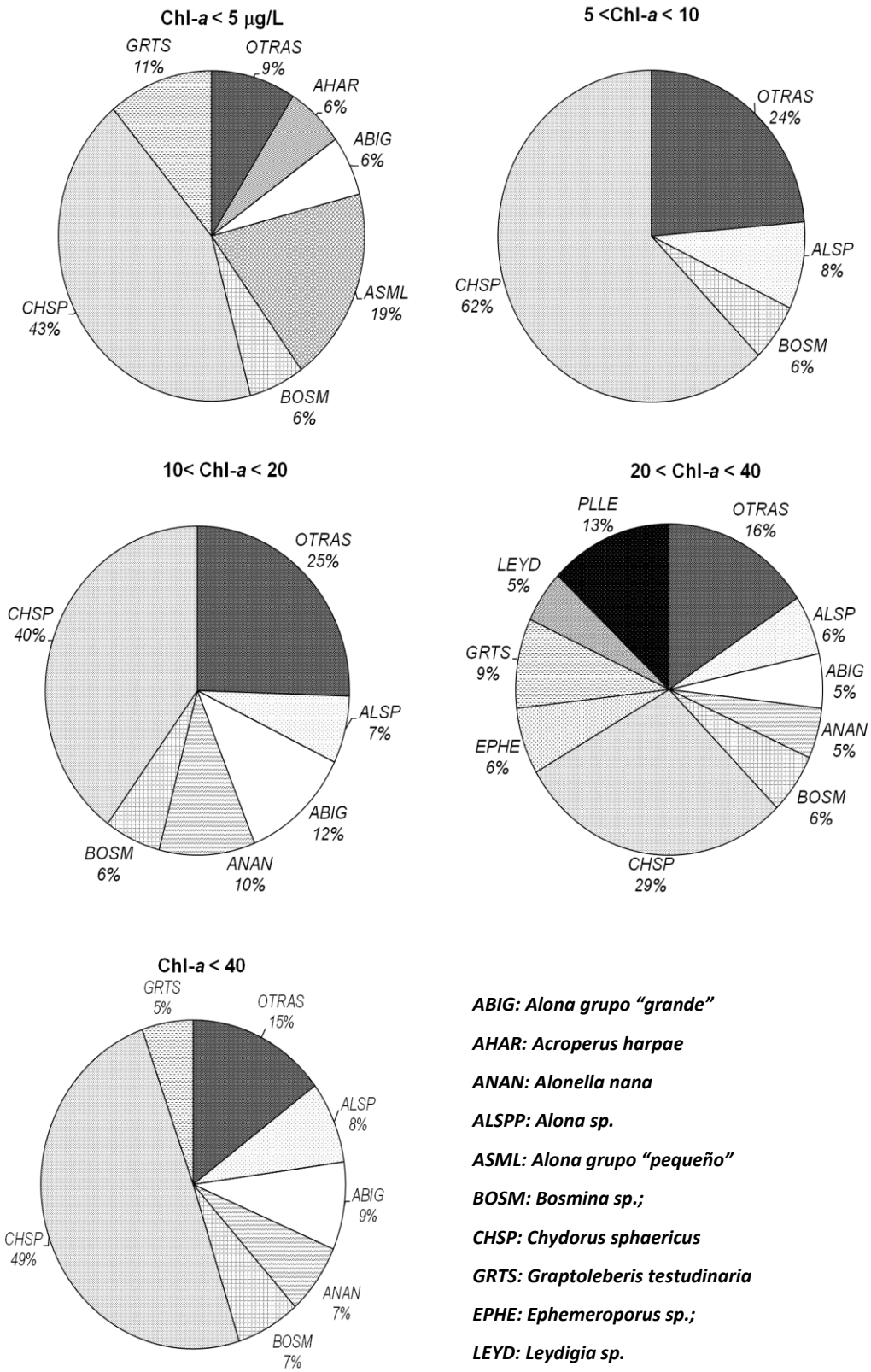


Figura 18. Representación de la diversidad, riqueza y las abundancias relativas de cladóceros un función de los niveles establecidos según el contenido en clorofila a.

Dentro del género *Alonella* destacó especialmente *Alonella nana*, ya que presentó abundancias por encima del 5 % en las lagunas de las categorías 3 4 y 5 (Figura 18). No apareció en las lagunas con concentraciones de clorofila *a* por debajo de 5 μg/L y apenas alcanzó el 1% en las lagunas con concentraciones entre 5 y 10 μg/L. El resto de especies de este género no se encontraron en las categorías 1 y 2 y en las demás categorías donde estuvieron presentes, no superaron nunca el 5 % de abundancia.

Las especies de *Pleuroxus* aparecieron en todos las concentraciones de clorofila *a*, aunque a excepción de *Pleuroxus letourneuxi* que presentó una abundancia del 13% en las lagunas del nivel 4, las especies de este género nunca alcanzaron valores de abundancia por encima del 5%. Incluso *Pleuroxus letourneuxi* no superó el 1% en el resto de las categorías. *Leydigia sp*., a pesar de estar presente en los 5 niveles de clorofila *a*, sólo tuvo cierta importancia en las lagunas con concentraciones entre 5 y 10 μg/L y entre 20 y 40 μg/L ya que en ambos casos superó el 4 % de abundancia.

Respecto a las especies que aparecieron en escaso número de lagunas cabe señalar que, *Tretocephala ambigua* y *Alona orellanai* sólo se localizaron en lagunas con niveles de clorofila *a* por encima de 40 μg/L. *Phrixura leei*, *Ceriodaphnia sp*., *Alona sp., Alona elegans, Alona guttata tuberculata* y *Alona rectang*ula presentaron su máxima abundancia en este tipo de lagunas (Figura 18).

RELACIONES ENTRE LAS CARACTERÍSTICAS QUÍMICAS DE LAS LAGUNAS Y LOS RESTOS SUBFÓSILES DEL SEDIMENTO

1. Relaciones entre las características químicas de las lagunas y los distintos grupos de cladóceros establecidos según su hábitat.

Para explorar la relación entre los restos de cladóceros en el sedimento y las características químicas del agua se establecieron distintos grupos de cladóceros en función de tamaño, formas litorales, planctónicas y tipo de hábitat. Se consideraron como especies litorales todos los taxones pertenecientes a la familia Eurycercidae, a excepción de *Chydorus sphaericus* (Szeroczynska, 1998), por no considerarla una especie estrictamente litoral ni planctónica (Hofmann, 1998), mientras que el grupo de planctónicos lo constituyen los bosmínidos y dáphnidos (Tabla 11).

Respecto a los tipos de hábitat, se excluyeron especies que tras consultar la bibliografía (Hann, 1981; Alonso, 1996; Korhola & Tikkanen, 1991; Szeroczynska, 1998) fue imposible asignar a un hábitat concreto.

Asociados al sedimento	
Taxón	**Bibliografía**
Alona elegans	Alonso,1996
A. orellanai	Alonso,1996
Dunhevedia crassa	Alonso,1996
Phrixura sp.	Alonso,1996
Pleuroxus aduncus	Korhola & Tikkanen, 1991; Szeroczynska, 1998

Asociados al agua	
Taxón	**Bibliografía**
Bosmina sp.	Alonso, 1996
Ceriodaphnia sp.	Alonso, 1996
Daphnia sp.	Alonso, 1996

Asociados a la vegetación	
Taxón	**Bibliografía**
Acroperus harpae	Hann, 1981; Korhola & Tikkanen, 1991; Szeroczynska,1998; Alonso,1996
Alona costata	Korhola & Tikkanen, 1991; Szeroczynska,1998; Alonso,1996
A. guttata	Korhola & Tikkanen, 1991; Szeroczynska,1998; Alonso,1996
A. guttata tub.	
Alona sp. "Pequeño"	Alonso,1996
Alona sp. "Grande"	Alonso,1996
Alonella nana	Korhola & Tikkanen, 1991; Szeroczynska,1998; Alonso,1996
A. excisa	Korhola & Tikkanen, 1991; Szeroczynska,1998; Alonso,1996
A. exigua	Hofmann, 1987; Korhola & Tikkanen, 1991; Szeroczynska,1998; Alonso,1996
Camptocercus rectirostris	Hann, 1981; Korhola & Tikkanen, 1991; Szeroczynska,1998; Alonso,1996
Chydorus piger	Alonso,1996
Ephemeroporus sp.	Alonso,1996
Eurycercus lamellatus	Korhola & Tikkanen, 1991; Szeroczynska,1998; Alonso,1996
G. testudinaria	Hann, 1981; Hofmann, 1987;Korhola, ; Szeroczynska; 1998 Alonso,1996
Pleuroxus sp.	Hann,1981
P. letourneuxi	Hann,1981
Simocephalus sp.	Alonso, 1996
T. ambigua	Alonso,1996

Tabla 11. Clasificación de los cladóceros encontrados en el sedimento en función de su tipo de hábitat y bibliografía consultada.

sin clasificar	
Taxón	**Bibliografía**
Alona rectangula	En zonas de vegetación pero a veces invade el plancton (Alonso,1996)
C. sphaericus	Invade el plancton en ocasiones (Szeroczynska, 1998)
Leydigia sp.	En el sedimento (Hofmann, 1987; Korhola & Tikkanen, 1991; Szeroczynska, 1998). En vegetación (Alonso,1996)

Tabla 11. Continuación.

El pH fue la variable con una influencia más significativa sobre la abundancia, diversidad y abundancia total de cladóceros. Tanto la abundancia total como la diversidad sólo estuvieron afectadas significativamente por el grado de acidez del agua. Las concentraciones de nitrato, nitrógeno total y amonio influyeron de forma significativa y positiva sobre la riqueza de cladóceros, de tal forma que un incremento en las concentraciones de los compuestos de nitrógeno trajo consigo un aumento del número de especies de cladóceros en el sedimento (Tabla 12).

	Riqueza	Diversidad	Abundancia total
SRP	-	-	-
PT	-	-	-
Nitrato	0,40**	-	-
NT	0,39**	-	-
Amonio	0,33*	-	-
Chla	-	-	-
pH	-0,32*	-0,45**	-0,51***
Tª	-	-	-
Conductividad	-	-	-

Tabla 12. Resumen de las correlaciones entre parámetros estructurales de la comunidad de cladóceros y las variables físico-químicas. (*) p<0,05; (**) p<0,01; (***) p<0,001.

Por otra parte, al considerar las abundancias absolutas y relativas de los grupos de cladóceros planctónicos y litorales; la variable de mayor influencia fue la turbidez (Tabla 13). Solamente la abundancia total de los cladóceros litorales fue indiferente al nivel de transparencia del agua. Un aumento de turbidez favoreció a las abundancias total y relativa de las formas planctónicas. Por el contrario, la abundancia relativa de los litorales disminuyo al aumentar la turbidez (Tabla 13).

La concentración de clorofila *a* afectó de forma significativa a la abundancia relativa de litorales y la abundancia total de planctónicos aunque con signo diferente (Tabla 12), ya que la abundancia relativa de los cladóceros litorales disminuyó al aumentar los niveles de clorofila *a*, la abundancia relativa de cladóceros planctónicos aumentó.

Por otra parte, en las lagunas con pH más elevado la abundancia total de cladóceros litorales se redujo significativamente, y un aumento de nitrato favoreció la presencia de restos de este grupo de cladóceros.

Ortofosfato, fósforo total y turbidez fueron las variables que afectaron en mayor medida a la abundancia de cladóceros (Tabla 14). Es el caso de los cladóceros asociados a la vegetación, la relación con las concentraciones de ortofosfato y fósforo total fue negativa.

	Litorales		Planctónicos	
	Ab. Relat.	Ab. total	Ab. Relat	Ab. total
SRP	-	-	-	-
PT	-	-	-	-
Nitrato	-	0,29*	-	-
NT	-	-	-	-
Amonio	-	-	-	-
Chla	-0,38**	-	-	0,33*
pH	-	-0,35*	-	-
Tª	-	-	-	-
Conductividad	-	-	-	-
Turbidez	-0,459**	-	0,36*	0,33*
Oxígeno	-	-	-	-

Tabla 13. Resumen de las correlaciones entre la abundancia absoluta y relativa de cladóceros litorales y planctónicos y las variables físico-químicas. (*) p<0,05; (**) p<0,01; (***) p<0,001.

	Vegetación		Sedimento		Agua	
	Ab. Relat.	Ab. Tot.	Ab. Relat	Ab. Tot.	Ab. Relat	Ab. Tot.
SRP	-0,39**	-0,31*	0,61***	0,56***	-	-
PT	-0,53***	-0,36*	0,56***	0,51***	-	-
Nitrato	-	-	-	-	-	-
NT	-	-	-	-	-	-
Amonio	-	-	-	-	-	-
Chla	-	-	-	-	0,35*	0,33*
pH	-	-0,38**	-	-	-	-
Tª	-	-	-	-	-	-
Conductividad	-	-	-	-	-	-
Turbidez	-0,50***	-	0,34**	0,32*	0,43**	0,33*
Oxígeno	-	-	-	-	-	-

Tabla 14. Resumen de las correlaciones entre la abundancia absoluta y relativa de cladóceros asociados a hábitat de vegetación, sedimento y agua y las variables físico-químicas. (*) p<0,05; (**) p<0,01; (***) p<0,001.

Para los cladóceros asociados al sedimento, el incremento de fósforo total y ortofosfato produjo un aumento de su abundancia. La turbidez tuvo efectos de distinto signo sobre los grupos de cladóceros (Tabla 14). Mientras que los cladóceros asociados a la vegetación se vieron afectados negativamente por las aguas turbias, los cladóceros asociados al sedimento y los planctónicos mostraron preferencia por ambientes con escasa transparencia del agua. La clorofila *a* sólo influyó positivamente sobre las abundancias absoluta y relativa de los cladóceros de agua libre (Tabla 14).

La representación gráfica mediante box-plot permitió establecer las variaciones en la riqueza total, en la abundancia absoluta y relativa de los tres grupos de cladóceros asociados a distintos hábitat así como de los otros grupos biológicos encontrados en el sedimento en relación con las concentraciones de fósforo total y clorofila *a* (Figura 19).

Se establecieron 5 niveles de concentración tanto para el fósforo total como para la clorofila *a* (Tabla 15).

Niveles de PT	**1(<50 μg/l)**	**2 (50-150 μg/l)**	**3 (150-300 μg/l)**	**4(300-600 μg/l)**	**5 (>600 μg/l)**
Nº lagunas	5	21	5	5	10
Niveles de Chl-a	**1(<5 μg/l)**	**2 (5-10 μg/l)**	**3 (10-20 μg/l)**	**4(20-40 μg/l)**	**5 (>40 μg/l)**
Nº lagunas	6	13	13	5	10

Tabla 15. Categorías establecidas en función de los niveles de fósforo total y clorofila a.

No existió un cambio significativo de la diversidad y la riqueza de cladóceros a lo largo del gradiente de fósforo total (Figura 19). En ninguno de los dos casos se observó una tendencia de variación clara respecto al PT y en ambos la abundancia fue máxima en lagunas con valores de PT por encima de los 300 μg/L.

La abundancia total de los cladóceros planctónicos disminuyó tanto en las lagunas con concentraciones más bajas de PT (por debajo de 50 μg/L) como en las lagunas con las concentraciones más elevadas (por encima de 600 μg/L). En los demás niveles de fósforo total la abundancia total de cladóceros planctónicos fue muy variable (Figura 19).

Respecto a la abundancia relativa de los cladóceros asociados a zonas sin vegetación, fue más baja en aquellas lagunas con concentraciones de fósforo total por debajo de 300 μg/L. Al contrario sucedió con la abundancia relativa de los cladóceros asociados a la vegetación ya que las mayores abundancias de estos cladóceros se alcanzaron en las lagunas con niveles de fósforo total por debajo de 300 μg/L (Figura 19). En los demás niveles la abundancia relativa de los cladóceros que habitan entre la vegetación fue más variable.

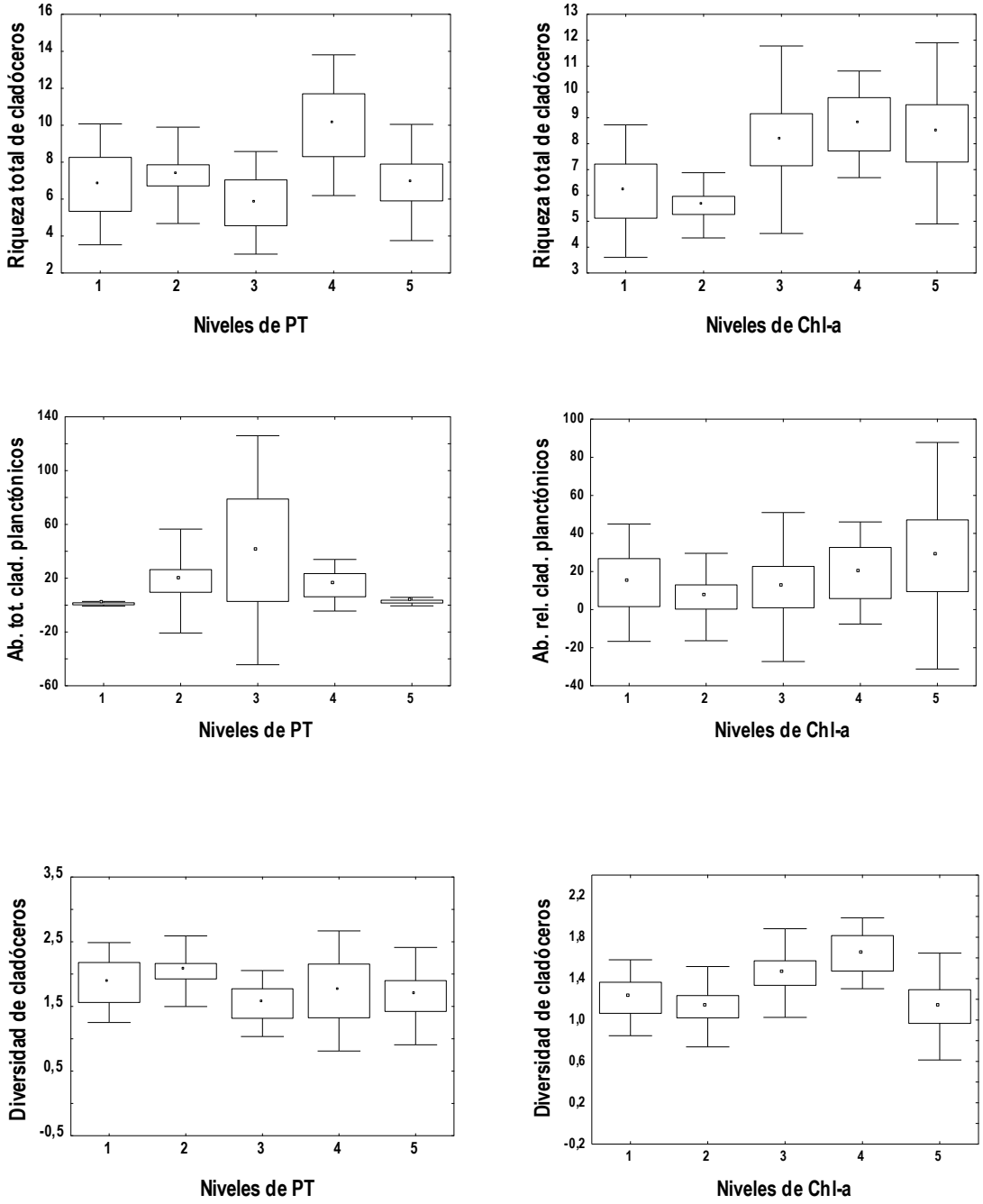


Figura 19. Variación de algunas características estructurales de la comunidad de cladóceros a lo largo del gradiente de eutrofización representado por los rangos de PT (izda) y Chl-*a* (dcha). (*) ANOVA de un factor con p<0.05. ■ Media □ Error estándar ⌶ Desviación estándar

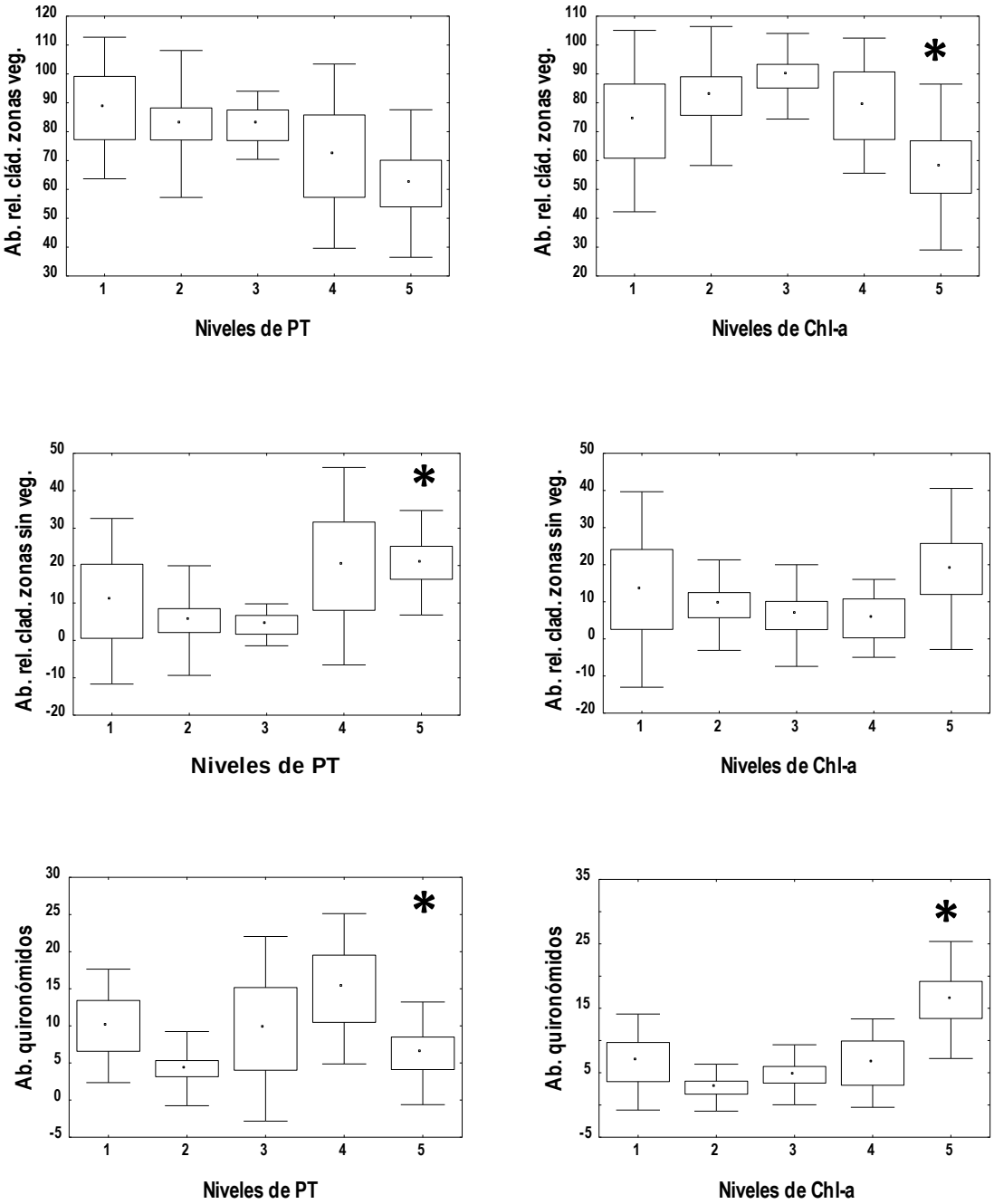


Figura 19. Continuación.

No existió un cambio significativo de la riqueza de los cladóceros a lo largo del gradiente de fósforo. Únicamente se apreció cierto incremento del número de especies en lagunas con niveles de fósforo total entre 300 y 600 μg/L (Figura 19). Y tanto la abundancia de cladóceros asociados a la vegetación así como

las abundancias de tecamebas y quironómidos no experimentaron tendencias de variación respecto a las distintas concentraciones de fósforo total.

Tanto la abundancia relativa de los cladóceros asociados a la vegetación como la abundancia de quironómidos estuvieron afectadas significativamente por las variaciones en los niveles de clorofila *a* (Figura 19). Los cladóceros asociados a la vegetación presentaron abundancias relativas más altas en las lagunas con niveles de clorofila *a* intermedios (10-20 μg/L) y las abundancias más bajas cuando los niveles de clorofila *a* estuvieron por encima de 40 μg/L, en el resto de niveles presentaron abundancias muy variables. Por el contrario, la abundancia de los quironómidos fue más reducida en las lagunas con concentraciones de clorofila *a* entre 5 y 20 μg/L mientras que las abundancias más altas se cuantificaron en sistemas lacustres con concentraciones de clorofila a por encima de 40 μg/L (Figura 19).

La abundancia relativa de los cladóceros asociados a la vegetación así como la abundancia de quironómidos estuvieron afectadas significativamente por las variaciones en los niveles de Clorofila *a*. Los cladóceros asociados a la vegetación presentaron abundancias relativas más altas en las lagunas con niveles de clorofila *a* intermedios (10-20 μg/L) y las abundancias más bajas cuando los niveles de clorofila *a* estuvieron por encima de 40 μg/L. En el resto de niveles presentaron abundancias muy variables (Figura 19). Por el contrario, la abundancia de los quironómidos fue más reducida en las lagunas con concentraciones de clorofila *a* entre 5 y 20 μg/L mientras que las abundancias más altas se cuantificaron en sistemas lacustres con concentraciones de clorofila *a* por encima de 40 μg/L.

Las lagunas con mayor riqueza de cladóceros fueron aquellas que presentaron niveles de clorofila *a* por encima de 10 μg/L. Por debajo de este valor la riqueza total de cladóceros sufrió un marcado descenso (Figura 19).

Las abundancias relativas de cladóceros planctónicos, de cladóceros asociados a la vegetación así como las abundancias de tecamebas y ostrácodos no experimentaron ninguna tendencia de variación respecto a los niveles de concentración establecidos para la clorofila *a*.

2. Relación entre las características químicas de las lagunas y la abundancia de los taxones de cladóceros y otros grupos biológicos

Al analizar el efecto de las características químicas del agua sobre la abundancia de los diferentes taxones, la concentración de fósforo total fue una de las variables que pareció influir de forma generalizada sobre los diferentes taxones de cladóceros (Tabla 16). Hasta un total de 12 taxones mostraron una correlación significativa con este nutriente. La correlación fue negativa en el caso del grupo *Alona* tipo "Grande" (ABIG), *Alonella nana* (ANAN), *Acroperus harpae* (AHAR), *A. excisa* (AEXC), *A. exigua* (AEXG) *Camptocercus rectirostris (CAMP), Eurycercus lamellatus* (EURY), *Graptoleberis testudinaria* (GRTS) y las tecamebas

(TECA), mientras que los géneros *Daphnia* (DLON y DPUL), *Leydigia* (LEYD) y *Ceriodaphnia* (CERI), junto con *Dunhevedia crassa* (DUCR) estuvieron favorecidos por un aumento de la concentración de fósforo.

Al igual que sucedió para el fósforo total, la concentración de ortofosfato influyó de forma negativa sobre la abundancia del grupo *Alona* tipo "Grande" (ABIG), *Alonella nana* (ANAN), *A. excisa* (AEXC), *A. exigua* (AEXG), *Eurycercus lamellatus* (EURY), *Graptoleberis testudinaria* (GRTS) y las tecamebas (TECA). Sin embargo, el número de restos de *Dapnh*ia grupo *longispina* (DLON), *Ceriodapnia* sp. (CERI), *Dunhevedia crassa* (DUCR), *Leydigia* sp. (LEYD) y *Pleuroxus* sp. (PLSP) aumentó con el incremento de los niveles de ortofosfato (Tabla 16).

	SRP	PT	Nit.	NT	Amonio	Chla	pH	Cond.	Turbidez	Oxígeno
AHAR	-	-0,41**	-	-	-	-	-	-0,29*	-0,44**	-
ACOS	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
AELE	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
AGUT	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
AGTB	-	-	-	0,31*	-	-	-	-	-	-
AORE	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
AREC	-	-	-	-	-	0,31*	0,31*	-	-	-
ALSP	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ABIG	-0,40**	-0,50***	-	-	-	-	-0,53***	-	-0,41**	-
ASML	-	-	-	-	0,34*	-		-	-	-
ANAN	-0,47***	-0,35*	-	-	-	-	-0,36*	-	-	-0,33*
AEXC	-	-	-	-	-0,38**	0,42**	-	-	-	-
AEXG	-0,41**	-0,34*	-	-	-0,32*	-	-0,36*	-0,29*	-	-
BOSM	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
CAMP	-	-0,31*	-	-	-	-	-	-	-	-
CERI	-	0,31*	-	0,31*	-	0,32*	-	-	0,39**	-
CHPG	-	-	-	-	-	-	-0,39**	-0,30*	-	-
CHSP	-	-	-	0,32*	-	-	-	-	-	-
DLON	0,40**	0,34*	-		-		-	-		-
DPUL		0,30*					0,31*			
DUCR	0,42**	0,34*	-	-	-	-	-	-	-	-
EPHE	-	-	-	-	-0,30*	-	-	-0,32*	-	-
EURY	-0,35*	-0,43**	-	-	-	-	-0,50***	-0,30*	-0,31*	-0,47***
GRTS	-0,45**	-0,33*	-	0,36*	-	-	-	-0,32*	-	-
LEYD.	-	0,36*	-	-	-	-	-	-	-	-
PHRI	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
PLSP	0,34*	-	-	-	-	-	-	-	-	-
PLAD	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
PLLE	-	-	-	-	-	-	-	0,45***	-	-
SIMO	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
TAMB	-	-	-	-	-	-	-	0,32*	-	-
QUIR	-	-	-	0,44**	-	0,38**	-	-	-	-
OSTRA	-	-	-	-	-	-	-	0,36*	-	-
TECA	-0,43**	-0,34*	-	0,32*	-	-	-0,32*	-	-	-

Tabla 16. Resumen de las correlaciones entre las abundancias de los taxones encontrados en el sedimento y las variables físico-químicas. (*) p<0,05; (**) p<0,01; (***) p<0,001.

La conductividad fue junto con el fósforo total, la variable que más influencia ejerció sobre las abundancias de los diferentes taxones registrados en el sedimento. Esta influencia fue positiva para los ostrácodos, *Tretocephala ambigua* (TAMB) y *Pleuroxus letourneuxi* (PLLE), mientras que *Acroperus harpae* (AHAR), *Alonella exigua* (AEXG), *Chydorus piger* (CHPG), *Ephemeroporus* sp. (EPHE), *Eurycercus lamellatus* (EURY) y *Graptoleberis testudinaria* (GRTS) presentaron una correlación negativa con los niveles de mineralización (Tabla 16).

De las distintas formas del nitrógeno, la concentración de nitrato no afectó significativamente a ninguno de los 31 taxones del sedimento mientras que el aumento del contenido de NT incrementó la abundancia de algunos taxones (Tabla 16). *Alonella excisa* (AEXC) *Alonella exigua* (AEXG) y *Ephemeroporus* sp. (EPHE) mostraron una correlación negativa con el amonio, mientras que fue positiva para *Alona* tipo "Pequeño".

El aumento de clorofila *a* supuso un aumento de las poblaciones de *Alona rectangula* (AREC), *A. excisa (AEXC), Ceriodaphnia* sp. (CERI) y *Daphnia* (DPUL y DLON) fueron positivas y en cuanto al pH, la abundancia de de algunas especies disminuyó en las lagunas más básicas.

La abundancia de la mayor parte de cladóceros correlacionados con el pH aumentó en las lagunas menos básicas y únicamente *Alona rectangula* y *Daphnia* grupo *pulex* (DPUL) presentaron una correlación positiva con esta variable.

Cuatro taxones mostraron correlaciones significativas con la turbidez, *Acroperus harpae* (AHAR), *Alona* tipo "Grande" (ABIG) y *Eurycercus lamellatus* (EURY) se correlacionaron positivamente mientras que *Ceriodaphnia* sp. (CERI) se vio favorecido por el incremento de la turbidez del agua (Tabla 16).

Con el fin de determinar el rango de tolerancia y óptimo de cada especie en relación con la composición química del agua se realizaron funciones de transferencia (Figura 20). Dichos análisis nos permitieron determinar los valores preferentes de las distintas variables físico-químicas para los taxones del sedimento. Se eliminaron de estos cálculos aquellas especies que aparecieron en una única muestra.

Para la mayoría de las variables las especies presentaron un amplio rango de tolerancia. Sin embargo, las especies del grupo *Alona* tipo "Grande" (ABIG), *Ephemeroporus* sp. (EPHE), *Camptocercus rectirostris* (CAMP), *Acroperus harpae* (AHAR), *Bosmina* sp. (BOSM), las especies del género *Alonella* (ANAN, AEXC, AEXG), *Eurycercus lamellatus* (EURY) o las tecamebas (TECA) se caracterizaron por presentar óptimos de abundancia en concentraciones bajas de fósforo total, bajos pH y conductividad (Figura 20). Por otro lado, las especies del género *Pleuroxus* (PLSP, PLAD, PLLE), del género *Leydigia* (LEYD), *Alona elegans* (AELE), *Dunhevedia crassa* (DUCR), *Daphnia* (DLON y DPUL) o los ostrácodos presentaron mayor tolerancia frente a elevados niveles de nutrientes, elevada mineralización y mayor afinidad por ambientes turbios.

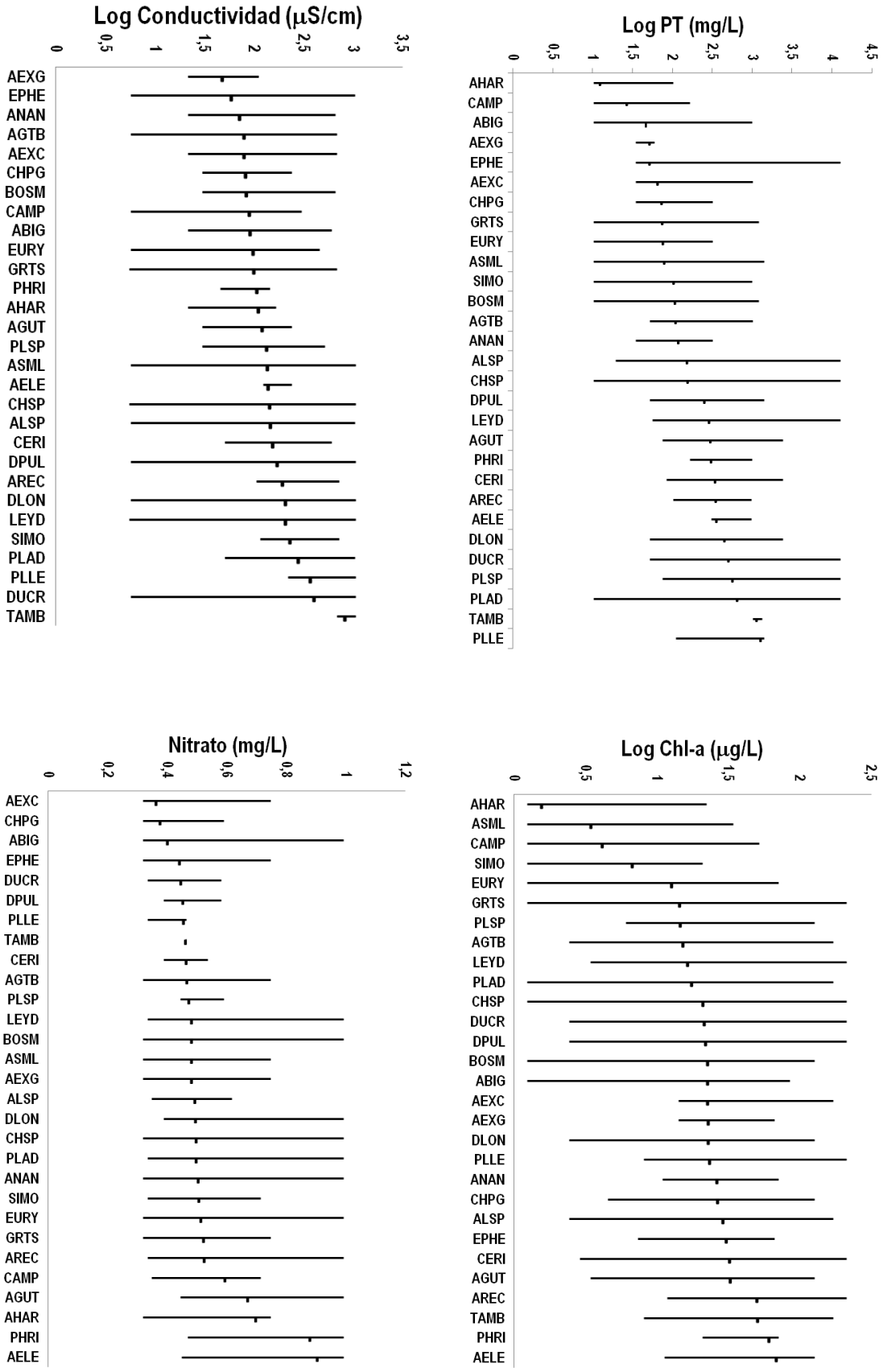


Figura 20. Distribución y máximos de abundancia de los taxones de cladóceros en función de diversas variables físico-químicas.

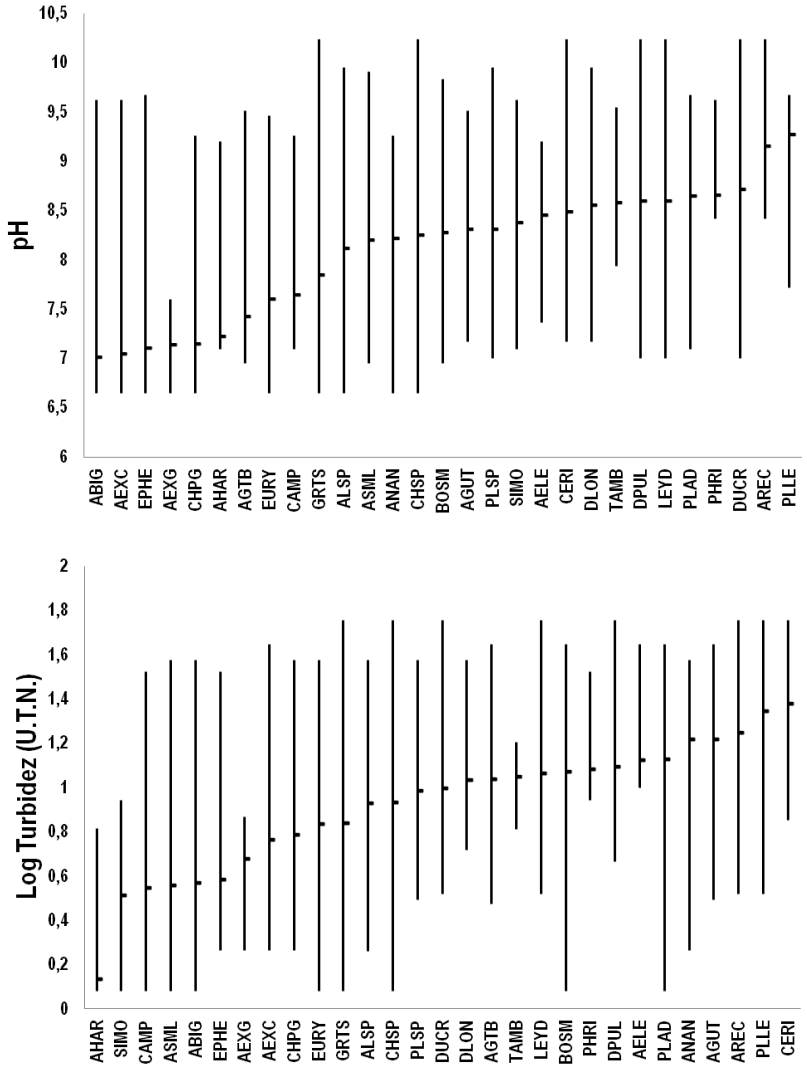


Figura 20. Continuación.

Chydorus sphaericus (CHSP) se mostró como la especie más tolerante a un amplio gradiente químico mientras que *Acroperus harpae* (AHAR) presentó la menor tolerancia a altas concentraciones de fósforo total, clorofila *a* y elevados valores de turbidez y temperatura (Figura 20).

Si tenemos en cuenta los valores de concentración de fósforo total establecidos para la clasificación de las lagunas en nuestro estudio, tres taxones de cladóceros tuvieron su óptimo en lagunas con concentraciones de fósforo total por debajo de 50 μg/L, 11 en lagunas con concentraciones entre 50 y 150 μg/L, 3 en aguas con niveles de fósforo total entre 150 μg/L y 300 μg/L, 6 en ambientes con concentraciones entre 300 μg/L y 600 μg/L y 4 en lagunas con valores de fósforo por encima de 600 μg/L.

Solamente *Tetrocephala ambigua* (TAMB) y *Pleuroxus letourneuxi* (PLLE) tuvieron un óptimo por encima de 1000 μg/L. *Pleuroxus aduncus* (PLAD) y *Chydorus sphaericus* (CHSP) fueron los cladóceros con

mayor rango de tolerancia frente a los niveles de fósforo total ya que el rango de distribución para ambos osciló entre los 10 μg/L medidos en Diel y los 12000 μg/L medidos en Sotillos Bajeros. *Alonella exigua* (AEXG) fue la especie con un menor rango de tolerancia ya que estuvo presente en tres lagunas con niveles de fósforo total que oscilaron entre los 35 μg/L de Pradales y los 60 μg/L medidos en Campillo (Figura 20).

En base a los resultados correspondientes a las funciones de transferencia llevadas a cabo con el logaritmo de la concentración de clorofila *a* se puede señalar que los niveles de esta variable no parecieron afectar de forma destacada a la distribución de los cladóceros, ya que la mayoría de ellos se encontraron en ambientes con concentraciones muy diferentes de clorofila *a*. Solamente *Acroperus harpae* (AHAR), el grupo de las especies de pequeño tamaño del género *Alona* (ASML) y *Campotocercus rectirostris* (CAMP) presentaron un óptimo por debajo de 5 μg/L, que corresponde a lagunas ultraoligotróficas de acuerdo con la clasificación de la OECD (1982). *Simocephalus sp*. (SIMO) fue el único taxón con un óptimo (6 μg/L) en niveles correspondientes a las lagunas oligotróficas (Figura 20). Hasta un total de 15 taxones, entre los que se encontraron *Bosmina longirostris* (BOSM), *Pleuroxus letourneuxi* (PLLE) o *Alona guttata* (AGUT) situaron su óptimo entre unos valores de 20 y 40 μg/L, que corresponden a lagunas clasificadas como eutróficas. *Alona rectangula* (AREC), *Tretocephala ambigua* (TAMB), *Phrixura leei* (PHRI) y *Alona elegans* (AELE) fueron los cladóceros con los óptimos más altos, situados todos ellos por encima de 40 μg/L, valor que marca el límite para las lagunas hipereutróficas. *Alona elegans* (AELE) por ejemplo estuvo presente en tres lagunas, de las cuales dos tuvieron niveles de clorofila *a* por encima de 70 μg/L (Figura 20). La gran mayoría de los restos subfósiles identificados tuvieron un amplio margen de distribución, especialmente *Graptoleberis testudinaria* (GRTS), *Chydorus sphaericus* (CHSP), *Dunhevedia crassa* (DUCR), el grupo de *Daphnia pulex* (DPUL) o *Ceriodaphnia sp*. (CERI), ya que en todos estos taxones su rango de distribución osciló en más de 200 μg/L entre la laguna con menor concentración donde se encontraron y en la de mayor concentración (Figura 20). Sin embargo, existieron algunos cladóceros cuya distribución si estuvo afectada por los niveles de clorofila *a* como fue el caso de *Alonella exigua* (AEXG) cuya presencia se encontró limitada entre los 14 μg/L medidos en Campillo y los 66 μg/L de Pradales. Un caso similar fue el de *Alonella nana* (ANAN) presentes en 15 lagunas y cuyos valores de clorofila *a* oscilaron entre los 71 μg/L de Zuares y los 12 μg/L de Antimio (Figura 20).

Con relación a los niveles de conductividad se observó como numerosas especies de cladóceros mostraron una amplia distribución frente al grado de mineralización de las lagunas (Figura 20). Hasta un total de doce taxones como *Ephemeroporus sp*. (EPHE), *Camptocercus rectirostris* (CAMP), *Alona guttata tuberculata* (AGTB), *Eurycercus lamellatus* (EURY), *Graptoleberis testudinaria* (GRTS), *Chydorus sphaericus* (CHSP) o *Dunhendia crassa* (DUCR) estuvieron presentes a lo largo de todo el rango de

conductividad. Fue especialmente significativo el caso de *Camptocercus rectirostris* (CAMP), ya que a pesar de ser identificado únicamente en 4 lagunas, éstas presentaron un amplio rango de mineralización, desde los 5,7 μS/cm medidos en Velaza y los 308 μS/cm de Sentiz (Figura 20).

Los cladóceros con un intervalo de distribución más estrecho fueron *Alonella exigua* (AEXG) y *Phrixura leii* (PHRI) ya que en ambos casos los valores de conductividad oscilaron en torno a 100 μS/cm entre la laguna con menor y mayor conductividad (Figura 20). Respecto a los óptimos de cada taxón se apreció como la mayor parte de ellos se situaron en valores por encima de 100 μS/cm y *Pleuroxus letourneuxi (PLLE), Dunhevedia crassa* (DUCR) y *Tretocephala ambigua* (TAMB) presentaron sus óptimos por encima de 350 μS/cm. El resto de taxones presentaron sus óptimos en un intervalo de mineralización entre 30 y 350 μS/cm, siendo *Alonella exigua* la especie con menor tolerancia (Figura 20).

Al igual que sucedió en la mayoría de variables físico-químicas, la mayor parte de taxones presentaron una amplia distribución en función de la concentración de nitrato (Figura 20). Su óptimo se encuentró en un rango comprendido entre 0,02 y 0,30 mg/L. *Alona elegans* (AELE) y *Phrixura* sp. (PHRI) se caracterizaron por ser las especies con mayor tolerancia a elevados niveles de nitrato, presentando su óptimo en concentraciones por encima de 0,50 mg/L.

Con respecto al pH (Figura 20) ninguno taxón presentó su máximo desarrollo en un valor inferior a 7. Únicamente *Alona rectangula* (AREC) y *Pleuroxus letourneuxi* (PLLE) alcanzaron su óptimo en un pH superior a 10.

Graptoleberis testudinaria (GRTS), *Chydorus sphaericus* (CHSP), y *Bosmina* (BOSM) fueron los cladóceros con la distribución más amplia respecto a los niveles de turbidez (Figura 20) y especialmente significativo fue el caso de *Pleuroxus aduncus* (PLAD) ya que a pesar de que sólo estuvo presente en 12 lagunas *su* rango fue, conjuntamente con las anteriores especies citadas, el de mayor amplitud. De *Camptocercus rectirostris* (CAMP) sólo se identificaron restos en tres lagunas pero su rango de distribución fue bastante amplio situándose entre 1, 2 UTN y 33 UTN (Figura 20). Igualmente *Chydorus piger* (CHPG) estuvo presente únicamente en 7 lagunas pero con unos valores de turbidez que oscilaron entre 7 UTN medidos en Campillo y 13,6 UTN medidos en Cansinos.

Las especies más afectadas por el nivel de turbidez del agua fueron *Alonella exigua* (AEXG) y *Tretocephala ambigua* (TAMB) ya que en ambos casos sólo se contabilizaron restos en lagunas con unos rangos de variación de turbidez bastante estrechos.

3. Definición de gradientes ambientales en las lagunas y ordenación de los restos subfósiles respecto a los mismos

Para identificar gradientes ambientales predominantes en el conjunto de las lagunas y establecer la ordenación de las diferentes especies respecto a dichos gradientes se realizó un Análisis de Correspondencias Canónicas utilizando los valores de la abundancia de los taxones encontrados en el sedimento y las variables físico-químicas medidas en el agua, además de la profundidad y PVI.

Las correlaciones entre los ejes de las especies y los ejes de las variables ambientales alcanzaron valores comprendidos entre 0,858 y 0,804 correspondientes al segundo y tercer eje respectivamente. El porcentaje de varianza explicada para los dos primeros ejes fue de 50,8 % (Tabla 17). Tanto el primer eje como la suma de los cuatro ejes fue significativa (Test de Montecarlo, p=0,002).Las variables mejor correlacionadas con el primer eje del análisis fueron ortofosfato, conductividad, pH y PT, de modo que se puede señalar que las principales fuentes de variación en las lagunas fueron el grado de mineralización y el de eutrofía. En lo referente al segundo eje, las variables con mayor valor de correlación fueron la clorofila *a*, la turbidez, la temperatura y el PVI.

	Eje I	**Eje II**
Autovalores	0,262	0,150
Correlación especies-variables	0,855	0,858
% Varianza acumulada en los datos de las especies	12,7	19,9
% Varianza acumulada relación especies-variables	32,3	50,8

Tabla 17. Autovalores y porcentaje de varianza absorbido por cada uno de los ejes.

Con relación al gradiente de eutrofía y mineralización definido por el primer eje, podemos distinguir dos grupos de taxones (Figura 21). El primero de ellos está constituido por especies y géneros que se sitúan en el segundo y tercer cuadrantes, *Chydorus piger* (CHPG), *Ephemeroporus* sp. (EPHE), *Eurycercus lamellatus* (EURY), *Graptoleberis testudinaria* (GRTS), *Acroperus harpae* (AHAR), las especies del género *Alonella* (ANAN, AEXC, AEXG), *Camptocercus rectirostris, Bosmina longirostris* (BLON) y alguna especie del género *Alona* (Figura 21). Todas ellas fueron más frecuentes en las lagunas de Pradales (Pra), Ennedio (EnM), Campillo (Cam), Ribas (Rib), San Marcos (SMa), Llanos de la Herrada (LlH), Sentiz (STZ), caracterizadas por presentar bajos contenidos de fósforo total y ortofosfato; valores de pH más bajos; mineralización débil, escasa turbidez y cierto desarrollo de la vegetación acuática (Figura 22).

El segundo grupo se distribuyó por el primer y cuarto cuadrante. Se trata de especies que presentaron una predilección por aguas con altos contenidos de nutrientes, pH altos y elevada conductividad como *Dunhevedia crassa* (DUCR), *Leydigia* sp. (LEYD), *Tretocephala ambigua* (TAMB), algunas especies del género *Alona* y las especies del género *Pleuroxus* (PLSP, PLAD, PLLE). Estos taxones presentaron elevadas abundancias en lagunas como Boada (Boa), Navahornos (Nvh), Navalayegua (Nvy), Navas de Oro (NvO), Samboal (Sam), Sotillos Bajeros (SoB) o Villaciervitos (Vcv) en cuyas aguas se encontraron elevadas concentraciones de fósforo total y ortofosfato o en lagunas como Cansinos que se caracterizó por su elevada conductividad (Figura 22). Todas ellas presentaron un pH en torno a 9.

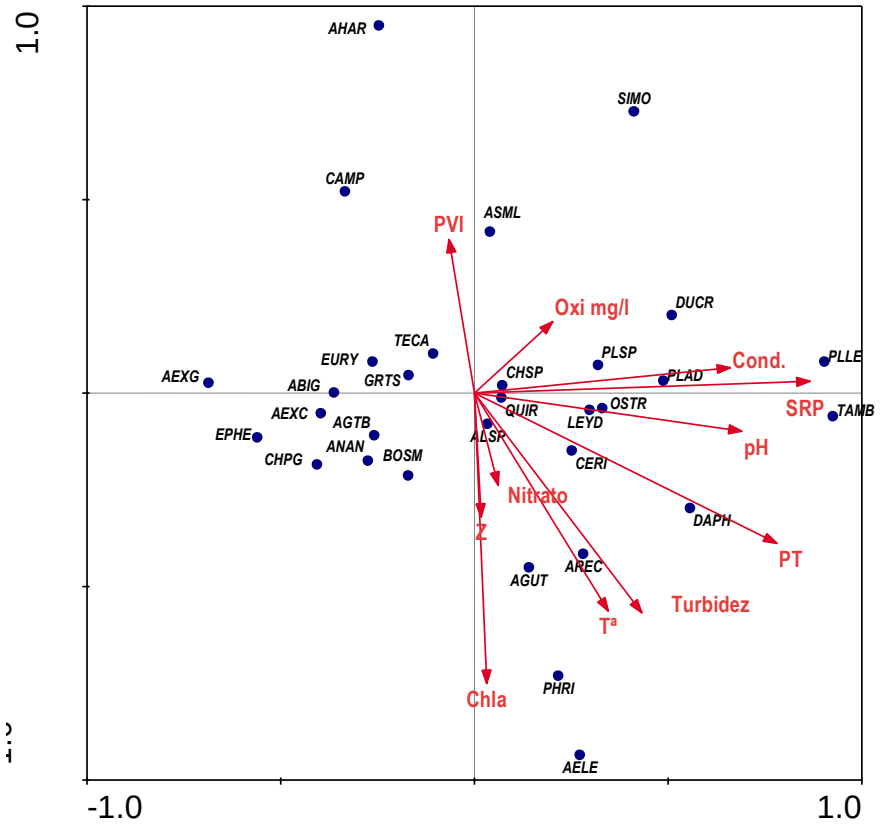


Figura 21. Diagrama de ordenación CCA (ejes I y II) de la abundancia de restos fósiles de las distintas especies encontradas en el sedimento y de las características físicas y químicas de las lagunas.

Por último, se observó un tercer grupo situado en el cuarto cuadrante y asociado fundamentalmente al gradiente de vegetación establecido por el segundo eje del análisis de CCA. Este grupo estuvo constituido por *Alona guttata* (AGUT), *Phrixura* sp. (PHRI), *Alona elegans* (AELE) y *Alona rectangula* (AREC) que fueron especialmente abundantes en lagunas con escasa vegetación, gran desarrollo del fitoplancton y elevada turbidez como Zuares (Zua), Villadangos (Vdg), Tremedosa (Tre) y Almaraz (Alm).

La posición extrema de Diel probablemente es debida a su bajo valor de temperatura, de 13º C y de clorofila *a* (0,24 µg/L). (Figura 22).

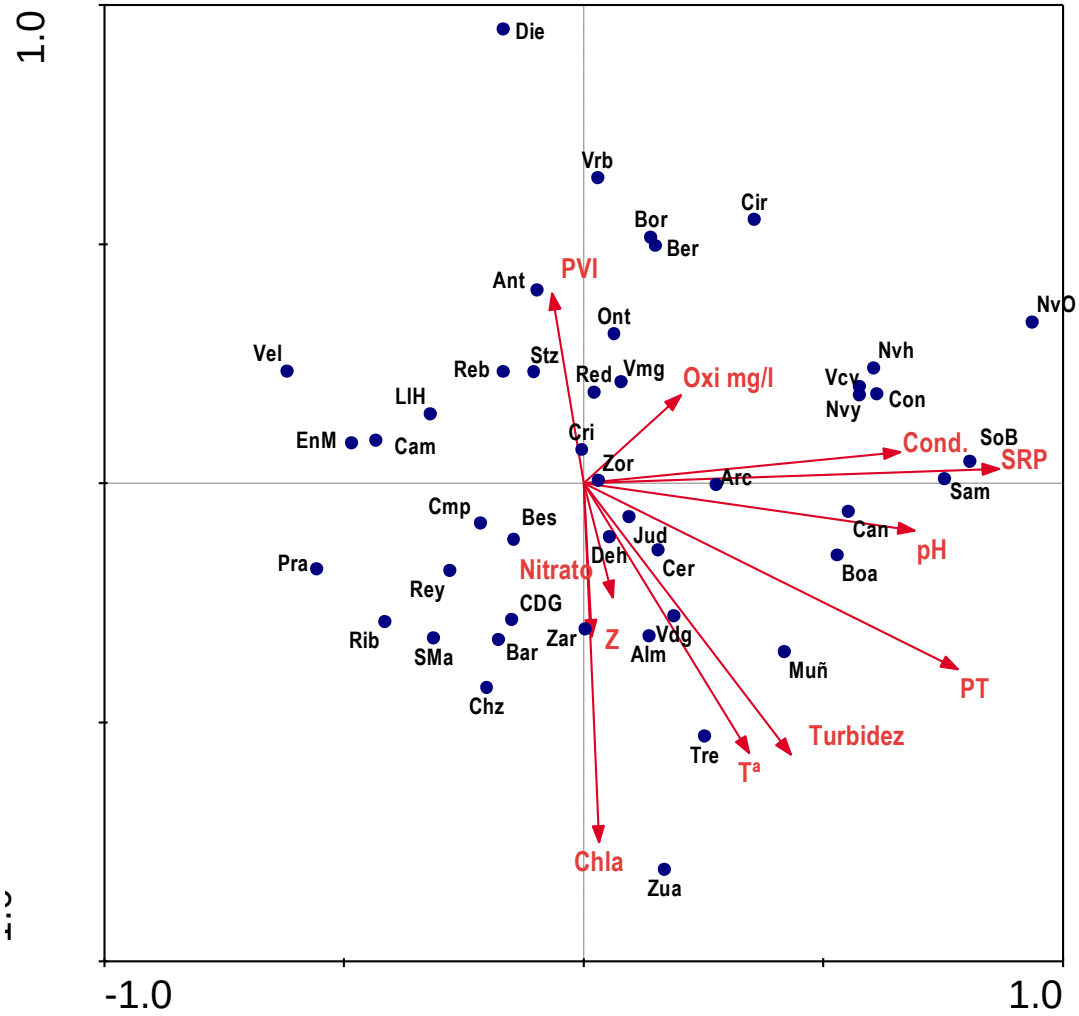


Figura 22. Diagrama de ordenación CCA (ejes I y II) de las lagunas en función de los taxones encontrados en el sedimento y de las características físicas y químicas de las lagunas.

RELACIONES ENTRE LOS RESTOS SUBFÓSILES DEL SEDIMENTO Y VARIABLES AMBIENTALES, MORFOLÓGICAS Y BIOLÓGICAS DE LAS LAGUNAS

Al igual que con las variables físico-químicas, se llevo a cabo un análisis de correlación de Spearman entre las variables ambientales y morfológicas de las lagunas con los distintos grupos de organismos encontrados en el sedimento (Tabla 18).

Tanto la riqueza de cladóceros como la diversidad estuvieron afectadas significativamente por la profundidad de las lagunas (Tabla 18). En ambos casos, el incremento de profundidad les influyó negativamente.

La diversidad aumentó significativamente en lagunas situadas en zonas con mayor precipitación mientras que la abundancia de cladóceros no mostró ninguna relación significativa con los parámetros considerados en este estudio.

	Riqueza	Diversidad	Abundancia
Temperatura media	-	-	-
Precipitación media	-	0,47***	-
Altitud	-	-	-
Profundidad	-0,35*	-0,32*	-
Área	-	-	-
Temperatura del agua	-	-	-

Tabla 18. Resumen de las correlaciones entre características estructurales de los restos subfósiles de cladóceros y las variables ambientales y morfológicas de las lagunas. (*) p<0,05; (**) p<0,01; (***) p<0,001.

	Litorales		Planctónicos	
	Ab. Abs.	Ab. Rel.	Ab. Abs.	Ab. Rel.
Temperatura media	-	-0,31*	0,40**	0,39**
Precipitación media	0,34*	-	-	-
Altitud	-	0,30*	-0,30*	-
Profundidad	-0,32*	-	-	-
Área	-	-	-	-
Temperatura del agua	-	-	-	-

Tabla 19. Resumen de las correlaciones entre la abundancia absoluta y relativa de cladóceros litorales y planctónicos y las variables ambientales y morfológicas de las lagunas. (*) p<0,05; (**) p<0,01; (***) p<0,001.

La temperatura media del aire fue la variable que más influyó sobre la abundancia de los grupos de cladóceros litorales y planctónicos así como a la abundancia de los cladóceros asociados a la vegetación, a los cladóceros del agua y a los asociados al sedimento (Tablas 19 y 20). Esta influencia fue distinta dependiendo del grupo. En el caso de los cladóceros litorales y los asociados a la vegetación este efecto sólo se manifestó en su abundancia relativa que disminuyó al aumentar la temperatura media ambiental. Sin embargo, tanto la abundancia total como la abundancia relativa de los cladóceros planctónicos al igual que los cladóceros de agua libre y los asociados al sedimento se vieron favorecidas por un aumento de la temperatura (Tablas 19 y 20).

La temperatura del agua no afectó significativamente a la abundancia de ninguno de los grupos de cladóceros establecidos.

Por otra parte, la abundancia de los cladóceros litorales así como la abundancia de los asociados a la vegetación y la de los cladóceros asociados al sedimento, aumentó significativamente al hacerlo los valores de precipitación media.

El incremento de la altitud supuso un aumento de formas litorales y de los cladóceros que habitan en la vegetación y un descenso de las planctónicas (Tablas 19 y 20).

En cuanto a las variables morfológicas consideradas ninguna de las variables referidas a la abundancia de cladóceros estuvo relacionada con la superficie de las lagunas, en tanto que la profundidad sólo produjo un efecto negativo sobre la abundancia de cladóceros litorales (Tabla 19).

	Vegetación		**Sedimento**		**Agua**	
	Ab. Abs.	**Ab. Rel.**	**Ab. Abs.**	**Ab. Rel.**	**Ab. Abs**	**Ab. Rel.**
Temperatura media	-	-0.451**	0.360*	0.300*	0.401**	0.399*
Precipitación media	0.42**	0.314*	-0.431**	-0.486***		-
Altitud	-	0.342*	-	-		-0.312*
Profundidad	-	-	-	-		-
Área	-	-	-	-		-
Temperatura del agua	-	-	-	-		-

Tabla 20. Resumen de las correlaciones entre la abundancia absoluta y relativa de los restos subfósiles de cladóceros asociados a la vegetación, sedimento y agua y las variables ambientales y morfológicas de las lagunas. (*) p<0.05; (**) p<0.01; (***) p<0.001.

En relación a los 31 taxones identificados en el sedimento, fue la precipitación media la que más influyó en la abundancia de un mayor número de taxones (Tabla 21). La abundancia de 13 taxones mostró una relación significativa con dicha variable ambiental. Lagunas situadas en zonas con menores valores de precipitación media presentaron mayores abundancias de *Daphnia* sp., *Dunhevedia crassa* y *Pleuroxus aduncus*. El resto de cladóceros afectados significativamente por la precipitación incrementaron sus

abundancias en áreas donde las lluvias eran más frecuentes. En todos los casos, a excepción de *Chydorus sphaericus*, estuvieron afectadas las abundancias totales y relativas (Tabla 21).

La temperatura media influyó de forma significativa sobre la abundancia de 8 taxones. El aumento de temperatura implicó un descenso en la abundancia de *Alonella nana*, *Alonella exigua* y *Eurycercus lamellatus*. Sin embargo, *Bosmina logirostris*, *Leydigia* sp. y las dos especies de *Pleuroxus*: *P. aduncus*, *P. letourneuxi* estuvieron mejor representadas en aquellas lagunas donde la temperatura media fue más alta (Tabla 21).

	Tª media		Precip. media		Altitud		Área		Profundidad	
	Ab.Abs.	Ab.rel	Ab.Abs.	Ab.rel	Ab.Abs.	Ab.rel	Ab.Abs.	Ab.rel	Ab.Abs.	Ab.rel
Acroperus harpae	-	-	0,30*	0,30*	-	-	-	-	-	-
Alona costata	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A.elegans	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A.guttata	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A.guttata tub.	-	-	-	-	0,42**	0,41**	-	-	-	-
A.orellanai	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A.rectangula	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Alona sp.	0,30*	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Alona tipo "Grande"	-	-	0,43**	0,40**	-	-	-	0,30*	-	-
Alona tipo "Peq."	-	-	-	-	-	-	-	-	-0,32*	-
Alonella nana	-0,30*	-	0,37**	0,34*	-	-	-	-	-	-
A. excisa	-	-	-	-	0,32*	0,30*	-	-	-	-
A. exigua	-0,43**	-0,43**	0,43**	0,43**	0,34*	0,34*	-	-	-	-
Bosmina sp.	0,36*	0,39**	-	-	-	-	-	-	-	-
Camptocercus sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ceriodaphnia sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-0,32*	-0,43**
Chydorus piger	-	-	0,38**	0,40**	-	-	-	-	-	-
C. sphaericus	-	-	0,40**	-	-	-	-	-	-	-
Daphnia gr. Long.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Daphnia gr. pulex	0,36*	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Dunhevedia crassa	-	-	-0,32*	-0,31*	-	-	-	-	-	-
Ephemeroporus sp.	-	-	0,36*	0,36*	-	-	-	-	-	-
E. lamellatus	-0,35*	-0,33*	0,43**	0,37**	-	-	-	-	-	-
G.testudinaria	-	-	0,47***	0,40**	-	-	-	0,30*	-0,34*	-
Leydigia sp.	0,42**	0,34*	-	-	-0,30*	-0,33*	-	-	-	-
Phrixura sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Pleuroxus sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
P. aduncus	0,30*	0,30*	-0,31*	-0,35*	-	-	-0,30*	-0,31*	-	-
P. letourneuxi	0,30*	0,30*	-	-	-0,34*	-0,34*	-0,30*	-0,30*	-	-
Simocephalus sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-0,41**	-
T. ambigua	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Quironómidos	-	-	-	-	-	-	-	-	-0,48***	-
Ostrácodos	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Tecamebas	-	-	-	-	0,30*	0,30*	-	-	-0,40**	-

Tabla 21. Resumen de las correlaciones entre las abundancias absoluta y relativa de los taxones encontrados en el sedimento y las variables físico-químicas. (*) p<0,05; (**) p<0,01; (***) p<0,001.

La altitud a la que se sitúan las lagunas también tuvo cierta influencia sobre la abundancia de algunas especies de cladóceros. *Leydigia* sp. y *Pleuroxus aduncus* fueron más abundantes en las lagunas de zonas más bajas (Tabla 21). Mientras que, *Alona guttata tuberculata*, *Alonella excisa* y *Alonella exigua* incrementaron su abundancia al aumentar la altitud.

El aumento de superficie de las lagunas supuso un incremento significativo de *Pleuroxus aduncus* y *Pleuroxus letourneuxi*, sin embargo *Graptoleberis testudinaria* y el grupo de *Alona* tipo "Grande" experimentaron un descenso de sus abundancias relativas en lagunas con mayor tamaño (Tabla 21).

Sólo las abundancias totales de *Alona* tipo "Pequeño", *Graptoleberis testudinaria*, *Simocephalus* sp. y *Ceriodaphnia* sp. estuvieron afectadas significativamente por la profundidad media de las lagunas. En todos los casos, el aumento del nivel del agua trajo consigo un descenso de sus abundancias (Tabla 21).

Con respecto al resto de grupos biológicos encontrados en el sedimento, la profundidad afectó significativamente a quironómidos y tecamebas. En ambos casos su abundancia total se vio afectada negativamente por un incremento del nivel del agua. Además, las tecamebas aumentaron significativamente en lagunas de mayor altitud (Tabla 21). El resto de variables ambientales y morfológicas no influyeron significativamente en las abundancias de estos grupos.

1. Relaciones con variables biológicas

Se exploró la relación entre la abundancia, riqueza y diversidad de cladóceros del sedimento con la abundancia de vegetación, valorada mediante el PVI, la abundancia de peces y de cladóceros presentes en el agua de las lagunas.

Únicamente las abundancias de los cladóceros litorales (r= 0,365; p= 0,012) y de los que viven asociados a los macrófitos (r= 0,356; p= 0,014) estuvieron correlacionados con el PVI. En ambos casos la relación fue positiva. En cuanto a los taxones, en *Alona* tipo "Grande" (r= 0,302; p= 0,041) y *Alonella excisa* (r= 0,363; p= 0,013) la influencia de la vegetación fue positiva mientras que en *Camptocercus rectirostris* fue negativa (p= 0,300; p= 0,042). Respecto a los otros grupos identificados en el sedimento, tanto los quironómidos (r= 0,316; p= 0,032) como las tecamebas (r= 0,317; p= 0,031) se vieron favorecidos por el desarrollo de la vegetación.

Para determinar la influencia de la cobertura de los macrófitos sumergidos en las abundancias de cladóceros, quironómidos, tecamebas y ostracodos, se establecieron tres rangos de PVI. Lagos con PVI por debajo del 20 %, lagos con valores entre 20 y 40 % y por último lagos con PVI superior al 40% (Figura 23).

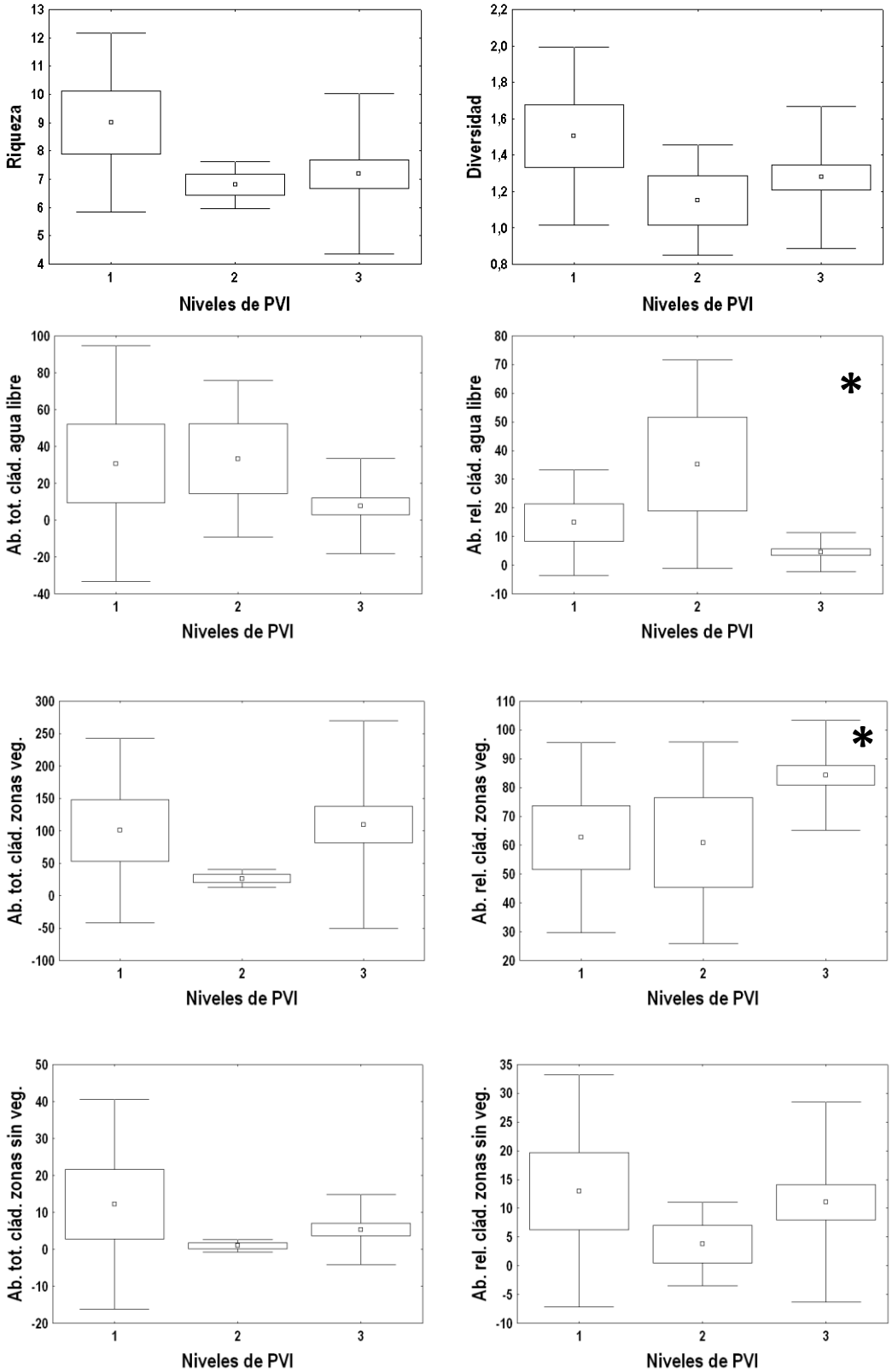


Figura 23. Variación de algunas características estructurales de la comunidad de cladóceros a lo largo del gradiente de cobertura de vegetación (*) ANOVA de un factor con P<0,05. ■ Media ▯ Error estándar ⊥ Desviación estándar.

La cobertura de macrófitos, como era de esperar, produjo cambio significativos en la abundancia relativa de cladóceros asociados a la vegetación (ANOVA: F= 4,19; p= 0,02). La abundancia de este grupo de cladóceros incrementó con el aumento de los macrófitos sumergidos (Figura 23). Sin embargo la diferenciación más fuerte se observó cuando el PVI superó el 40%.

A pesar de no presentar una correlación significativa con el volumen de vegetación, tanto la riqueza total como la diversidad total de cladóceros disminuyeron cuando las lagunas presentaron valores de PVI superiores al 20% (Figura 23).

La abundancia relativa de cladóceros planctónicos estuvo también significativamente afectada por la cobertura de macrófitos (ANOVA: F= 4,19; p= 0,02). Este grupo de cladóceros estuvo favorecido por valores intermedios de PVI (40-60%). En lagunas con cobertura superior a 60%, la presencia de cladóceros plantónicos fue escasa (Figura 23).

Al igual que para las variables químicas se llevaron a cabo funciones de transferencia con relación al PVI (Figura 24). Los resultados mostraron rangos de distribución bastante amplios para prácticamente todos, y en particular para *Graptoleberis testudinaria* (GRTS), *Alona* tipo "Pequeño" (ASML), *Alona sp* tipo "Grande" (ABIG), *Chydorus sphaericus* (CHSP) o el conjunto de todos los quironómidos (QUIR) encontrados. Solamente *Alonella excisa* (AEXC) y *Alonella exigua* (AEXG) presentaron rangos muy reducidos, decantándose por ambientes con una importante cobertura de macrófitos sumergidos (Figura 24).

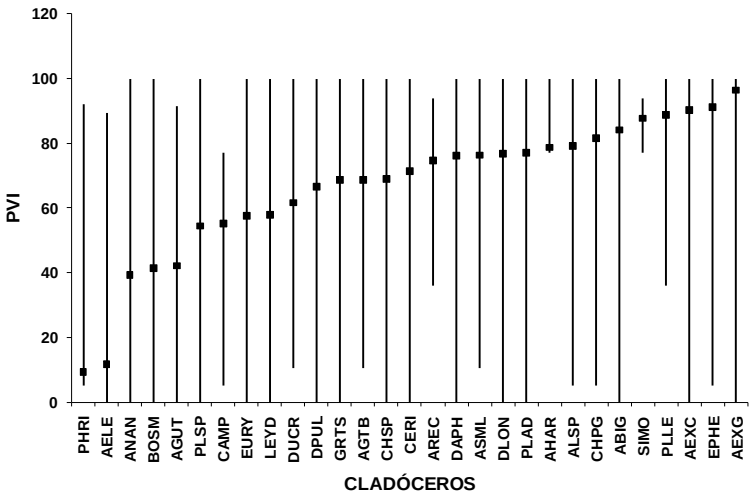


Figura 24. Distribución y máximos de abundancia de los taxones de cladóceros en función del PVI.

2. Relación de los restos de cladóceros del sedimento y la comunidad piscícola actual

Para establecer el grado de influencia de la comunidad piscícola sobre la abundancia de cladóceros, se establecieron dos grupos en función de su tamaño: peces con un tamaño superior a 10 cm y peces de menos de 10 cm. Así mismo, los cladóceros se agruparon también en base a su tamaño: cladóceros de más de 500 μm y cladóceros con un tamaño inferior a 500 μm.

Ambos grupos de cladóceros presentaron correlación con el grupo de peces de menor tamaño, si bien dicha correlación fue de distinto signo, positiva para los cladóceros grandes y negativa para el grupo de cladóceros de menos de 500 μm (Tabla 22). Los peces más grandes no influyeron significativamente sobre los dos grupos de cladóceros.

		cladóceros	
		>500 μm	<500 μm
peces	<10 cm	0,42**	-0,37*
	>10 cm	-	-

Tabla 22. Resumen de las correlaciones entre peces y cladóceros en función del tamaño. (*) p<0,05; (**) p<0,01; (***) p<0,001.

RELACIÓN ENTRE LA COMUNIDAD DE RESTOS SUBFÓSILES DE CLADÓCEROS EN EL SEDIMENTO SUPERFICIAL Y LA COMUNIDAD DE CLADÓCEROS EN PLANCTON ACTUAL

Mediante el Test de Wilcoxon (Figura 25) se comprobó que nueve de los catorce taxones registrados en ambos medios presentaron diferencias significativas entre su abundancia en el sedimento y en la comunidad actual de cladóceros. En todos estos casos las diferencias se produjeron por una mayor presencia en el sedimento que en la comunidad del agua, siendo especialmente significativos los casos de *Chydorus sphaericus* o *Graptoleberis testudinaria*. En el caso de *Chydorus sphaericus,* la diferencia significativa entre ambas comunidades se debió fundamentalmente a que se localizaron restos de esta especie en 45 de las 46 lagunas estudiadas, mientras que sólo se localizó en el agua de 14 lagunas. Únicamente *Simocephalus sp*. y *Ceriodaphnia sp,* tuvieron mayor presencia en la comunidad actual, si bien en este último, las diferencias con el sedimento no fueron significativas (Figura 25).

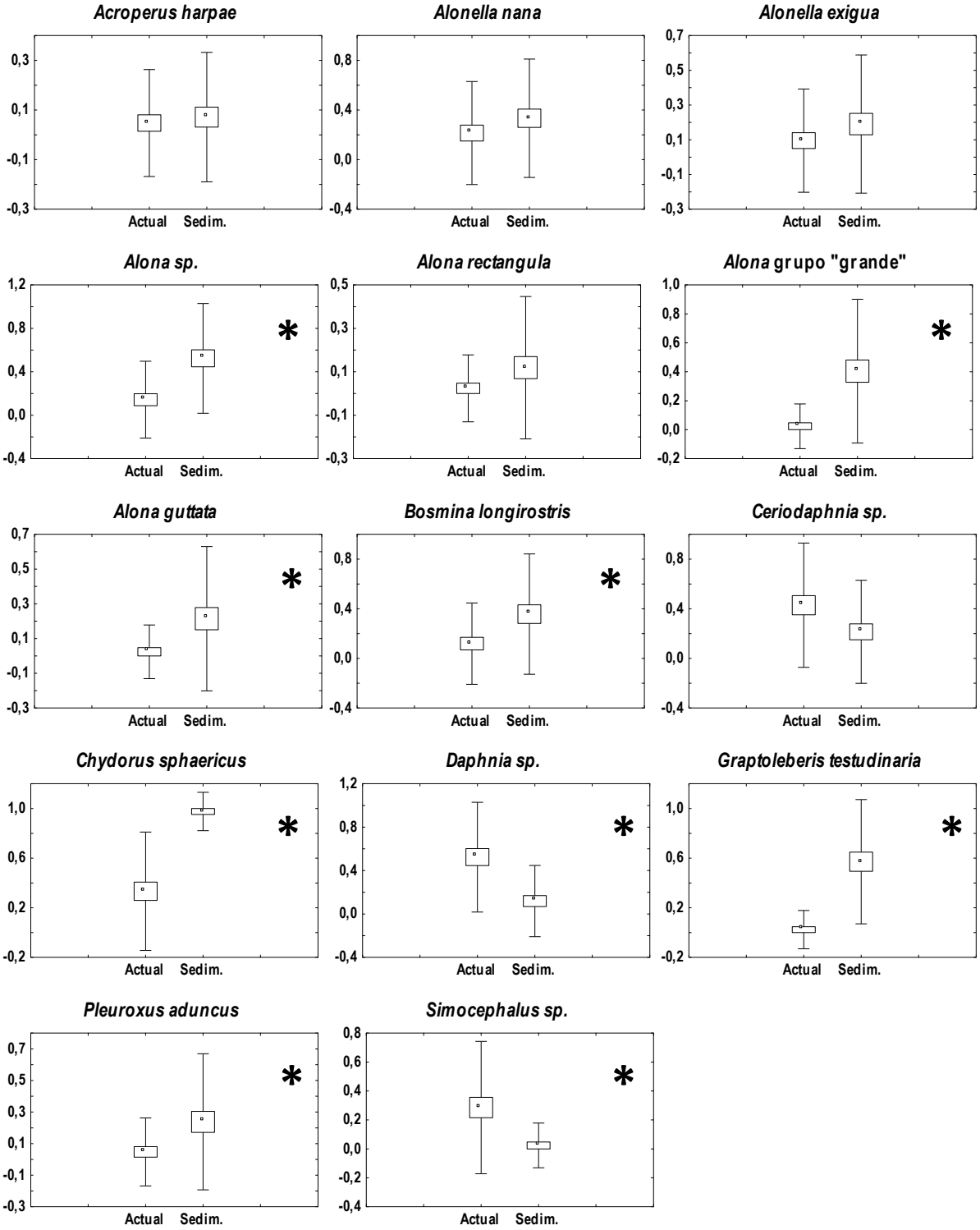


Figura 25. Abundancia total (Logaritmo) en el sedimento y en el plancton de los taxones de cladóceros encontrados en ambos ambientes. (*): p<0.05. ■ Media □ Error estándar ⊥ Desviación estándar.

Existió una diferencia significativa entre la riqueza total de cladóceros encontrados en el sedimento y la riqueza de cladóceros observados en las muestras del plancton actual (Test de Wilcoxon $p<0,05$). Todas las lagunas, a excepción de Judes, presentaron mayor riqueza de cladóceros en el sedimento que en el agua. El caso más llamativo fue Villadangos que presentó 14 especies en su sedimento y sólo 1 especie en el muestreo de agua (Figura 26). De igual modo, en Zuares y Zorreras, que han sido dos de las lagunas con mayor riqueza de cladóceros en el sedimento, sólo se han registrado en el agua dos taxones. Zuares presentó una de las comunidades del sedimento más rica, con 8 especies mientras que la comunidad identificada en el agua estuvo formada únicamente por ejemplares de *Chydorus sphaericus* y *Daphnia sp*. Prácticamente todas las lagunas siguieron este mismo patrón, es decir, la comunidad del registro fósil fue superior en riqueza de taxones a la comunidad actual (Figura 26). En Valdemorgate, El Rebollar, Llanos de la Herrada, Arcedianos, El Cristo y Ciria presentaron la misma riqueza tanto en el sedimento como en el agua mientras que Judes, Navas de Oro, Villaciervitos, Ribas y La Zarza tuvieron mayor riqueza de cladóceros en la comunidad actual que en el registro fósil.

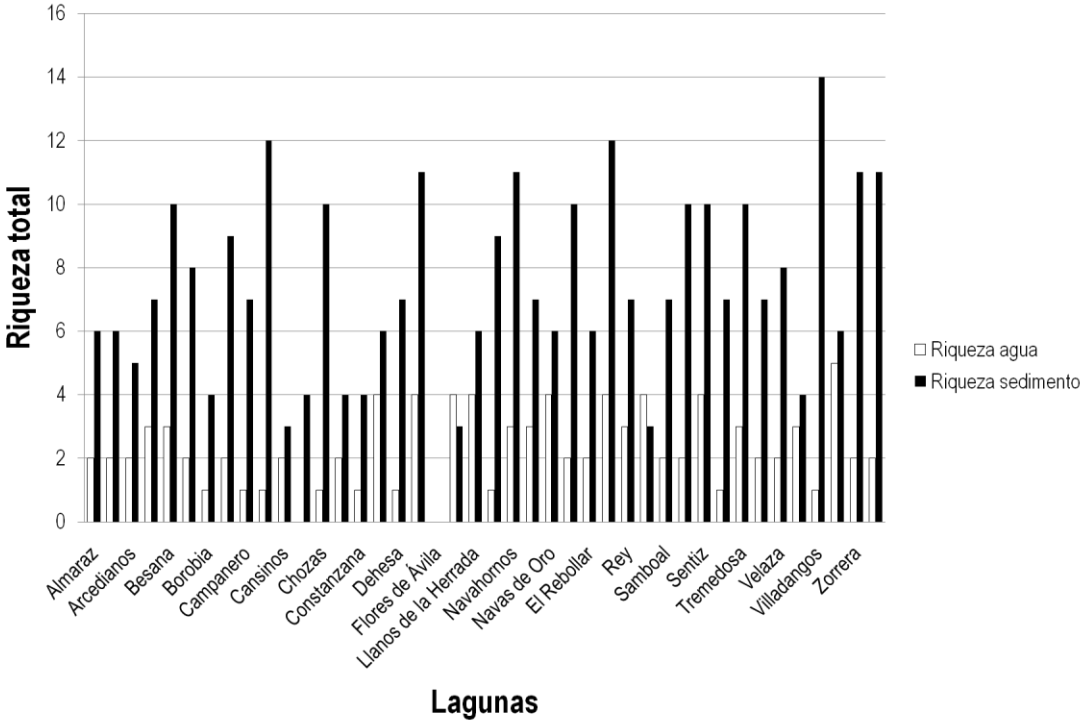


Figura 26. Riqueza de cladóceros en el sedimento y en el agua de las 46 lagunas.

En el agua de Judes la comunidad de cladóceros estuvo formada por 4 taxones mientras que en su sedimento sólo se contabilizaron restos de 3 (Figura 26). Además de presentar distinta riqueza, ambas comunidades presentaron en esta laguna distinta composición, ya que la comunidad en el agua estuvo formada por *Daphnia sp. Ceriodaphnia sp., Simocephalus* sp. y *Chydorus sphaericus* y el registro fósil estuvo constituido por *Alona affinis*, *Alona quadrangularis*, *Alona sp*. y *Chydorus sphaericus*. Navas de Oro sólo presentó restos de *Chydorus sphaericus* en el sedimento superficial mientras que su comunidad

actual estuvo compuesta de 4 taxones: *Ceriodaphnia* sp., *Chydorus sphaericus., Simocephalus* sp., y *Daphnia* sp (Figura 26).

En general, el género más abundante en el agua fue *Daphnia*, seguido de *Ceriodaphnia* mientras que, ambos géneros además de no estar presente en el sedimento de muchas lagunas tampoco aparecieron con elevada abundancia.

Todas las lagunas excepto Besana, Borobia, El Rebollar y Ribas, presentaron mayor abundancia de cladóceros en el sedimento que en el agua (Figuras 27 y 28). A pesar de ello, las diferencias entre las abundancias de ambos ambientes sólo fueron significativas en dos lagunas: Campillo y Zuares (Figura 28).

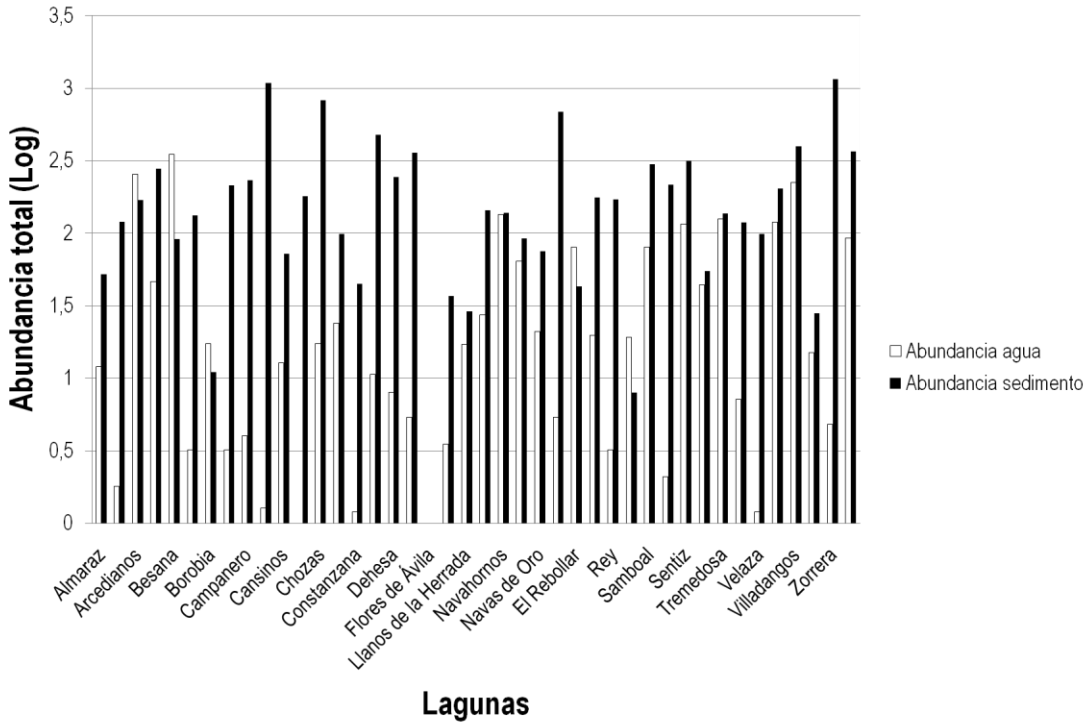


Figura 27. Abundancia total de cladóceros en el de sedimento y en el agua de las 46 lagunas.

Campillo fue una de las lagunas que presentó menor abundancia de cladóceros en la muestra de agua ya que sólo tuvo escasos restos de *Alonella exigua*, mientras que, en el sedimento, se encontraron restos de 8 especies todas ellas muy abundantes, especialmente, el grupo de Alona tipo "Grande". En Zuares, la diferencia significativa entre las abundancias en la muestra de agua y sedimento se debió a la elevada abundancia de *Chyodrus sphaericus* en sedimento. Valdemorgate, Arcedianos, Ciria, El Cristo y Llanos de la Herrada presentaron abundancias similares en los dos ambientes: agua y sedimento (Figuras 26 y 27). Esto se debió fundamentalmente a que las muestras de agua de estas lagunas destacaron por la

abundancia de cladóceros mientras que sus sedimentos fueron de los que presentaron escasa abundancia de los mismos. Por ejemplo, en la muestra de agua de Arcedianos fue donde se presentó un mayor número de individuos de *Ceriodaphnia* mientras que su sedimento tuvo pocas especies y con una representación bastante escasa.

En Flores de Ávila no se encontraron cladóceros ni en el sedimento ni en el plancton.

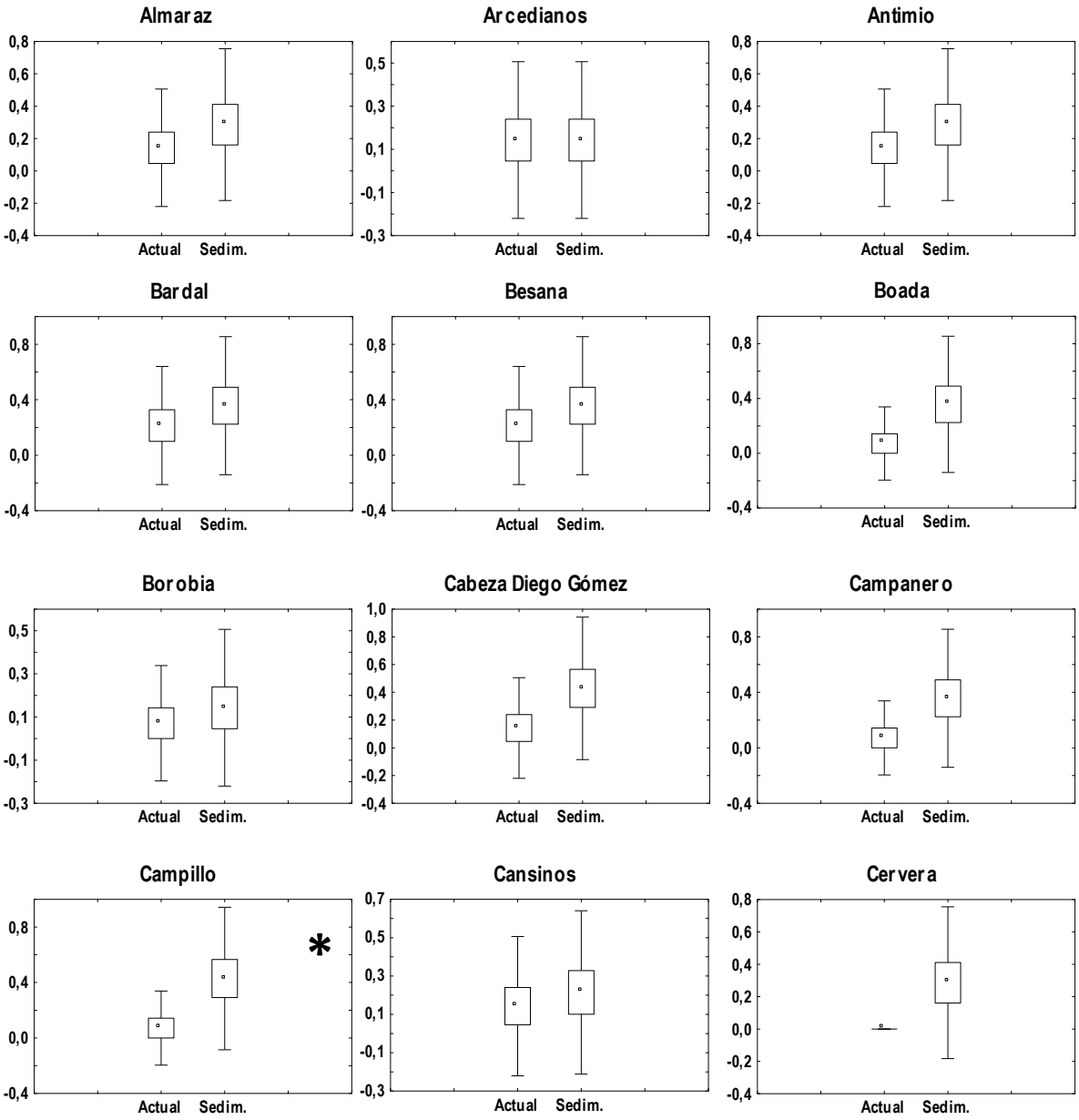


Figura 28. Representación de las abundancias de los taxones de cladóceros encontrados en el sedimento y el plancton actual (*) p<0.05. Media Error estándar Desviación estándar.

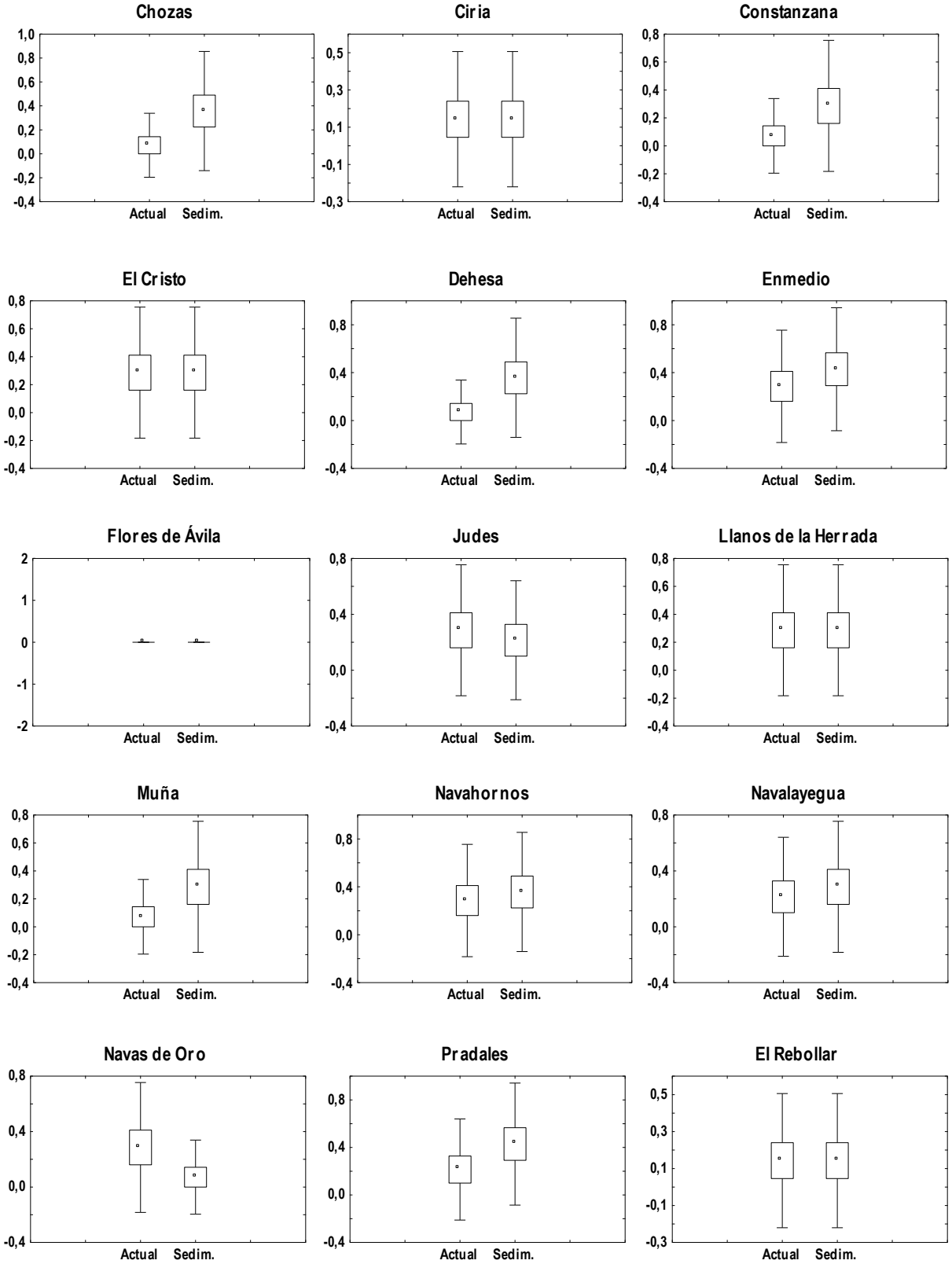


Figura 28. Continuación.

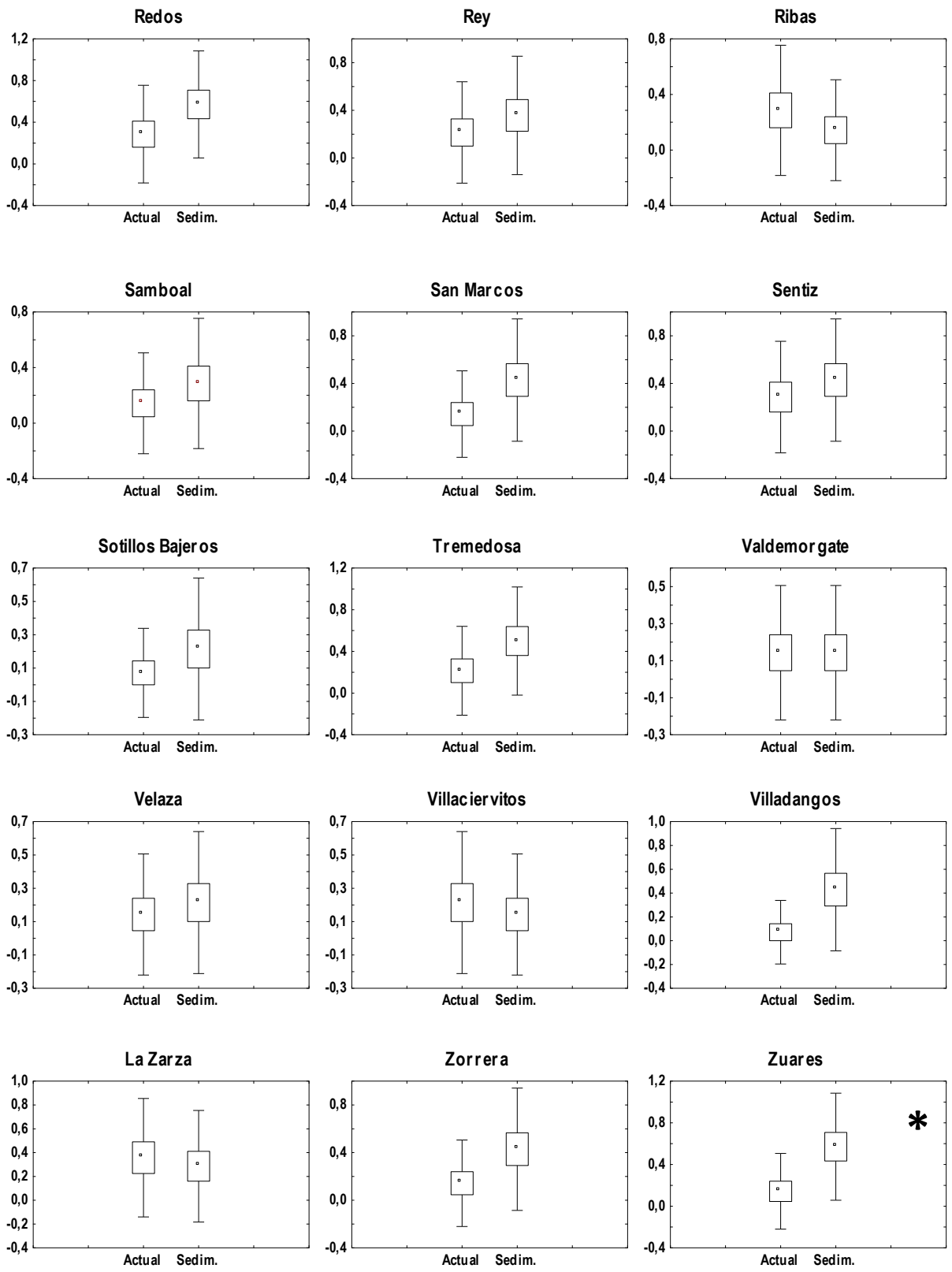


Figura 28. Continuación.

DISCUSIÓN

Los cladóceros en el sedimento superficial

La mayor parte de los restos de cladóceros que se encontraron en el sedimento pertenecen a la familia Eurycercidae, cuyas especies se desarrollan fundamentalmente en las orillas de las lagunas, viviendo entre la vegetación (Alonso, 1996). Por este motivo, no es de extrañar que la mayoría de ellas presentaran una tendencia a aumentar su abundancia en lagunas con menor profundidad y una zona litoral desarrollada.

Alonella exigua, Alona costata, Alona orellanai, Phrixura sp., Camptocercus rectirostris, *Daphnia* sp., *retocephala ambigua, Simocephalus* sp. y *Acroperus harpae* se contabilizaron en el sedimento de muy pocas lagunas y con una abundancia que en ninguno de los casos superó los 5000 individuos por cada 100 cm^3 de sedimento fresco. *Acroperus harpae*, es considerada como una especie poco frecuente en la península Ibérica, al igual que *Camptocercus rectirostris* y *Alona costata* (Alonso, 1996). Además, ésta última suele formar poblaciones con escaso número de individuos (Alonso, 1996). Sólo se encontraron restos de *Alonella exigua* en las tres lagunas de Palencia: Enmedio, Pradales y Campillo. Según Alonso (1996), esta especie es poco frecuente en la península Ibérica y sólo se ha localizado en la mitad septentrional. La baja frecuencia de *Simocephalus sp., Ceriodaphnia sp.* o *Daphnia* sp. pudo deberse a que, a diferencia del resto de taxones, sólo permanecen en el sedimento sus efipios y espinas por lo que su presencia puede ser detectada con mayor dificultad.

La especie con una distribución más amplia fue *Chydorus sphaericus* y también fueron frecuentes el grupo *Alona* tipo "Grande", *Graptoleberis testudinaria, Alonella nana* y *Bosmina* sp. La considerable frecuencia de estos taxones se justifica por el hecho de que constituyen la comunidad pionera en sistemas acuáticos que se están empezando a formar (Manca & Comoli, 1995) y por lo tanto adquieren enorme importancia en lagunas como las de nuestro estudio, ya que la mayor parte de ellas presentan periodos de sequía. *Graptoleberis testudinaria* es considerada cosmopolita por Alonso (1996) y *Alonella nana* es bastante frecuente en la mitad norte, en el la cuenca del Duero y Galicia (Alonso, 1996). *Chydorus sphaericus* es la especie de la familia Eurycercidae más cosmopolita, apareciendo en todo tipo de ambientes (Frey, 1979; Fryer, 1993; Alonso, 1996) e igualmente, *Alona affinis,* una de las especies que constituye el grupo *Alona* tipo "Grande" con *Alona quadrangularis*, es considerada cosmopolita por Alonso (1996).

Efectos de las variables ambientales de las lagunas sobre la riqueza, abundancia y diversidad de los restos subfósiles de cladóceros y otros restos biológicos.

Son muchos los estudios en los que se ha pretendido inferir el estado trófico de las lagunas mediante el empleo de restos subfósiles de cladóceros (Shumate *et al*., 2002; Davidson *et al*, 2007). En todos ellos se llegaron a establecer especies sensibles y tolerantes a los distintos niveles de eutrofización. Sin embargo, todavía resulta bastante desconocida la forma en que los niveles de fósforo total afectan a los cladóceros. El efecto podría ser directo, considerando que algunos cladóceros son sensibles a ciertas concentraciones de fósforo total, o bien un efecto indirecto a través de la modificación que el fósforo ejerce sobre los productores primarios y la disponibilidad de sustrato (Jeppesen *et al.,* 2001). Indirectamente, el incremento de PT en algunos lagos conlleva un mayor desarrollo del fitoplancton, lo que produce un efecto negativo sobre los macrófitos, ya que ambos grupos compiten por los nutrientes, y al mismo tiempo el efecto sombra se incrementa. La principal consecuencia de esto es que se produce la desaparición del hábitat de los cladóceros asociados a la vegetación.

En nuestros resultados, la influencia de los niveles de PT fue distinta en función del tipo de hábitat. Se observó que las altas concentraciones de fósforo total parecen perjudicar a los cladóceros asociados a la vegetación, tanto de forma individual, a través de las correlaciones negativas con esta variable de *Acroperus harpae*, *Alonella nana*, *Alonella excisa*, *Camptocercus rectirostris* y *Graptoleberis testudinaria*, como en grupo. Del Pozo *et al.* (2010) observaron en muchas de las lagunas incluidas en nuestro estudio, un descenso significativo de la cobertura de macrófitos en lagos con niveles de PT por encima de 350 μg/L. A pesar de que al analizar el efecto de las concentraciones de fósforo total sobre la abundancia de cladóceros se observó un fuerte solapamiento en niveles medios de este nutriente, sí se puede asumir que por encima de 600 μg/L los cladóceros asociados a la vegetación se ven claramente afectados de forma negativa. Ante un aumento de fósforo total se produce un desarrollo de fitoplancton, de tal forma que éste a través de dos mecanismos: competencia con los macrófitos por los nutrientes y el efecto sombra que produce sobre la vegetación (Sand-Jensen & Borum, 1991), provoca un descenso de macrófitos y por tanto la desaparición del hábitat de los cladóceros asociados a la vegetación. En las lagunas de la Depresión del Duero, tanto la abundancia de cladóceros litorales como de los asociados a la vegetación se relacionaron positivamente con el PVI. Resultados similares fueron alcanzados anteriormente por Paterson (1993), que encontró una correlación positiva entre la biomasa del zooplancton litoral y el desarrollo de la vegetación.

En nuestro estudio, la mayoría de los taxones que forman parte del grupo de cladóceros asociados a la vegetación presentaron sus óptimos de desarrollo en valores de PVI superiores a 80. Este es el caso del grupo *Alona* tipo "Grande", *Acroperus harpae*, *Ephemeroporus* sp., *Alonella excisa*, y *Alonella exigua*. Dos taxones de este grupo mostraron además una correlación positiva y significativa con el PVI, el grupo *Alona* tipo "Grande" y *Alonella excisa.* Estos mismos resultados fueron obtenidos por Szeroczynska (1991) y Alonso (1996). Ambos establecieron una fuerte asociación entre estos taxones y el desarrollo de la vegetación.

Contrariamente a los cladóceros ligados a la vegetación, los cladóceros asociados al sedimento estuvieron afectados positivamente por las concentraciones de fósforo, observándose el efecto más evidente en los valores de abundancia de este grupo de lagunas con valores de fósforo por encima de 300 μg/L y el resto. En contraste, los cladóceros planctónicos a pesar de no mostrar una reacción significativa frente a las variaciones de fósforo total, fueron menos abundantes en las lagunas con los valores más bajos de fósforo total (menos de 50 μg/L) y en las de concentraciones más altas (superior a 600 μg/L). Esto podría ser explicado por el hecho de que el grupo de cladóceros planctónicos está formado principalmente por especies del género *Daphnia*, que se alimentan de algas, y en bajas concentraciones de nutrientes no existiría el suficiente desarrollo de fitoplacton del que alimentarse. Sin embargo, la alimentación de los cladóceros no sólo está influenciada por la cantidad disponible sino también por la calidad (Gulati & DeMott, 1997), de tal forma que, cuando aumentan los niveles de nutrientes del agua se produce un cambio en la composición de fitoplancton, que pasa a estar dominado por cianoficeas. Este tipo de algas no pueden ser consumidas por las especies de *Daphnia,* lo que conlleva a la desaparición de la mayor parte de las cladóceros planctónicos siendo sustituidos por las formas zooplanctónicas que se alimentan de bacterias y detritos (Haberman *et al*., 2007).

La afinidad de *Daphnia sp., Pleuroxus letourneuxi* y *Pleuroxus aduncus* por unos niveles de eutrofización superiores a los demás cladóceros, resulta llamativo ya que estos taxones parecen tener cierta tendencia a desarrollarse en ambientes con abundante vegetación a diferencia del resto de especies asociadas a elevados niveles de PT. Es conocido que en lagos someros no estratificados, los lechos de macrófitos pueden jugar un papel importante en la reducción de la presión depredadora de los peces sobre los cladóceros pelágicos (Timms & Moss, 1984, Jeppesen *et al*, 1998; Bertolo *et al*., 1999). La disponibilidad de un refugio adecuado puede permitir que el zooplancton alcance elevada abundancia incluso en presencia de peces (Scheffer, 1998). Schriver *et al*. (1995) demostraron que las plantas acuáticas proporcionaban un refugio adecuado cuando ocupaban más del 15-20 % de volumen total de la laguna y la densidad de peces no superaba los 2 ind/m.

Por otro lado, se podría pensar que la disminución de la cobertura de macrófitos haya podido traer consigo una mayor disponibilidad de sustrato para los cladóceros asociados al sedimento, al existir una mayor superficie desprovista de vegetación. Además, las lagunas someras con baja abundancia de macrófitos tienden a ser más turbias y la misma concentración de fósforo disuelto proporciona más fitoplancton que las lagunas con vegetación más desarrollada (Körner, 2002; Istvanovics *et al*., 2008)

Así pues, en base a los resultados obtenidos podríamos señalar que probablemente el efecto del fósforo total en la abundancia de cladóceros fue indirecto a través de la modificación de su hábitat.

Además del nivel de nutrientes, la transparencia del agua fue un factor clave para los distintos grupos de cladóceros de las 46 lagunas estudiadas. La turbidez del agua fue la variable que más influyó en los porcentajes de cladóceros planctónicos, los del sedimento y de los que viven asociados a la vegetación.

Es muy probable que la influencia ejercida por la turbidez sobre la abundancia de cladóceros asociados a la vegetación y al sedimento haya sido una consecuencia indirecta derivada de la modificación del hábitat (vegetación) disponible en las lagunas (Scheffer, 1998; Jeppesen*, et al.,* 2001; Amsinck, *et al.,* 2003) ya que las lagunas con aguas turbias presentan menor superficie de macrófitos (Amsinck, *et al.,* 2003). Por otra parte, es posible pensar que en el caso de la abundancia de los cladóceros planctónicos el efecto positivo de la turbidez se haya debido a que éstos se desarrollan mejor en ambientes donde no existe un desarrollo de vegetación y con cierto grado de turbidez (Blindow *et al.,* 2000) ya que ésta actuaría como medio de defensa frente a la acción depredadora de los peces planctívoros que son básicamente predadores visuales (Palm *et al.,* 2005)

Puesto que, según se ha señalado, el fósforo total influyó de forma indirecta sobre la abundancia de los cladóceros mediante el desarrollo del fitoplancton en detrimento de los macrófitos, cabría esperar que un aumento de clorofila *a* fuera determinante del desarrollo de dichos organismos planctónicos; sin embargo, ni la abundancia de los cladóceros asociados a la vegetación ni la de los asociados al sedimento mostraron una relación lineal significativa con la concentración de clorofila *a.* Los valores intermedios de clorofila, entre 10 y 20 μg/l, fueron los más favorables al desarrollo de cladóceros asociados a la vegetación. Los cladóceros son organismos filtradores que se alimentan básicamente de fitoplancton, así que probablemente en estos niveles de clorofila *a* existió una abundante fuente de alimentación a la vez que aún estuvo presente una importante cobertura de macrófitos para el soporte físico de este grupo de cladóceros. Por el contrario, valores de clorofila *a* por encima de 20 μg/L, favorecieron una mayor abundancia de cladóceros planctónicos filtradores. También cabría pensar, según se ha señalado, que el aumento de turbidez que genera un mayor desarrollo del fitoplancton pudo mermar la presión depredadora de los peces planctívoros sobre este grupo de zooplancton.

De acuerdo a los resultados obtenidos, es posible diferenciar grupos de lagunas en función de las diferentes comunidades de cladóceros establecidas según las características ambientales. Por un lado están las lagunas de aguas claras, con vegetación desarrollada y con condiciones de oligo-mesotrofía, mientras que el otro grupo de lagunas se caracteriza por tener aguas más turbias, escasa vegetación y una mayor riqueza de nutrientes.

El primer grupo, de lagunas de aguas claras, estuvo caracterizado por un predominio de las tres especies del género *Alonella*, el grupo *Alona* tipo "Grande", *Ephemeroporus sp*., *Eurycercus lamellatus, Chydorus piger, Graptoleberis testudinaria* y *Acroperus harpae*. Todas ellas son especies asociadas a ambientes con escaso grado de eutrofización, y en este sentido, Jeppesen *et al.* (2001) y De Eyto *et al*. (2002)

concluyeron que *Chydorus piger, Eurycercus lamellatus, Graptoleberis testudinaria, Alonella nana, Alonella exisa* y *Alonella exigua* muestran preferencia por las bajas concentraciones de fósforo, mientras que Lotter *et al.,* (1998) consideran a las dos especies que forman el grupo *Alona* tipo "Grande", *Alona quadrangularis* y *Alona affinis* como típicas de ambientes oligo-mesotróficos.

Por otra parte, la preferencia por aguas con un bajo pH es un rasgo común de las especies que caracterizan a este grupo de lagunas como el grupo *Alona* tipo "Grande", *Alonella excisa*, *Alonella exigua*, *Chydorus piger, Eurycercus lamellatus* y *Ephemeroporus* sp. Son muchos los estudios que relacionan la distribución de cladoceros con el pH. Krause-Dellin & Steinberg (1986); Sandoy & Nilssen (1986); Hann & Turner (1999); Balaga *et al*. (2002); Sarmaja-Korjonen & Hyvärinen (2002) consideran a *Alonella excisa* como especie típica de ambiente ácidos, al igual que *Chydorus piger* (Walseng & Karlsen, 2001; de Eyto *et al.,* 2002) y el grupo de *Alona affinis* y *Alona quadrangularis* (Walseng & Karlsen, 2001).

El segundo grupo de lagunas caracterizado por aguas más turbias y escasa vegetación, estuvo dominado por *Daphnia sp, Pleuroxus letourneuxi, Pleuroxus aduncus, Leydigia sp., Dunhevedia crassa* y *Alona elegans*. Hay que señalar que la fuerte asociación del género *Leydigia* a elevados niveles de eutrofia se debió a que dentro de este género se han contabilizado los restos de *Leydigia leydigi* y *Leydigia acanthocercoides*, especies indicadoras de ambientes meso-eutróficos (Alhonen, 1972; Korhola, 1990; Sarmaja-Korjonen & Alhonen, 1999; Kultti *et al*., 2003).

Solapado con el gradiente de eutrofización, el análisis CCA, puso de manifiesto un gradiente de mineralización. Según Szeroczynska (1991) la mayoría de las especies de cladóceros prefieren aguas que no estén fuertemente mineralizadas, y Whiteside en 1970, encontró una correlación negativa entre la mayor parte de las especies de cladóceros y la conductividad. En nuestro estudio, la mayoría de los cladóceros estuvieron favorecidos por ambientes de escasa mineralización, como es el caso de *Acroperus harpae*, *Alonella exigua*, *Chydorus piger*, *Ephemeroporus* sp., o *Eurycercus lamellatus,* que Alonso (1996) asoció a aguas con escasa mineralización. Por el contrario, algunos taxones como *Dunhevedia crassa*, considerada por algunos autores como una especie capaz de soportar elevadas concentraciones de cloruros y sulfatos (Flössner, 1972; Negrea, 1983; Alonso, 1996), o *Tretocephala ambigua,* se vieron favorecidas por el incremento de mineralización de las aguas.

El clima, al igual que los impactos humanos, constituye un factor determinante de las características de los sistemas lagunares. Los procesos claves a través de los cuales influye el clima son: la radiación (luz y temperatura), los cambios en el nivel del agua asociados a la precipitación, y por último, a través de la nieve y el viento (Bjerring, 2007). Por ejemplo, Patalas (1990) concluyó que el clima es el factor más importante controlando la diversidad del zooplancton, si bien, hay que tener en cuenta que cada laguna responde de forma individual a los cambios climáticos (Schep *et al*, 2007).

Los sistemas acuáticos incluidos en este estudio son poco profundos, de tal forma que los niveles del agua fluctúan de forma natural intra e interanualmente, dependiendo en gran parte de las condiciones climáticas de la región (por ejemplo, temperatura y aridez) y de las actividades humanas (Blindow, 1992; Gafny & Gasith, 1999; Bekliöglü *et al*., 2001; Coops *et al.,* 2003; Fernández-Aláez *et al*, 2004). Asimismo, en zonas de latitudes medias no es habitual encontrar grandes orlas de árboles rodeando a la laguna como sucede en el norte de Europa y por tanto este hecho hace que las lagunas estén más expuestas a los factores ambientales y fundamentalmente a los cambios de temperatura (Bjerring, 2007).

En las lagunas estudiadas, tanto la precipitación como la temperatura media ejercieron cierta influencia sobre la abundancia y diversidad de cladóceros. Se observó que, de forma general, el aumento de precipitación tuvo efectos positivos sobre la mayor parte de las especies de cladóceros. Este incremento de abundancia de diversos taxones, así como de la diversidad, en relación con la precipitación se debería a varios efectos que las lluvias tienen sobre la laguna. Una elevada precipitación trae consigo una entrada de materia alóctona, tanto orgánica como inorgánica, procedente de las zonas circundantes de la laguna haciendo que aumente la turbidez del agua. El descenso de la transparencia del agua provocaría una disminución en la depredación por los peces y un aumento en el nivel del agua supondría un aumento de la proporción superficie/volumen lo que traería consigo una mayor disponibilidad de hábitat para los cladóceros asociados a los macrófitos flotantes así como para los asociados al sedimento, ya que dicho incremento permite la colonización de nuevas áreas (Bjerring, 2007). Diversos estudios (Vassiljev, 1998; Hammarlund *et al*., 2002; Seppa *et al.,* 2005; Nesje *et al*., 2006;) han demostrado que la precipitación es la variable climática que más influye, en mayor o menor medida dependiendo de la morfología del lago, en la proporción de zona pelágica y litoral. Además el aporte de agua de lluvia a las lagunas puede provocar alteraciones en su conductividad así como un incremento del pH (Korhola & Tikkanen, 1991).

Algunos estudios relacionan la abundancia y presencia de determinados cladóceros con la temperatura (Lotter & Birks*,* 1997; Lotter *et al*., 2000, Duigan & Birks, 2000). Nuestros resultados pusieron de manifiesto efectos de la temperatura de distinto signo en función de la especie de cladóceros. Así por ejemplo, *Alonella nana* y *Eurycercus lamellatus*, definidas por Harmsworth & Whiteside (1968) como especies árticas y subárticas, fueron más abundantes en lagunas con una temperatura media más baja, mientras que *Pleuroxus* sp. y *Leydigia* sp., definidas como no tolerantes al frío por Lotter & Birks (1997) y Szeroczynska (1998), se localizaron fundamentalmente en lagunas con temperaturas ambientales más cálidas.

Aunque no se ha comprobado, probablemente el efecto que la temperatura ejerció sobre los taxones anteriormente citados se debió a que las temperaturas más altas provocaron un aumento de los procesos químicos, microbiológicos y un incremento en la proporción de fitoplancton y macrófitos (Mooij *et al.,* 2005; 2007) conduciendo, todo ello, a un incremento en el contenido de nutrientes. El resultado fue un

cambio en la comunidad de cladóceros hacia aquellos que soportan mejor cierto nivel de nutrientes como es el caso de *Daphnia sp*. o *Pleuroxus sp*., ambos correlacionados de forma positiva con la temperatura.

La altitud también influyó en la presencia de ciertos taxones en el sedimento. Este resultado ha sido constado también por otros autores (Rautio, 1998; Sweetman & Smol, 2006). Según Rautio (1998), el aumento de altitud combinado con un descenso de las temperaturas, va a jugar un papel fundamental en la disminución de la riqueza, así como en la composición de especies de cladóceros. Puesto que a medida que se produce un aumento de altitud existe un descenso de temperatura, no es de extrañar que las especies favorecidas por temperaturas medias más bajas hayan sido las que se localizaron preferentemente en las lagunas de mayor altitud y viceversa, este fue el caso de *Alonella excisa* y *Leydigia* sp.

Por otra parte, a pesar de que varios estudios mencionan que la superficie de las lagunas es una variable decisiva en la presencia de algunas especies (Fryer, 1985; Binford, 1986), en nuestras lagunas apenas existió relación entre dicha variable y la composición de taxones encontrados en el sedimento. Según Alonso (1991), la mayor parte de los cladóceros identificados en las lagunas de nuestro estudio, pueden vivir tanto en grandes embalses como en pequeñas charcas y lagunas. Igualmente Walseng *et al*. (2006), tampoco encontraron relación alguna entre la superficie y la riqueza de cladóceros.

Muchos han sido los estudios que han puesto de manifiesto la importancia de la profundidad en la distribución de los cladóceros y su riqueza (Whiteside, 1970; Mezquita & Miracle, 1997; Sarmaja-Korjonen & Alhonen, 1999; Korhola *et al.,* 2000; 2005). En nuestro estudio, tanto la riqueza como la diversidad de cladóceros estuvieron influenciadas negativamente por la profundidad. Además, las formas litorales presentaron mayor abundancia en las lagunas más someras y lo mismo sucedió con los cladóceros asociados a la vegetación, lo que puede justificarse por el hecho de que los lagos poco profundos tienen una mayor proporción de su superficie total con macrófitos litorales que los profundos (Devol & Wessmar, 1978) y es precisamente entre la vegetación y en la zona litoral donde se encuentra el mayor número de especies de cladóceros.

Los resultados obtenidos acerca del efecto de las variables analizadas sobre la abundancia de quironómidos, tecamebas y ostrácodos han de ser analizados con cierta cautela y constituyen una primera aproximación, ya que en ninguno de dichos grupos se realizó una determinación a nivel de especie y son éstas con sus distintas adaptaciones a las variables químicas y ambientales las que pueden servir como indicadoras de las características del medio.

Los niveles de fósforo total y ortofosfato ejercieron una mayor influencia sobre la abundancia de tecamebas que sobre la de quironómidos u ostrácodos. Varios autores han señalado también un efecto significativo del estado trófico en la abundancia de tecamebas. Así por ejemplo, Torigai *et al,* (2000) y Burbidge & Schröder-Adams, (1998) observaron que existía mayor número de tecamebas en la cuenca

norte del lago Winnipeg comparada con la cuenca sur debido a los efectos de la urbanización en torno a esta última cuenca.

En cuanto a la abundancia de quironómidos, y a pesar de que no existió un efecto claro del fósforo en concentraciones medias, las lagunas con valores por encima de 300 μg/l se diferenciaron significativamente del resto. Estos resultados permiten intuir que los quironómidos se ven favorecidos por altas concentraciones de fósforo total. Según Johnson *et al.* (1993) este grupo conjuntamente con los oligoquetos son indicadores fiables de la eutrofización de los lagos.

Por otra parte, la concentración de clorofila *a* fue determinante de la abundancia de quironómidos. En nuestro trabajo se apreció una influencia positiva de la clorofila *a* sobre la abundancia de quironómidos especialmente en concentraciones por encima de 40 μg/L. Esta relación estaría justificada en base al tipo de alimentación de los quironómidos, ya que sus larvas se alimentan de fitoplancton y detritos del sedimento (Lang, 1998). Por lo tanto, en base a su tipo de alimentación no es de extrañar que los quironómidos dominen junto con los ostrácodos en las lagunas turbias (Liboriussen *et al.,* 2005). Kubovčík & Bitušík (2006) señalaron que una producción primaria baja conduce a un descenso de quironómidos en el contenido total del sedimento.

En cuanto a los ostrácodos, hay que añadir que pueden ser utilizados como excelentes organismos indicadores de la calidad del agua aunque, para ello, es necesario un conocimiento detallado de su ecología, distribución, biología y requerimientos de hábitat (Külköylüoğlu, 2004). Según los resultados que hemos obtenido, si bien a nivel de grupo no parecen estar afectados por la concentración de fósforo total, en el gradiente de eutrofización que se deriva del CCA ocupan una posición que parece revelar su preferencia por niveles elevados de nutrientes y desarrollo algal. Además, su óptimo de desarrollo exigió elevadas concentraciones de fósforo total. Éste es uno de los factores que controlan la presencia de estos organismos en las lagunas (Ruiz *et al*., 2000), encontrándose casi ausente en ambientes donde suele haber una escasa biomasa algal y bajas concentraciones de fósforo y nitrógeno, algunas de las fuentes más importantes de alimentación de los ostrácodos (Sfriso *et al*, 1992; 1995). Por lo que se refiere a la conductividad, nuestros resultados mostraron la influencia significativa y positiva del nivel de mineralización sobre los ostrácodos aunque Külköylüoğlu, (2005) señaló que no encontró ningún efecto de la conductividad sobre este grupo de organismos.

Relación de los restos subfósiles del sedimento y la comunidad actual de cladóceros

En las 46 lagunas estudiadas aquellos taxones que estuvieron presentes a la vez en el plancton (comunidad actual) y en el sedimento (comunidad subfósil), fueron en su mayoría más abundantes en este último, a excepción de *Daphnia* sp., *Ceriodaphnia* sp. y *Simocephalus* sp. Además, *Graptoleberis testudinaria*, *Alona* sp., *Alona guttata*, *Alona* grupo grande, *Chydorus sphaericus* y *Bosmina longirostris* fueron mucho más abundantes en el sedimento de lo que cabría esperar en base a la abundancia de

estos taxones en las muestras de agua. Solamente *Acroperus harpae*, *Alonella nana* y *Alonella exigua* tuvieron abundancias muy similares en ambos ambientes. Kattel *et al.* (2007) obtuvieron resultados muy similares a los que se han obtenido en las lagunas estudiadas en la Depresión del Duero. En el trabajo de Kattel, *Daphnia* sp. estuvo escasamente representada en el sedimento, *Ceriodapahnia* ni si quiera apareció en las muestras del core, y al igual que en nuestros resultados, no se observaron individuos de *Camptocercus rectirostris* en la muestra de la comunidad actual. De la misma forma, Kattel encontró una sobreestimación en el sedimento de *Graptoleberis testudinaria*, *Bosmina longirostris* y *Chydorus sphaericus*.

Los cladóceros muestran distintas formas de conservación en el sedimento (Räsänen *et al*., 1992; Kattel *et al.*, 2007). Mientras que los quidóridos y los bosmínidos están bien representados en el sedimento, *Daphnia*, *Ceriodaphnia* y *Simocephalus* sólo presentan exopoditos, espinas y efipios, lo que hace que dichos géneros sean difíciles de determinar a nivel de especie e incluso de género (Davidson *et al.,* 2006). Este hecho provoca que dichos taxones estén infravalorados en el sedimento (Frey, 1988; Nykänen *et al.,* 2009).

La mayor abundancia de *Daphnia* sp. en el agua en comparación con su abundancia en el sedimento se debería a dos motivos fundamentales: En primer lugar, y como se indicó anteriormente, el mayor o menor contenido de quitina en sus caparazones y escudos determina el grado de conservación y *Daphnia* sp., junto con *Simocephalus* y *Ceratodaphnia* presentan unos caparazones con escasa quitina. Debido a esto, sus caparazones se suelen desintegrar y los restos que dejan son fundamentalmente espinas y exopoditos, los cuales suelen perderse en el proceso de elaboración de la muestra. El inconveniente de emplear un tamiz de luz de malla con menor diámetro es que en este caso la muestra retendría gran cantidad de materia orgánica, detritos, que dificultaría enormemente el análisis de la muestra y se perdería incluso más información (Nykänen *et al*., 2009).

Pero no sólo el grado de conservación de cada grupo de cladóceros va a influir en su posterior representación en el sedimento. La mayor o menor producción de exuvios, el número de cladóceros muertos, la estructura de la comunidad biológica y el momento de muestreo del agua, van a ser factores determinantes (Nykänen *et al*., 2009). Así por ejemplo, es posible que las abundancias máximas en el agua de algunos taxones se produjeran en otra época distinta en la que se realizó el muestreo (Junio-Julio) y por tanto no apareció reflejada en la muestra de plancton pero sí en el sedimento. Este podría ser el caso de *Eurycercus lamellatus* o *Pleuroxus letourneuxi,* que al desarrollarse fundamentalmente en invierno y primavera (Alonso, 1996) si estuvieron presentes en las muestras de sedimento pero no aparecieron nunca formando parte de la comunidad actual. Por otro lado, la existencia de predadores de cladóceros tiene dos efectos claves sobre la abundancia de restos en el sedimento: reduce enormemente la longevidad de los individuos de este grupo, haciendo que se produzcan menos exuvios y además al ser ingeridos, no dejan restos en el sedimento.

BIBLIOGRAFÍA

Alhonen, P. 1972. Gallträsket: The geological development and palaeolimnology of a small polluted lake in southern Finland. Commentationes Biologicae. Societas Scientiarum Fennica, 57: 34 pp.

Alonso, M. 1991. Review of Iberian Cladocera with remarks on ecology and biogeography. Hydrobiologia 225: 37-43.

Alonso, M. 1996. Crustacea, Branchiopoda. En: Fauna Ibérica, vol.7. Ramos, M.A. *et al.* (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid. 486 pp.

Ammann, B. 2000. Biotic responses to rapid climatic changes: Introduction to a multidisciplinary study of the Younger Dryas and minor oscillations on an altitudinal transect in the Swiiss Alps. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 159: 191-201.

Amsinck, S. L., Jeppesen, E. & Ryves, D. 2003. Cladoceran stratigraphy in two shallow brackish lakes with special reference to changes in salinity, macrophyte abundance and fish predation. Journal of Paleolimnology, 29: 495–507.

Amsinck, S. L, Strzelczak, A., Bjerring, R., Landkildehus, F., Lauridsen, T. L., Christoffersen, K. & Jeppesen, E. 2006. Lake depth rather than fish planktivory determines cladoceran community structure in Faroese lakes—evidence from contemporary data and sediments. Freshwater Biology, 51:2124–42.

Asioli, A., Medioli, F. S. & Patterson, R. T. 1996. Thecamoebians as a tool for reconstruction of paleoenvironments in some Italian lakes in the foothills of the southern Alps (Orta, Varese and Candia). The Journal of Foraminiferal Research, 26: 248-263.

Bahrndorff, S., Ward, J., Pettigrove, V. & Hoffmann, A. A. 2006. A microcosm test of adaptation and species specific responses to polluted sediments applicable to indigenous chironomids (Diptera). Environmental Pollution, 139: 550-560.

Balaga, K., Szeroczynska, K., Taras, H. & Magierski, J. 2002. Natural and anthropogenic conditioning of the development of Lake Perespilno (Lublin Polesie) in the Holocene. Limnological Review, 2: 15–27.

Balayla, D. & Moss, B. 2004. Relative importance of grazing on algae by plant-associated and open-water microcrustacea (Cladocera). Archiv für Hydrobiologie, 161: 199-224.

Bazzanti, M. & Bambacigno, F. 1987. Chironomids as water quality indicators in the river Mignone (Central Italy). Hydrobiological Bulletin, 21: 213-222.

Bekliöglü, M., Altinayar, G., & Tan, C. O. 2001. Role of water level fluctuations, nutrients and fish in determining the macrophytedominated clear-water states in five Turkish shallow lakes. In an International Workshop on Shallow Lake Wetlands:Ecology, Eutrophication and Restoration. 28–30 October 2001, Ankara, Turkey.

Bertolo, A., Lacroix, G., Lescher-Moutous, F. & Sala, S. 1999. Effects of physical refuges on fish-plankton interactions. Freshwater biology, 41: 795-808.

Bindford, M. W. 1986. Ecological correlates of net accumulation rates of Cladocera remains in lake sediments. Hydrobiologia, 143: 123-128.

Bjerring, R. 2007: Lake response to global change: nutrient and climate effects using cladoceran (Crustacea) subfossils as proxies. PhD thesis. Department of Biological Sciences, University of Aarhus and Dept. of Freshwater Ecology, NERI. 120 pp.

Blindow, I. 1992. Long- and short-term dynamics of submerged macrophytes in two shallow eutrophic lakes. Freshwater Biology, 28: 15-27.

Blindow, I., Hargeby, A., Wagner, B. M. A. & Andersson, G. 2000. How important is the crustacean plankton for the maintenance of water clarity in shallow lakes with abundant submerged vegetation? Freshwater Biology, 44: 185-197.

Boronat, L., Miracle, M. R. & Armengol, X. 2001. Cladoceran assemblages in a mineralization gradient. Hydrobiologia ,442: 75-88.

Bos, D. G., Cumming, B. F. & Smol, J. P. 1999. Cladocera and Anostraca from the Interior Plateau of British Columbia, Canada, as paleolimnological indicators of salinity and lake level. Hydrobiologia, 392: 129–141.

Boudreau, R. E. A., Galloway, J. M., Patterson, R. T., Kumar, A. & Michel, F. A. 2005. A paleolimnological record of Holocene climate and environmental change in the Temagami region, Northeastern. Ontario. Journal of Paleolimnology, 33: 445-461.

Boucherle, M. M. & Züllig, H. 1983. Cladoceran remains as evidence of change in trophic state in three Swiss lakes. Hydrobiologia, 103: 141-146.

Bridgwater, N. D., Holmes, J. A. & O'Hara, S. L. 1999. Complex controls on the trace-element chemistry of non-marine ostracods: an example from Lake Patzcuaro, central Mexico. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 148: 117-131.

Brodersen, K. P. & Anderson, N. J. 2002. Distribution of chironomids (Diptera) in low arctic West Greenland lakes: trophic condictions, temperature and environmental reconstruction. Freshwater Biology, 47 (6): 1137-1157.

Burbidge, S. M. & Schröder-Adams, C. J. 1998. Thecamoebians in Lake Winnipeg: a tool for Holocene paleolimnology. Journal of Paleolimnology, 19: 308-328.

Carbonel, P., Colin, J. P., Danielopol, D. L., Löffler, H. & Neustrueva, I. 1988. Paleoecology of limnic ostracodes: a review of some major topics. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 62, 413–461.

Carter, C. E. 2001. On the use of instar information in the analysis of subfossil chironomid data. Journal of Paleolimnology, 25: 493-501.

Charman, D. J. 2001. Biostratigraphic and palaeoenvironmental applications of testate amoebae. Quaternary Science Reviews, 20: 1753-1764.

Cohen, A. C. & Morin, J. C. 1990. Patterns of reproduction in ostracodes: a review. Journal of Crustacean Biology, 10:184-211.

Coops, H., Bekliöglü, M. & Crisman, T. J. 2003. The role of water-level fluctuations in shallow the ecosystems-workshop conclusions. Hydrobiologia, 506-509: 23-27.

Dalby, A. P., Kumar, A., Moore, J. M. & Patterson, R. T. 2000. Preliminary survey of arcellaceans (thecamoebians) as limnological indicators in tropical Lake Sentani, Irian Jaya, Indonesia. Journal of Foraminiferal Research, 30:135–142.

Dallimore, A., Schröder, C. J. & Dallimore, S. R. 2000. Holocene environmental history of Thermokarst lakes on Richards A Island, Northwest territories, Canada: Thecamoebians as paleolimonological indicators. Journal of Paleolimnology, 23: 261-283.

Davidson, T. A., Bennion, H. & Syer, C. D. 2002. Establishing reference conditions in shallow lakes. The potential of paleoeecology. In: EurAqua. Good ecological status: Reference conditions for surface waters. Eight Scientific and Technical Review. Proceedings. Srikka Haunis (ed.). Finnish Environmental Institute. Helsinki, 59-61 pp.

Davidson, T. A., Sayer, C. D., Perrow, M. R., Bramm, M. & Jeppesen, E. 2006. Are the controls of species composition similar for contemporary and sub-fossil cladoceran assemblages? A study of 39 shallow lakes of contrasting trophic status. Journal of Paleolimnology, 38:117-134.

Davidson, T. A., Sayer, C. D., Perrow, M. R., Bramm, M. & Jeppesen, E. 2007. Are the controls of species composition similar for contemporary and sub-fossil cladoceran assemblages? A study of 39 shallow lakes of contrasting trophic status. Journal of Paleolimnology, 38: 117-134.

Deevey, E. S. 1964. Preliminary account of fossilization of zooplancton in Rogers Lake. Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie, 115: 981-992.

De Eyto, E., Irvine, K. & Free, G. 2002. The use of members of the family Chidoridae (Anomopoda, Branchiopoda) as an indicator of lake ecological quality in Ireland. Biology and Environment: Proceeding of The Royal Irish Academy, 102: 81-91.

DeSellas, A. M. 2007. Sedimentary cladoceran remains as indicators of long-term environmental change in south-central Ontario (Canada) lakes. Masters Abstracts International, 45, 140 pp.

Devol, A. H. & Wessmar, R. C. 1978. Analysis of five North American lake ecosystems. V. Primary production and community structure. Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie, 20: 581-586.

Dodson, S. 1992. Predicting crustacean zooplancton species richness. Limnology and Oceanography, 37: 848-856.

Dole-Olivier, M. J., Galassi, D. M. P., Marmonier, P. & Des Châtelliers, M. C. 2000. The biology and ecology of lotic microcrustaceans. Freshwater Biology, 44: 63-91.

Duigan, C. A. & Birks, H. H. 2000. The late-glacial and early-Holocene palaeoecology of cladoceran microfossil assemblages at Kråkenes, western Norway, with a quantitative reconstruction of temperature changes. Journal of Paleolimnology, 23: 67-76.

Fernández-Aláez, M., Fernández-Aláez, C., García-Criado, F. & Trigal-Domínguez, C. 2004b. La influencia del régimen hídrico sobre las comunidades de macrófitos de lagunas someras de la Depresión del Duero. Ecosistemas, 13: 52-62.

Flössner, D. 1972. Krebstiere, Crustacea. Kiernen-und Blattfüser, Branchiopoda; Fischläuse, Branchiura. Tierwelt Deutschlands, 60: 1-501.

Flössner, D. 1990. Die Geschichte del Cladocerenfauna des Kleinen Barsch-Sees, eines sauren, kalkarmen Moorweihers im mitteleuropäishen Flachland. Limnologica, 21: 125-135.

Frenzel, P. & Boomer, I. 2005. The use of ostracods from marginal marine, brackish waters as bioindicators of modern and Quaternary environmental changes. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 225: 68-92.

Frey, D. G. 1960. The ecological significance of cladoceran remains in lake sediments. Ecology, 41:684–699.

Frey, D. G. 1979. Cladocera Analysis. In Berglund, B. (ed.) Palaehydrological changes in Temperate Zone in the last 15,000 years. IGCP Project 158 B. Lake and mire environments. Vol II. University Of Lund, Sweden: 227-257.

Frey, D. G. 1988. Littoral and offshore communities of diatoms, cladocerans and dipterous larvae, and their interpretation in paleolimnology. Journal of Paleolimnology, 1: 179-191.

Frey, D. G. 1993. The penetration of cladocerans into saline waters. Hydrobiologia, 267: 233-248.

Frey, D. G. 1995. Changing attitudes toward chydorid anomopods since 1769. Hydrobiologia, 145: 5-7.

Fryer G. 1968. Evolution of adaptive radiation in the Chydoridae (Crustacea: Cladocera): a study in comparative functional morphology and ecology. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B 254: 221–385.

Fryer, G. 1985. Crustacean diversity in relation to the size of water bodies: some facts and problems.Freshwater Biology, 15: 347-361.

Fryer, G. 1993. Variation in acid tolerance of certain freshwater crustaceans in different natural waters. Hydrobiologia, 250: 119-125.

Gafny, S. & Gasith, A. 1999. Spatially and temporally sporadic appearance of macrophytes in the litoral zone of Lake Kinneret Israel: taking advange of a window of opportunity. Aquatic Botany, 62: 249-267.

Gandouin, E., Ponel, P., Franquet, E., Van Vliet-Lanoe, B., Andrieu-Ponel ,V., Keen, D. H., Brulhet, J. & Brocandel, M. 2007. Chironomid responses (Insect: Diptera) to Younger Dryas and Holocene environmental changes in a river floodplain from northern France (St-Momelin, St-Omer basin). The Holocene, 17:1–18.

Gulati, R. D. & DeMott, W. R. 1997. The role of food quality for zooplankton: remarks on the state-ofthe-art, perspectives and priorities. Freshwater Biology; 38: 753-768.

Günther, J. 1983. Development of Grossensee (Holstein, Germany): variations in trophic status from the analysis of subfossil microfauna. Hydrobiologia, 103: 231-234.

Haberman, J., Laugaste, R. & Noges, T. 2007. The role of cladocerans reflecting the trophic status of two large and shallow Estonian lakes. Hydrobiologia, 584:157–166.

Halvorsen, G., Heneberry, J. H. & Snucins, E. 2001. Sublittoral Chironomids as indicators of acidity (Diptera: Chironomidae). Water, Air and Soil Pollution, 130: 1385-1390.

Hammarlund, D., Barnekow, L., Birks, H. J. B., Buchardt, B. & Edwards, T. W. D. 2002. Holocene changes in atmospheric circulation recorded in the oxygen-isotope stratigraphy of lacustrine carbonates from northern Sweden. Holocene, 12: 339-351.

Hann, B. J. 1981. Occurrence and distribution of littoral Chydoridae (Crustacea, Cladocera) in Ontario, Canada, and taxonomic notes on some species. Canadian Journal of Zoology, 59: 1465–14.

Hann, B. J. 1989. Methods in Quaternary ecology Methods in Quaternary ecology #6. Cladocera. Geoscience Canada, 16: 17-26.

Hann, B. J. & Turner, M. A. 1999. Exploitation by microcrustacea of a new littoral habitat in a acidified lake. Hydrobiologia, 416: 65-75.

Hann, B. J. & Turner, M. A. 2000. Littoral microcrustacea in Lake 302S in the experimental lakes area of Canada: acidification and recovery. Freshwater Biology, 43: 133-146.

Hofmann, W. 2003. The long-term succesion of high-altitude cladoceran assemblages: a 9000-year record from Sägistalsee (Swiss Alps). Journal of Paleolimnology, 30: 291-296.

Harmsworth, R. V. & Whiteside, M. C. 1968. Relation of cladoceran remains in lake sediments to primary productivity of lakes. Ecology, 49: 998–1000.

Heinrichs, M., Walker, I. R. & Mathewes, R. W. 2001. Chironomid-based paleosalinity records in southern British Columbia, Canada: a comparison of transfer functions. Journal of Paleolimnology, 26: 147-159.

Havens, K. E. 1991. Summer zooplankton dynamics in the limnetic and littoral zones of a humic acid lake. Hydrobiologia, 215: 21–29.

Heiri, O. 2004. Within-lake variability of subfossil chironomid assemblages in shallow Norwegian lakes. Journal of Paleolimnology, 32: 67-84.

Heiri, O. & Lotter, F. 2001. Effect of low count sums on quantitative environmental reconstructions: an example using subfossil chironomids. Journal of Paleolimnology, 26: 343-350.

Heiri, O. & Millet, L. 2005. Reconstruction of Late Glaciar summer temperatures from chironomid assemblages in Lac Lautrey (Jure, France). Journal of Quaternary Science, 20: 33-44.

Heiri, O., Cremer, H., Engles, S., Hoek, W. Z., Peeters, W. & Lotter, A. F. 2007. Lateglacial summer temperatures in the Northwest European lowlands: a chironomid record from Hijkermeer, the Netherlands. Quaternary Science Reviews, 26: 2420-2437.

Hofmann, W. 1987. Cladocera in space and time: analysis of lake sediments. Hydrobiologia, 145: 315-321.

Hofmann, W. 1996. Empirical relationships between cladoceran fauna and trophic state in thirteen northern German lakes: analysis of surficial sediments. Hydrobiologia, 318: 195-201.

Hofmann, W. 1998. Cladocerans and chironomids as indicators of lake level changes in north temperate lakes. Journal of Paleolimnology, 19: 55-62.

Holmes, J. A., Patrick, A., Fothergill, P. A., Street-Perrott, F. A. & Perrott, L. A. 1998. A high-resolution Holocene ostracod record from the Sahel zone of Northeastern Nigeria. Journal of Paleolimnology, 20: 369-380.

Holmes, J. A. & Chivas, A. R. 2002. The Ostracoda: Applications in Quaternary Research. In: Geophysical Monograph Series, Vol. 131. American Geophysical Union, Washington, DC, USA. 313 pp.

Ilyashuk, B. P. & Ilyashuk, E. A. 2007. Chironomid record of Late Quaternary climatic and environmental changes from two sites in Central Asia (Tuva Republic, Russia) local, regional or global causes? Quaternary Sciences Reviews, 26: 705-731.

Istvanovics, V., Honti, M., Kovacs, A. & Osztoics. A. 2008. Distribution of submerged macrophytes along environmental gradients in large, shallow Lake Balaton (Hungary). Aquatic Botany, 88: 317-330.

Jeppesen, E., Madsen, E. & Pederjensen, J. 1996. Recostructing the past density of planktivorous fish and trophic structure from sedimentary zooplankton fossils: a surface sediment calibration data set from shallow lakes. Freshwater Biology, 36: 115-127.

Jeppesen, E., Lauridsen, T. L., Kairesalo, T. & Perrow, M. R. 1998. Impact of submerged macrophytes on fishzooplankton interactions in lakes. In: Jeppesen, E., Sondergaard, M., Sondergaard, M., Christoffersen, K. (Eds.), The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes. Springer, New York, 91–114.

Jeppesen, E., Leavitt, P., de Meester, L. & Jensen, J. P. 2001. Functional ecology and paleolimnology: using cladoceran remains to reconstruct anthropogenic impact. Trends in Ecology and Evolution, 16:191-198.

Jeppesen, E., Jense, J. P., Lauridsen, T. L. & Amsinck, S. L. 2003. Subfossil of cladocerans in the surface sediment of 135 lakes as proxies for community structure of zooplankton, fish abundance and lake temperature. Hydrobiologia, 491: 321-330.

Johnson, R. K., Wiederholm, T. & Rosenberg, D. M. 1993. Freshwater biomonitoring using individual organisms, populations, and species assemblages of benthic macroinvertebrates. – D.M. Rosenberg and V.H. Resh, (Eds). Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates. Chapman & Hall. New York, 488 pp.

Kattel, G. R., Battarbee, R. W., Mackay, A. & Birks, H. J. B. 2007. Are cladoceran fossils in lake sediment samples a biased reflection of the communities from which they are derived? Journal of Paleolimnology, 38: 157-181.

Keatings, K., Holmes, J., Flower, R., Horne, D., Whittaker, J. & Abu-Zied, R. 2010. Ostracods and the Holocene palaeolimnology of Lake Qarun, with special reference to past human–environment interactions in the Faiyum (Egypt). Hydrobiologia, 654: 155–176.

Korhola, A. 1990. Paleolimnology and hydroseral development of the Kotauo bos, southern Finland, with special reference to the Cladocera. Annale Academiae Scientiarum Fennicae A. III. 155: 40 pp.

Korhola, A. A. & Tikkanen, M. J. 1991. Holocene development and early extreme acidification in a small hilltop lake in southern Finland. Boreas, 20: 335-356.

Korhola, A. 1992. The Early Holocene hydrosere in a small acid hill-top basin studied using crustacean sedimentary remains. Journal of Paleolimnology, 7: 1-22.

Korhola, A., Olander, H. & Blom, T. 2000. Cladocera and chironomid assemblazes as qualitative indicators of water depth in subarctic Fennoscandian lakes. Journal of Paleolimnology, 24: 43-54.

Korhola, A. & Rautio, M. 2002. Cladocera and other branchiopod crustaceans. Developments in Paleoenvironmental Research, 4: 5-41.

Korhola, A., Tikkanen, M. & Weckström, J. 2005. Quantification of Holocene lake-level changes in Finnish Lapland using a cladocera-lake depth transfer function. Journal of Paleolimnology, 34: 175–190.

Körner, S. 2002. Loss of submerged macrophytes in shallow lakes in North-Eastern Germany, International Review of Hydrobiology, 87: 375–384.

Krause-Dellin, D. & Steinberg, C. 1986. Cladoceran remains as indicators of lake acidification. Hydrobiologia, 143: 129-134.

Kubovčík, V. & Bitušík, P. 2006. Subfossil chironomids (Diptera, Chirmonomidae) in three Tatra Mountain lakes (Slovakia) on an acidification gradient. Biologia, Bratislava, 61: 213-220.

Külköylüoğlu, O. 2004. On the usage of ostracods (Crustacea) as bioindicator species in different aquatic habitats in the Bau region, Turkey. Ecological Indicators, 4: 139-147.

Külköylüoğlu, O. 2005. Factors affecting the occurrence of Ostracoda (Crustacea) in the Yumrukaya Reedbeds (Bolu, Turkey). Wetlands, 25: 224–227.

Kultti, S., Väliranta, M., Sarmaja-Korhonen, K., Solodieva, N., Virtanen, T. & Eronen, M. 2003. Palaeoecological evidence of changes in vegetation and climate during Holocene in the pre-Polar Urals, northeast European Russia. Journal of Quaternary Science, 18: 503-520.

Lang, C. 1998. Contrasting responses of oligochaetes (Annelida) and chironomids (Diptera) to the abatement of eutrophication in Lake Neuchâtel. Aquatic Sciences, 61: 206-214.

Leavitt, P. R., Hann, B. J., Smol, J. P., Zeeb, B. A., Christie, C. E., Wolfe, B. & Kling, H. J. 1994. Paleolimnological analysis of whole-lake experiments: an overview of results from Experimental Lakes Area Lake 227. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 51:2322-2332.

Liboriussen, L., Jeppesen, E., Bramm, M. E. & Lassen, M. F. 2005. Periphyton-macroinvertebrate interactions in light and fish manipulated enclosures in a clear and a turbid shallow lake. Aquatic Ecology, 39: 23-39.

Lotter, A. F. & Birks, H. J. B. 1997. The separation of the influence of nutrients and climate on the varve time-series of Baldeggersee, Switzerland. Aquatic Sciences, 59: 362-375.

Lotter, A. F., Birks, H. J. B., Hofmann, W. & Marchetto, M. 1998. Modern diatom, cladocera, chironomid, and chrysophyte cyst assemblages as quantitative indicators for the reconstruction of past environmental conditions in the Alps.II.Nutrients. Journal of Paleolimnology, 19: 443-463.

Lotter, A. F., Birks, H. J. B., Eicher, U., Hofmann, W., Schwander, J. & Wick, L. 2000. Younger Dryas and Allerod summer temperatures at Gerzensee (Switzerland) inferred from fossil pollen and cladoceran assemblages, Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology, 159: 349–361.

Manca, M. & Comoli, P. 1995. Temporal variations of fossil Cladocera in the sediments of Lake Orta (N. Italy) over the last 400 yearsH. Journal of Paleolimnology, 14: 113-122.

Manca, M., Torretta, B., Comoli, P., Amsinck, S. L. & Jeppesen, E. 2007. Major changes in trophic dynamics in large, deep sub-alpine Lake Maggiore from 1940's to 2002: a high resolution comparative palaeo-neolimnological study. Freshwater Biology, 52: 2256-2269.

Marchese, M. & Paggi, A. C. 2004. Diversidad de Oligochaeta (Annelida) y Chironomidae (Diptera) del Litoral fluvial argentino. In Aceñolaza FC (Ed.) Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino. INSUGEO. Tucumán, Argentina. 217-223.

Margalef, R. 1983. Limnología. Ediciones Omega. Barcelona. 1010 pp.

Massaferro, J., Ribeiro Guevara, S., Rizzo, A. & Arribére, M. 2005. Short-term environmental changes in Lake Morenito (41ºS, 71ºW, Patagonia, Argentina) from the analysis of sib-fossil chironomids. Aquatic conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 15: 23-30.

Medioli, F. S. & Scott, D. B. 1988. Lacustrine thecamoebians (mainly arcellaceans) as potential tools for palaeolimnological interpretations. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 62: 361-386.

Medioli, F. S., Scott, D. B., Collins, E. S. & McCarthy. F. M. G. 1990. Fossil thecamoebians present status and prospects for the future. In Hemleben, C. *et al.*, (Eds.), Paleoecology, biostratigraphy, paleoceanography and taxonomy of agglutinated foraminifera. Kluwer Academic, Dordrecht, Netherlands, 813–839.

Medioli, B. E. & Brooks, G. R. 2003. Diatom and thecamoebian signatures of Red River (Manitoba and North Dakota) floods: Data collected from the 1997 and 1999 spring freshets. Journal of Paleolimnology, 25: 353-386.

Mergeay, J., Verschuren, D., Van Kerckhoven, L. & De Meester, L. 2004. Two hundred years of a diverse Daphnia community in Lake Naivasha (Kenya): effects of natural and human-induced environmental changes. Freshwater Biology, 49: 998–1013.

Mezquita, F. & Miracle, M. R. 1997. Chydorid assemblages in the sedimentary sequence of Lake La Cruz (Spain) subject to water level changes. Hydrobiologia, 360: 277-285.

Mitchell, E. A. D., Charman, D. J. & Wagner, B. G. 2007. Testate amoebae analysis in ecological and paleoecological studies of wetlands: past, present and future. Biodiversity and Conservation, 17: 2115-2137.

Miskimmin, B. M., Leavitt, P. R. & Schindler, D. W. 1994. Fossil record of cladoceran and algal responses to fishery management practises', Freshwater Biology, 34: 177-190.

Mooij, W. M., Hülsmann, S., Domis, L. N. D., Nolet, B. A., Bodelier, P. L. E., Boers, P. C. M., Pires, L. M. D., Gons, H. J., Ibelings, B. W., Noordhuis, R., Portielje, R., Wolfstein, K. & Lammens, E. H. R. R.

2005. The impact of climate change on lakes in the Netherlands: a review. Aquatic Ecology, 39: 381-400.

Mooij, W. M., Janse, J. H., Domis, L. N. D., Hülsmann, S. & Ibelings, B. W. 2007. Predicting the effect of climate change on temperate shallow lakes with the ecosystem model PC Lake. Hydrobiologia, 584: 443–454.

Timms, R. M. & Moss, B. 1984. Prevention of growth of potentially dense phytoplankton populations by zooplankton grazing, in the presence of zooplanktivorous fish, in a shallow wetland ecosystem. Limnology and Oceanography, 29: 472-486.

Negrea, S., 1983. Fauna Republicii Socialiste Romania. Vol. IV (12). Crustacea. Cladocera. Academiei Republicii Socialiste Romania. Bucuresti, 399 pp.

Nesje, A., Bjune, A. E., Bakke, J., Dahl, S. O., Lie, O. & Birks, H. J. B. 2006. Holocene palaeoclimate reconstructions at Vanndalsvatnet, western Norway, with particular reference to the 8200 cal. yr BP event. Holocene, 16: 717-729.

Nykänen, M., Vakkilainen, K., Liukkonen, M. & Kairesalo, T. 2009. Cladoceran remains in lake sediments: a comparison between plankton counts and sediment records. Journal of Paleolimnology, 42: 551-570.

OECD (Organization for Economic Cooperation and Development). 1982. Eutrophication of waters: monitoring, assessment and control. Organisation for Economic and Cooperative Develpoment, Paris, France. 154 pp.

Ogden, C. G. & Hedley, R. H. 1980. An Atlas of Fresh Water Testate Amoeba. British Museum (Natural History), OxfordUniversity Press, Oxford, 222 pp.

Palm, F., Stenson, J. A. E. & Lagergren, R. 2005. Which paleolimnological zooplankton records can indicate changes in planktivorous fish predation? Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie, 29: 661-666.

Patalas, K. 1990. Diversity of the Zooplankton communities in Canadian Lakes as a function of climate. Internationale Vereinigung fuer Theoretische und Angewandte Limnologie. Verhandlungen, 24: 360-368.

Paterson, M. 1993. The distribution of microcrustacea in the littoral zone of a freshwater lake. Hydrobiologia, 263: 173-183.

Patterson, R. T., Barker, T. & Burbridge, S. M. 1996. Arcellaceans (thecamoebians) as proxies of arsenic and mercury contamination in northeastern Ontario lakes. The Journal of Foraminiferal Research, 26:172–183.

Patterson, R. T. & Kumar, A. 2000a. Assessment of Arcellacean (Thecamoebian) assemblages, species, and strains as contaminant indicators in James lake, Northeastern Ontario, Canada. The Journal of Foraminiferal Research 30: 310-320.

Patterson, R. T. & Kumar, A. 2000b. Use of arcellacea to gauge levels of pollution and remediation of industrially polluted lakes. In: Martin R.E. (Ed.), Environmental Micropaleontology, v 15 of Topics in Geobiology. Kluwer Academic/Plenum Publication, 257–278.

Del Pozo, R., Fernández-Aláez, C. & Fernández-Aláez, M. 2010. An assessment of macrophyte community metrics in the determination of the ecological condition and total phosphorus concentration of Mediterranean ponds. Aquatic Botany, 92: 55-62.

Ramdani, M., Flower, R. J., Elkhiati, N., Birks, H. H., Kraïem, M. M. & Fathi, A. A. 2001. Zooplankton (Cladocera, Ostracoda), Chironomidae and other benthic faunal remains in sediment cores from nine North African wetland lakes: the CASSARINA Project. Aquatic Ecology, 36: 389–403.

Räsänen, M., Salonen, J., Salo, J., Walls, M. & Sarvala, J. 1992. Recent history of sedimentation and biotic communities in Lake Pyhajarvi, SW Finland. Journal of Palaeolimnology, 7: 107-126.

Rautio, M. 1998. Community structure of crustacean zooplankton in subarctic ponds — effects of altitude and physical heterogeneity. Ecography, 21: 327-335.

Ruiz, F., González-Regalado, M. J., Baceta, J. I., Menegazzo-Vitturi, L., Pistolato, M., Rampazzo, G. & Molinaroli, E. 2000. Los ostrácodos actuales de la laguna de Venecia (NE de Italia). Geobios, 33: 447-454.

Sand-Jensen, K. & Borum, J. 1991. Interactions among phytoplankton, periphyton, and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries. Aquatic Botany, 41: 137-175.

Sandoy, S. & Nilssen, J. P. 1986. A geographical survey of littoral crustacea in Norway and their use in paleolimnology. Hydrobiologia, 143: 277-286.

Sarmaja-Korjonen, K. 2004. Chydorid Ephippia as Indicators of Past Environmental Changes – A New Method. Hydrobiologia, 526: 129-136.

Sarmaja-Korjonen, K. & Alhonen, P. 1999. Cladoceran and diatom evidence of lake- level fluctuations from a Finnish lake and the effect of aquatic- moss layers on microfossil assemblages. Journal of Paleolimnology, 22: 277-290.

Sarmaja-Korjonen, K. & Hyvärinen, H. 2002. Subfossil littoral cladocera as indicators of brackish-water Littorina transgression of the Baltic basin in a small lake in Finland. Boreas, 31:356–361.

Scheffer, M. 1998. Ecology of Shallow Lakes. Population and Community Biology. Serie 22, Chapman and Hall, London, 357 pp.

Schnell, O. A. 2001. The chyronomid (Diptera) subfossil record of Lille Hovvatn (Norway), with comparison with similar study in adjacent store Hovvant. Water, Air and Soil Pollution, 130: 817-824.

Scott, D. B., Medioli, F. S. & Schafer, C. T. 2001. Monitoring in CoastalEnvironments Using Foraminifera and Thecamoebian Indicators. Cambridge University Press, London. 175 pp.

Schep, S. A., Ter Heerdt, G. N. J., Janse, J. H. & Ouboter, M. 2007. Possible effects of climate change on ecological functioning of shallow lakes, Lake Loenderveen as a case study. Annals of Warsaw University of Life Sciences – SGGW, Land Reclamation, 38: 95–104.

Schriver, P., Bogestrand, J., Jeppesen, E. & Sondergaard, M. 1995. Impact of submerged macrophytes on fish-zooplanl phytoplankton interactions: large-scale enclosure experiments in a shallow eutrophic lake. Freshwater biology, 33: 255-270.

Semenova, L. M. 1979. Key features in the Biology of Candona candida (Ostracoda, Crustacea). Hydrobiological Journal, 15: 21-24.

Seppa, H., Hammarlund, D. & Antonsson, K. 2005. Low-frequency and high-frequency changes in temperature and effective humidity during the Holocene in south-central Sweden: implications for atmospheric and oceanic forcings of climate. Climate Dynamics, 25: 285-297.

Sfriso, A., Pavone, B., Marcomini, A. & Orio, A. A. 1992 Macroalgae, nutrient cycles, and pollutants in the Lagoon of Venice. Estuaries, 15: 517–528.

Sfriso, A., Pavoni, B. & Marcomini, A. 1995. Nutrient distributions in the surface sediment of the central lagoon of Venice. The Science of the Total Environment, 172: 21-35.

Shumate, B. C., Schelske, C. L., Crisman, T. L. & Kenney, W. F. 2002. Response of the cladoceran community to trophic state change in Lake Apopka, Florida. Journal of Paleolimnology, 27: 71-77.

Smirnov, N. N. 1992. Mesozoic Anomopoda (Crustacea) from Mongolia. Zoological Journal of the Linnean Society, 104: 97-116.

Sweetman, J. N. & Smol, J. P. 2006. Patterns in the distribution of cladocerans (Crustacea: Branchiopoda) in lakes across a north–south transect in Alaska, USA. Hydrobiologia, 553: 277–291.

Synerholm, C. 1979. The Chydorid cladocera from surface lake sediments in Minnesota and North Dakota. Archiv für Hydrobiologie, 86: 137-151.

Szeroczynska, K. 1991. Impact of prehistoric settlements on the Cladocera in the sediments of Lakes Suszek, Bledowo, and Skrzetuszewskie. Hydrobiologia, 225: 105-114.

Szeroczynska, K. 1998. Anthropogenic transformation of nine lakes in Central Poland from Mesolithic to modern times in the light of Cladocera analysis. Studia Geologica Polonica, 112: 123–165.

Torigai, K., Schröder-Adams, C. J. & Burbidge, S. M. 2000. A variable lacustrine environment in Lake Winnipeg, Manitoba: Evidence from modern thecamoebian distribution. Journal of Paleolimnology, 23: 305-318.

Tremel, B., Frey, S. E., Yan, N. D., Somers, K. M. & Pawson, T.W. 2000. Habitat specifity of littoral Chydoridae (Crustacea, Branchiopoda, Anomopoda) in Plastic Lake, Ontario, Canada. Hydrobiologia, 432: 195-205.

Vassiljev, J. 1998. The simulated response of lakes to changes in annual and seasonal precipitation: implication for Holocene lake-level changes in northern Europe. Climate dynamics, 14: 791-801.

Walseng, B. & Karlsen, L. R. 2001. Planktonic and littoral microcrustaceans as indices of recovery in limed lakes in SE Norway. Water, Air and Soil Pollution, 130: 1313-1318.

Walseng, B., Hessen, D. O., Halvorsen, G. & Schartau, A. K. 2006. Major contribution from littoral crustaceans to zooplankton richness in lakes. Limnology and Oceanography, 51:2600-2606.

Whiteside, M. C. 1970. Danish chydorid Cladocera: modern ecology and core studies. Ecological Monographs, 40: 78-118.

Whiteside, M. C. & Swindoll, M. R. 1988. Guidelines and limitations to cladoceran paleoecological interpretations. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 62: 405–412.

Woodward, C. A. & Shulmeister, J. 2006. New Zealand chironomids as proxies for human-induced and natural environmental change: Transfer functions for temperature and lake production (chlorophyll a). Journal of Paleolimnology, 36: 407-429.

Laguna Enmedio (Palencia)

CAPÍTULO 5. ESTUDIO DE MACROFÓSILES EN EL SEDIMENTO SUPERFICIAL DE LAGUNAS DE LA CUENCA DEL DUER

INDICE

INTRODUCCIÓN **151**

MACROFÓSILES 151

PROCESO DE FORMACIÓN Y DISPERSIÓN DE UN MACROFÓSIL 152

MACRÓFITOS 153

ANTECEDENTES BIBLIOGRÁFICOS 155

OBJETIVOS **157**

RESULTADOS **158**

CARACTERÍSTICAS GENERALES DEL REGISTRO DE MACROFÓSILES DEL SEDIMENTO SUPERFICIAL DE LAS 38 EN LAGUNAS 158

RELACIÓN ENTRE LAS VARIABLES AMBIENTALES DE LAS LAGUNAS Y LOS RESTOS DE MACRÓFITOS EN EL SEDIMENTO 162

RELACIÓN ENTRE LA COBERTURA ACTUAL DE MACRÓFITOS DE LAS LAGUNAS Y LOS RESTOS DE MACRÓFITOS DEL SEDIMENTO 180

DISCUSIÓN **187**

BIBLIOGRAFÍA **195**

INTRODUCCIÓN

MACROFÓSILES

Entendemos por macrofósil a un fósil incorporado en el sedimento que es lo suficientemente grande como para verse a simple vista, y que puede ser manipulado por las manos, normalmente con la ayuda de un pincel o un fino fórceps, bajo un estereomicroscopio (Birks, 2001). Los macrofósiles de plantas pueden ser semillas, frutos, esporangios, hojas, brotes, fragmentos de tejidos, rizomas o piezas de madera de cierto tamaño (Watts, 1978).

El registro macrofósil del sedimento de un lago está constituido por dos componentes principales: macrofósiles pertenecientes a la vegetación terrestre, originados en la cuenca, y por otro lado restos de plantas acuáticas procedentes del propio lago (Koff & Vandel, 2008).

Son muchos los factores que van a afectar a la distribución de los macrófitos en el lago así como a la de sus restos. La zonación de las plantas en un lago depende del tipo de intensidad de la luz (Spence, 1982), las adaptaciones metabólicas (San-Jensen, 1978; Boston *et al.,* 1989), la resistencia al efecto de las olas (Keddy, 1983; 1984) y la estrategia de regeneración de la población. En cambio la distribución de los frutos y semillas que posteriormente constituirán el registro fósil va a depender de factores tales como la producción de macrofósiles, la dispersión, la pérdida y características de la cuenca (Dieffenbacher –Krall, 2007). Algunos de estos factores más importantes son:

- ✓ Producción de frutos y semillas:

  La producción de semillas varía enormemente entre especies dependiendo de sus estrategias reproductivas y de su adaptación vegetativa en respuesta al entorno (Harper, 1977). Así por ejemplo, los arbustos y hierbas tienden a producir grandes semillas, pero en escasa cantidad, por lo que estas semillas tienen escasas posibilidades de convertirse en fósil.

  Por otro lado, respecto a las estrategias reproductivas, en las plantas puede darse dos tipos de reproducción: sexual y asexual (Sculthorpe, 1967; Salisbury & Ross, 1985) aunque ha sido la reproducción asexual la que se ha convertido en la forma dominante de expansión en los macrófitos (Mc Farland & Rogers, 1998).

- ✓ Acción de otros organismos:

  La depredación por parte de aves acuáticas, la acción de bacterias de descomposición y hongos pueden reducir el registro fósil en el sedimento.

- ✓ Características de los macrofósiles

  Estas características de forma, tamaño, etc. son especialmente importantes a la hora de determinar su transporte y expansión. Las semillas están adaptadas para la dispersión por aire, agua o mediante animales.

PROCESO DE FORMACIÓN Y DISPERSIÓN DE UN MACROFÓSIL

Tras la formación de una semilla o fruto a partir de un macrófito pueden darse tres situaciones distintas (Figura 28):

1. Que el fruto o semilla sea depredado por aves y/ u otros animales.
2. Que experimenten un fuerte proceso de descomposición por bacterias y hongos.
3. Que sobrevivan.

En este último caso, el viento y las corrientes desplazarán los frutos y semillas por la capa superficial del agua hacia un lugar más o menos alejado de la planta en la que se originó. Durante este desplazamiento, se irán empapando de agua, de tal forma que por el incremento de peso descienden hacia el fondo de la laguna situándose en el sedimento superficial. Dependiendo de su composición, más o menos resistente a los procesos de descomposición, se formará un resto fósil peor o mejor conservado que se integrará en los diferentes sustratos del sedimento (Figura 29).

La mayor o menor discrepancia entre los restos del sedimento con la cobertura actual de plantas dependerá de factores como son la topografía de la cuenca (Koff & Vandel, 2008) y del lugar de la toma de la muestra. Debido a que los restos de plantas no suelen alcanzar el centro de los lagos grandes y profundos, el lugar ideal para la toma de las muestras es en la zona litoral (Birks, 2001).

En contraste con el polen, los macrofósiles no se distribuyen uniformemente por todas las partes del lago, con la excepción de las ooporas de *Chara*. Los modelos de *macrofosil-planta origen*, revelan que mientras que los restos vegetativos, principalmente hojas, quedan en la proximidad de su origen, las semillas presentan una dispersión ligeramente más amplia.

Por otra parte, Birks (2001) ha señalado que los frutos y semillas de las plantas acuáticas son mucho más abundantes que las de las plantas terrestres, cuya representación en el sedimento suele ser accidental e inapreciable. No obstante, el significado de la presencia de ciertos frutos y semillas no suele ser muy clara debido a que algunos aspectos de su biología no se han estudiado suficientemente e incluso son desconocidos.

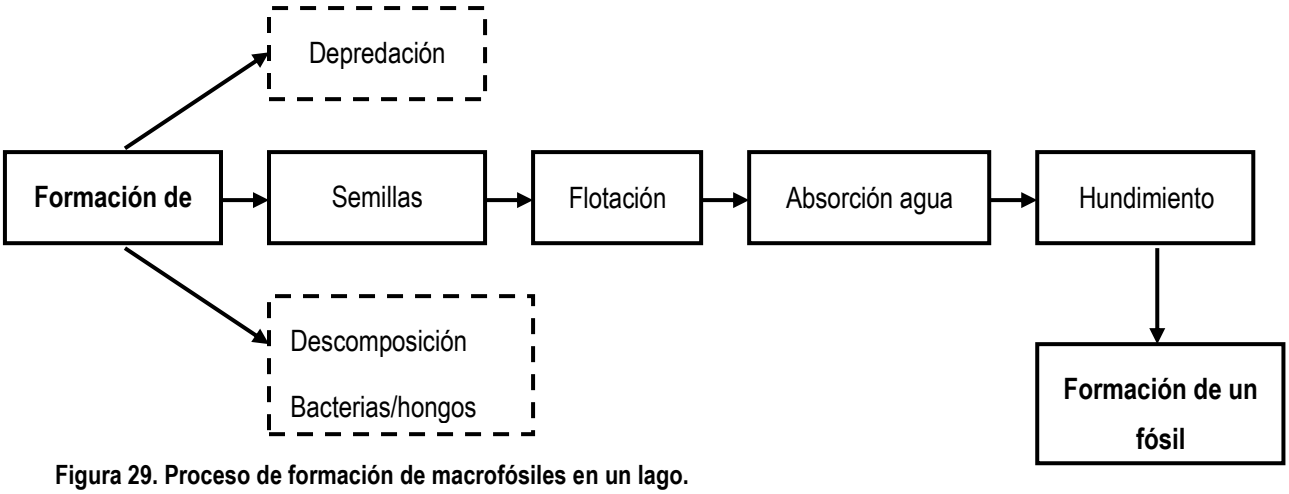


Figura 29. Proceso de formación de macrofósiles en un lago.

MACRÓFITOS

El término macrófito se refiere a las formas macroscópicas de vegetación acuática y comprende las macroalgas tales como los carófitos, especies de pteridófitos adaptadas al hábitat acuático, y las verdaderas angiospermas (Wetzel, 1981).

Los macrófitos se pueden clasificar como (Figura 30):

Hidrófitos: Plantas acuáticas que completan su ciclo biológico cuando todas sus partes están sumergidas o flotando en la superficie del agua (Den Hartog & Segal, 1964).

Tipos:

Arraigados:

Con hoja flotante: Son frecuentes en aguas estancadas o de corrientes lentas. Sus rizomas se encuentran fijados al sustrato. Sus hojas pecioladas tienen el limbo flotante sobre la superficie del agua.

Sumergidos: Son habituales de aguas con corriente. Están incluidas completamente en el agua. Presentan un sistema radicular bastante reducido y únicamente lo emplean como sistema de anclaje al sustrato. El vástago puede absorber directamente agua, CO_2 y nutrientes.

Flotantes: Flotan en la superficie y sus raíces están sueltas dentro del agua en lugar de arraigadas en el fondo.

Helófitos o emergentes: crecen en el agua pero la mayoría de sus partes fotosintéticas son aéreas (Davidson *et al.,* 2005).

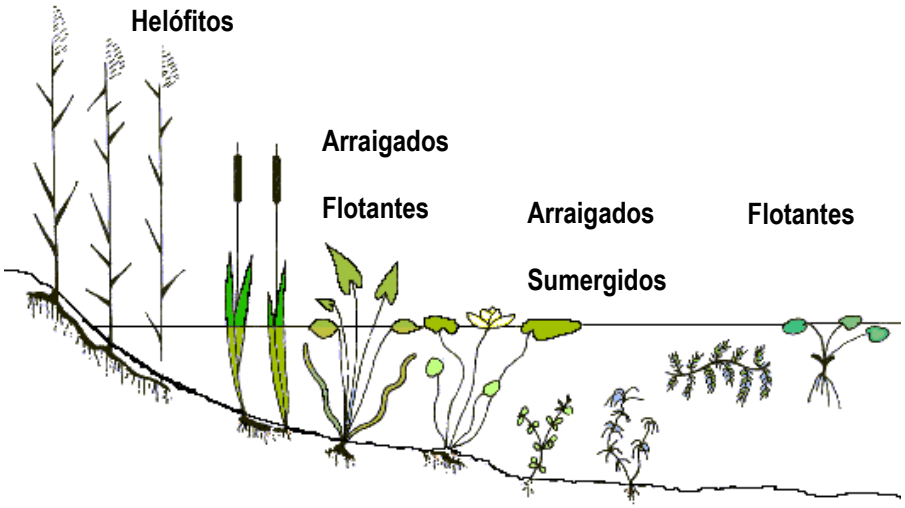


Figura 30. Clasificación de macrófitos extraída de http://www.biologia.edu.ar/botanica/tema3/tema3_4hidrofita.htm.

Los hidrófitos o macrófitos sumergidos juegan un papel clave en la estructura y función de los lagos, teniendo efectos directos e indirectos en modelos y procesos biológicos, físicos y químicos (Timms & Moss, 1984; Carpenter & Lodge, 1986; Dieter, 1990; Jeppesen *et al.,* 1998; Davidson *et al.,* 2005). El hecho de que los hidrófitos completen su ciclo biológico en el agua hace que sean más sensibles a cambios en la composición de las mismas.

Dentro del grupo de los macrófitos sumergidos se encuentran los carófitos, cuya posición sistemática se muestra en la tabla 23.

División Charophytas
Clase Talofitas
Orden Charales
Familia Characeae
Género *Chara*
Género *Lamprothamnium*
Género *Nitella*
Género *Tolypella*

Tabla 23. Sistemática de los carófitos

Las Characeas o carófitas son algas verdes evolucionadas que viven sumergidas y enraizadas por medio de rizoides en los fondos o en las orillas de las lagunas, humedales o ríos. Se encuentran presentes dentro de todo tipo de aguas, desde las dulces hasta las aguas hipersalinas (Cirujano & Medina Domingo, 2002).

Están caracterizados por una disposición muy compleja del tallo, que está formado por cladomas, y por sus estructuras reproductivas llamadas oosporas o gyrogonitos. Dichas estructuras son resistentes a la desecación y mantienen su viabilidad durante más de 40 años (Tanaka & Leite, 2003; García & Chivas, 2006). Tienen, tanto clorofila *a* como clorofila *b*, y su crecimiento continuado es proporcionado por una célula inicial apical (Chadefaud, 1979; García, 1994).

Los carófitos son sensibles a cambios ambientales. Cada género y especie indican diferentes condiciones ecológicas, tales como temporalidad de las aguas, grado de acidez, tipo de suelo, gradiente térmico, composición iónica y grado de salinidad (García, 1994). Así por ejemplo, el género *Chara* se desarrolla en ambientes más mineralizados y con más nutrientes mientras que *Nitella* crece en aguas dulces y con escasez de nutrientes (Cirujano & Medina Domingo, 2002).

Desde una perspectiva ecológica, los carófitos juegan un papel importante como productores primarios, proporcionan protección al zoobentos (Guerlesquin & Podlejski, 1980), comida para peces y aves acuáticas, apoyo para los epífitos, incrementan la transparencia del agua por retención del sedimento suspendido (Zaneveld, 1940) e impiden los blooms de microorganismos (Scheffer, 1998; Van der Berg *et al*., 1998; García & Chivas, 2006).

ANTECEDENTES BIBLIOGRÁFICOS

El estudio de los macrofósiles se inició en las décadas de los 70 y 80 del siglo XIX. Los primeros estudios interesantes de macrofósiles en depósitos geológicos fueron desarrollados en Escandinavia por Nathorst en 1870, teniendo como objetivo la reconstrucción de los cambios climáticos producidos a finales de la última glaciación. Posteriormente surgieron otros autores, como Andersson (1892) o Hollick (1892) y Knowlton (1896), que llevaron a cabo los primeros estudios de macrofósiles en Estados Unidos. Estos trabajos se basaron únicamente en proporcionar una lista de plantas y hacer una breve referencia a la posición geológica donde se encontraba el fósil.

Hasta el desarrollo de la palinología en 1920, el estudio de macrofósiles fue la única técnica que se empleó para conocer la historia de la vegetación. Sin embargo con la llegada del estudio del polen, el empleo de los macrofósiles disminuyó. A pesar de ello, en Europa Jessen & Milthers (1928) continuaron con el análisis de macrofósiles aunque combinado con el estudio del polen.

En los años 60, cuando se comenzaron a detectar ciertas limitaciones del polen, el empleo de macrofósiles volvió a resurgir, pero principalmente como técnica complementaria.

En España el uso de macrofosiles como herramienta paleolimnológica apenas se ha utilizado. La mayor parte de los estudios se basan en la palinología (Giralt *et al*., 1999; González-Sampériz *et al.,* 2008) y en ocasiones combinada con el estudio de diatomeas (Leira & Santos, 2002) y ostrácodos (Valero-Garcés *et al.,* 2006; Martín-Puertas *et al.,* 2009).

OBJETIVOS

Los objetivos planteados en este capítulo son:

- ✓ Reconocer qué variables ambientales afectan significativamente a la abundancia de restos de macrófitos en el sedimento superficial, definiendo además cuales son los principales rangos de distribución de los macrofósiles del sedimento en función de diversas variables ambientales.
- ✓ Observar si existe correlación entre la cobertura y composición de la vegetación actual y sus evidencias en el sedimento en forma de restos vegetativos y/o reproductivos.
- ✓ Determinar qué especies de macrófitos pueden considerarse indicadores ambientales fiables en un posterior estudio paleolimnológico de lagunas de la Cuenca del Duero.

RESULTADOS

CARACTERÍSTICAS GENERALES DEL REGISTRO DE MACROFÓSILES DEL SEDIMENTO SUPERFICIAL DE LAS 38 EN LAGUNAS

En el estudio de macrofósiles del sedimento superficial se localizaron semillas y frutos de 19 taxones entre los que se distinguieron las especies: *Polygonum amphibium, Hippuris vulgaris, Utricularia australis, Potamogeton crispus, P. trichoides* y *P. gramineus*. El resto de taxones sólo se pudieron determinar a nivel de género. En la Figura 31 se ha representado el porcentaje total en función del número de especies de cada grupo: helófitos, sumergidos y flotantes en el conjunto de las 38 lagunas estudiadas. El grupo con mayor representación fue el de los sumergidos con un 87 % del total mientras que los flotantes sólo supusieron un 2 %. La mayor contribución al grupo de los sumergidos la realizaron los restos de carófitos ya que los dos géneros identificados, *Nitella* y *Chara*, tuvieron una fuerte representación en el total, representados en el 24 y 55 % de las lagunas respectivamente (Figura 32). A excepción de estos dos géneros, los restos más frecuentes fueron los de *Juncus* sp. y *Ranunculus* sp, si bien, ninguno de ellos alcanzó una representación superior al 4 %. Otras taxones con cierta importancia fueron *Eleocharis* sp. (3%) y *Elatine* sp. (2%), ya que los restantes taxones no superaron el 1% de abundancia (Figura 32).

Las oosporas de *Nitella* y *Chara* se encontraron prácticamente en todas las lagunas, ya que sólo estuvieron ausentes en La Dehesa, Flores de Ávila y Llanos de la Herrada (Figura 33). Además, tuvieron una elevada abundancia en la mayor parte de las lagunas donde se encontraron. Así por ejemplo, en Almaraz, se llegó a contabilizar más de 400 ooporas de *Chara* y en Chozas más de 150 oosporas de *Nitella*. Los demás macrofósiles identificados no tuvieron abundancias por encima de 100 restos (Figura 33). En Bardal, por ejemplo, los únicos restos que se identificaron fueron de carófitos.

En varias lagunas como Arcedianos, Boada, Chozas, Ciria o Navas de Oro, no se identificaron restos de macrófitos sumergidos que no fueran de carófitos y en las demás lagunas en las que aparecieron sumergidos no carófitos lo hicieron con una escasa abundancia (Figura 34). Cabeza de Diego Gómez y Ribas sólo presentaron en su sedimento restos de sumergidos mientras que en Sentiz y Constanzana todos los macrofósiles identificados fueron helófitos. Por otro lado, Villaciervitos, El Rebollar y Besana fueron las lagunas donde la presencia de flotantes fue más significativa (Figura 34). Si exceptuamos los restos de *Chara* y *Nitella*, las lagunas con mayor número de macrofósiles en su sedimento fueron Llanos de la Herrada y Zarza. En ambas se contabilizaron más de 100 restos, entre los que destacaron, en el caso de Llanos de La Herrada, los frutos de *Eleocharis* sp y *Juncus* sp., y en La Zarza, *Elatine* sp. y *Ranunculus* sp. (Figura 33). *Hippuris vulgaris* y *Epilobium* sp. sólo aparecieron en Besana y *Potamogeton crispus* en El Cristo.

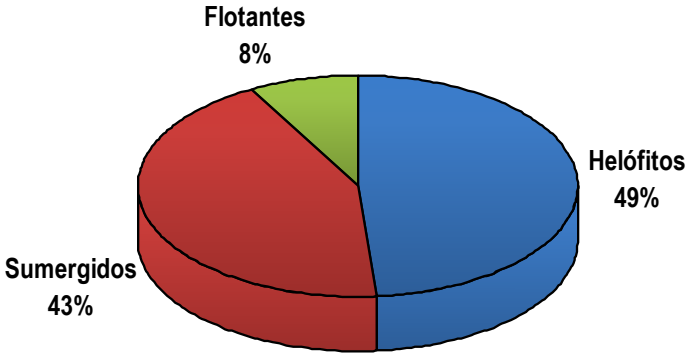


Figura 31. Porcentaje de helófitos,, flotantes y sumergidos en el conjunto de las 38 lagunas.

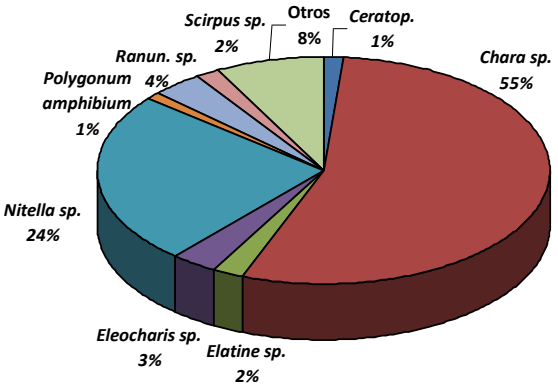


Figura 32. Porcentaje de los taxones localizados en el sedimento en el total de las 38 lagunas.

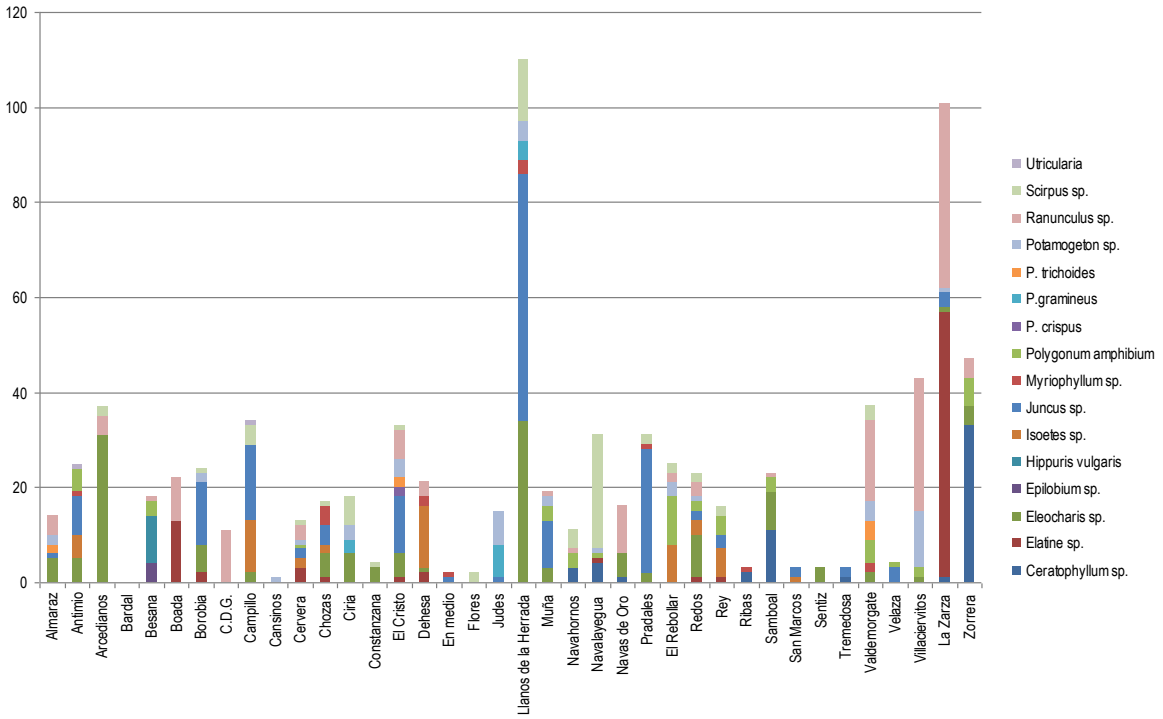


Figura 33. Abundancia de restos de macrófitos encontrados en el sedimento de las lagunas (25 ml de sedimento fresco).

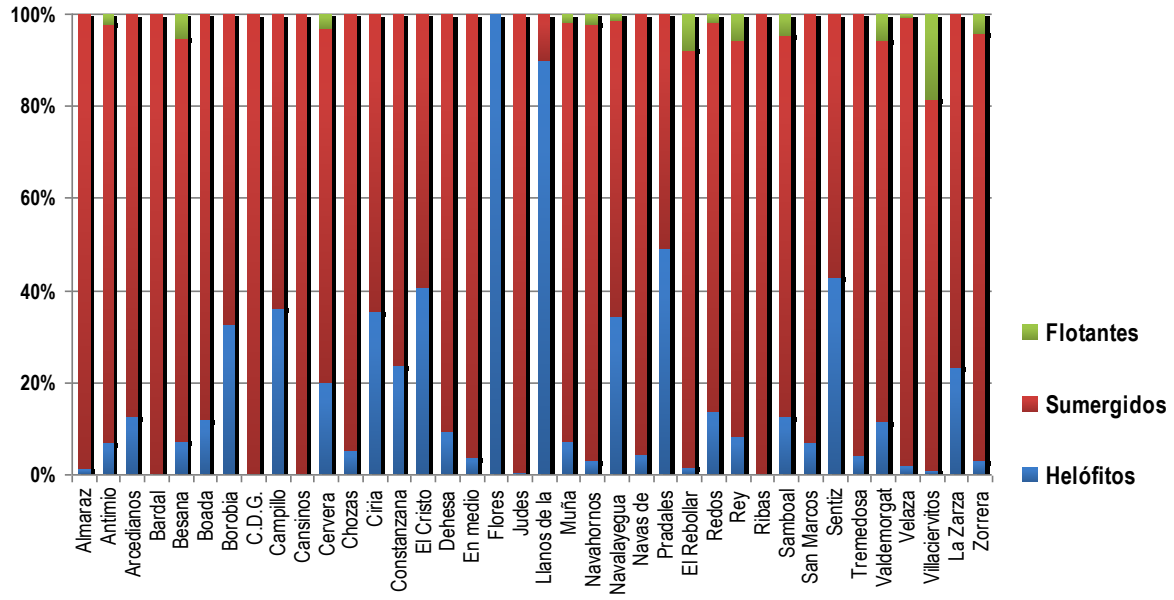


Figura 34. Porcentaje de helófitos, sumergidos y flotantes en cada laguna.

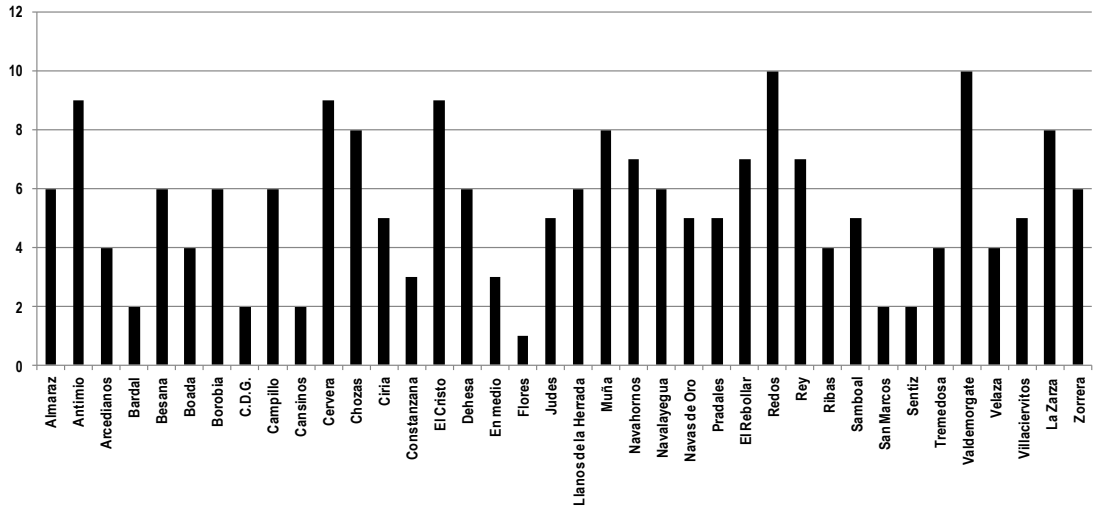


Figura 35: Valores de riqueza de los restos de macrófitos de cada laguna.

Los restos de *Ceratophyllum sp*. y *Myriophyllym sp*., a pesar de su importante frecuencia en las comunidades de macrófitos actuales, sólo se observaron en el sedimento de 8 y 7 lagunas respectivamente y además con escasas abundancia (Figura 33)

La riqueza media de macrófitos en el conjunto de lagunas fue 6 y las lagunas con mayor riqueza de macrofósiles fueron El Cristo, Redos y Valdemorgate con 9 taxones cada una de ellas (Figura 35).

La laguna de Flores de Ávila fue la menos rica, puesto que sólo se contabilizaron dos frutos de *Scirpus* y lagunas como Bardal, Cabeza de Diego Gómez, Cansinos o Sentiz sólo presentaron restos de 2 taxones. El caso de Bardal no fue extraño ya que en los muestreos de vegetación actual no presentó vegetación. Sin embargo, en la laguna Sentiz, la comunidad de macrófitos actual estuvo integrada por 14 especies.

Los valores de diversidad oscilaron entre 0 de Flores de Ávila y 2,6 de El Cristo y La Cervera siendo la diversidad media 1,3 (Figura 36).A excepción de Flores de Ávila, Almaraz fue la laguna menos diversa, ya que, a pesar de tener una riqueza de 6 taxones, existió una fuerte dominancia de oosporas de *Chara* sp. sobre el resto de taxones encontrados (Figura 33). Una situación similar se observó en la laguna Chozas puesto que en su sedimento se identificaron macrofósiles de 8 taxones pero presentó una diversidad próxima a 1,2 (Figura 36).

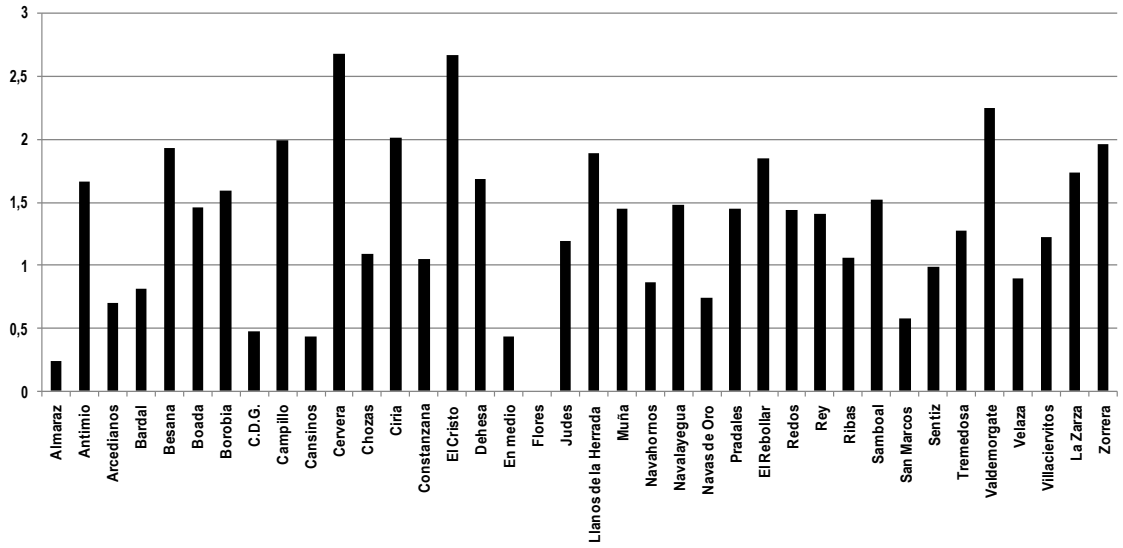


Figura 36: Valores de diversidad de los restos de macrófitos de cada laguna.

RELACIÓN ENTRE LAS VARIABLES AMBIENTALES DE LAS LAGUNAS Y LOS RESTOS DE MACRÓFITOS EN EL SEDIMENTO

Los resultados correspondientes al análisis de correlación de restos del sedimento y variables ambientales se recogen en las tablas 24 y 25.

La concentración de clorofila *a* fue la variable que afectó en mayor medida a la abundancia de macrófitos encontrados en el sedimento. Las abundancias de *Chara* sp., *Potamogeton* sp. y *Potamogeton gramineus* estuvieron influenciadas negativamente por los niveles de clorofila *a*. Por el contrario, *Nitella* sp. se vio favorecida por las concentraciones más elevadas (Tabla 24).

La conductividad también tuvo efectos de distinto signo sobre la abundancia de subfósiles. Influyó positivamente sobre los restos de los géneros *Ranunculus* y *Chara* pero tanto los restos de *Isoetes* sp. como los de *Nitella* sp. estuvieron afectados negativamente por altos niveles de mineralización.

Aguas con valores de pH más altos ejercieron una influencia negativa sobre las abundancias de *Juncus* sp. y *Nitella* sp (Tabla 24). El resto de taxones fueron indiferentes al nivel de pH del agua.

La concentración de oxígeno apenas influyó en la abundancia de restos de macrófitos. Únicamente la abundancia de *Potamogeton gramineus* varió positivamente con el incremento del oxígeno disuelto en el agua de las lagunas (Tabla 24).

Las abundancias de *Juncus* sp. y *Potamogeton gramineus* descendieron significativamente al aumentar la turbidez.

Las concentraciones de nitrato y nitrógeno total no tuvieron efectos significativos en la abundancia de la mayor parte de los restos de macrofósiles (Tabla 24). La concentración de nitrato únicamente repercutió negativamente en la abundancia de *Utricularia* sp. y un aumento de las concentraciones de nitrógeno total produjeron un incremento de *Polygonum amphibium.*

La concentración de ortofosfato influyó negativamente sobre las abundancias de *Myriophyllum* sp. y *Juncus* sp., y éste último también disminuyó su abundancia al aumentar los niveles de fósforo total. Por el contrario, el desarrollo de *Ceratophyllum* sp. fue mayor en ambientes con mayores concentraciones de este nutriente (Tabla 24).

	Clorofila a	Conductividad	pH	Oxígeno	Turbidez	Nitrato	NT	SRP	PT
Ceratophyllum sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	0.38**
Chara sp.	-0.32*	0.34*	-	-	-	-	-	-	-
Elatine sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Eleocharis sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Epilobium sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Hippuris sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Isoetes sp.	-	-0.33*	-	-	-	-	-	-	-
Juncus sp.	-	-	-0.38*	-	-0.34*	-	-	-0.56***	-0.53***
Myriophyllum sp.	-	-	-	-	-	-	-	-0.49**	-
Nitella sp.	0.32*	-0.45**	-0.47**	-	-	-	0.42	-	-
Polygonum amphibium	-	-	-	-	-	-	0.39*	-	-
Potamogeton sp.	-0.49**	-	-	-	-	-	-	-	-
Potamogeton crispus	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Potamogeton gramineus	-0.35*	-	-	0.32*	-0.37**	-	-	-	-
Potamogeton trichoides	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ranunculus sp.	-	0.32*	-	-	-	-	-	-	-
Scirpus sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Utricularia sp.	-	-	-	-	-	-0.33*	-	-	-

Tabla 24. Resumen de las correlaciones entre las abundancias de los taxones de macrófitos encontrados en el sedimento y las variables físico-químicas. (*) p<0,05; (**) p<0,01; (***) p<0,001.

La precipitación media fue la variable que más influyó en la abundancia de restos de macrófitos. *Ceratophyllum* sp. y *Chara* sp se desarrollaron especialmente en lagunas ubicadas en zonas con menor precipitación media (Tabla 25). Por otro lado, *Juncus* sp. y *Myriophyllum* sp. estuvieron favorecidos por un incremento de la precipitación.

La altitud a la que se sitúan las lagunas influyó de diferente forma sobre la abundancia de los taxones de macrófitos. Los restos de *Elatine* sp. y *Potamogeton gramineus* fueron más abundantes en lagunas situadas en zonas más altas. *Ranunculus* sp., en cambio, estuvo mejor representado en lagunas que se encontraron en terrenos con menor altitud (Tabla 25)

	Temperatura media	Precipitación media	Altitud	Área	Profundidad	Temperatura del agua
Ceratophyllum sp.	-	-0.46**	-	-	-	0.44**
Chara sp.	-	-0.33	-	0.40*	-	-
Elatine sp.	-	-	0.40**	-	0.33*	-
Eleocharis sp.	-	-	-	-	-	-
Epilobium sp.	-	-	-	-	-	-
Hippuris sp.	-	-	-	-	-	-
Isoetes sp.	-	-	-	-	-	-
Juncus sp.	-	0.46**	-	0.43**	-	-
Myriophyllum sp.	-0.45**	0.32*	-	-	-	-
Nitella sp.	-	-	-	-	-	-
Oosporas	-	-	-	-	-	-
P. amphibium	-	-	-	-	-	-
Potamogeton sp.	-	-	-	-	-	-
P. crispus	-	-	-	-	-	-
P.gramineus	-	-	0.33*	0.33*	-	-
P. trichoides	-	-	-	-	-	-
Ranunculus sp.	-	-	-0.42**	-	-	-
Scirpus sp.	-	-	-	-	-	-
Utricularia sp.	-	-	-	-	-	-

Tabla 25. Resumen de las correlaciones entre las abundancias de los taxones de macrófitos encontrados en el sedimento y las variables morfológicas, temperatura del agua, temperatura y precipitación medias. (*) p<0,05; (**) p<0,01; (***) p<0,001.

En lagunas de mayor tamaño fueron más habituales *Chara* sp., *Juncus* sp. y *Potamogeton gramineus*.

En cuanto a la profundidad, sólo tuvo un efecto positivo y significativo sobre la abundancia de *Elatine* sp (Tabla 25).

Tanto la temperatura del agua como la temperatura media del aire no tuvieron un efecto importante en la abundancia de macrofósiles. El incremento de temperatura del agua favoreció sólo la presencia de *Ceratophyllum* sp. mientras que la temperatura media ambiental afectó negativamente a *Myriophyllum* sp (Tabla 25).

En el estudio de macrofósiles el número de lagos con valores de fósforo total por debajo de 50 μg/L fue escaso, al igual que el número de lagunas con concentraciones entre 150 y 300 μg/l, de ahí que se establecieran rangos para el PT diferentes a los establecidos en el estudio de los subfósiles de cladóceros. En la primera categoría se incluyeron lagunas con concentraciones inferiores a 75 μg/L, la segunda categoría englobó lagunas con valores de PT entre 75 μg/L y 150 μg/L, la tercera correspondió a concentraciones entre 150 μg/ L y 600 μg/L y la cuarta categoría incluyó las lagunas con concentraciones por encima de 600 μg/L (Tabla 26).

Niveles de PT	1(<75 μg/L)	2 (75-150 μg/L)	3 (150-600 μg/L)	4(>600 μg/L l)
Nº lagunas	10	11	8	9

Tabla 26. Categorías establecidas en función de la concentración de fósforo total.

Del mismo modo, se establecieron nuevos niveles en función de la concentración de clorofila *a*. En este caso se tomaron los niveles establecidos en 1982 por la OECD (Tabla 26).

Niveles de Chla	1(<2,5 μg/L)	2 (2,5-7,9 μg/L)	3 (8-25 μg/L)	4(>25 μg/L)
Nº lagunas	4	6	18	10

Tabla 27. Categorías establecidas en función de la concentración de clorofila a.

Sólo la abundancia de restos de *Juncus* sp. estuvo afectada significativamente por los niveles de fósforo total (Figura 37) y sus mayores abundancias se registraron en las lagunas con concentraciones por debajo de 50 μg/L. Respecto a los demás taxones, no se observó una tendencia de variación clara respecto al PT. Así por ejemplo, la abundancia máxima de *Ceratophyllum* sp se produjo en lagunas con valores de PT por encima de 150 μg/L y estuvo prácticamente ausente en lagunas con concentraciones inferiores. En cambio *Eleocharis* sp. disminuyó su abundancia a partir de de 150 μg/L (Figura 37). *Chara, Nitella* y *Poligonum amphibium* fueron indiferentes a las distintas concentraciones de PT y *Myriophyllum* sp. e *Isoetes* sp. estuvieron presentes en casi todos los niveles a excepción de las lagunas con concentraciones de PT por encima de 600 μg/L (Figura 37).

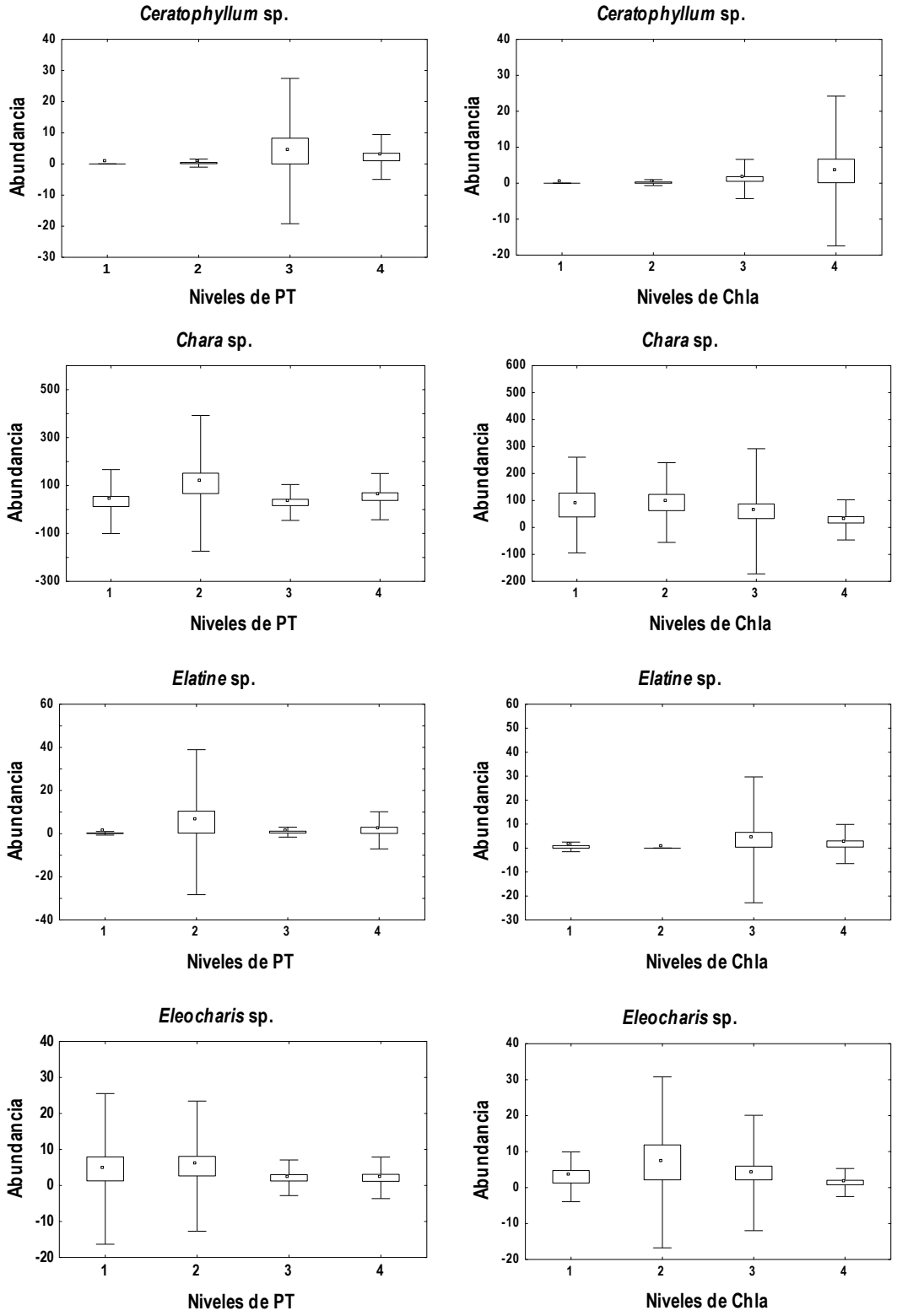


Figura 37. Variación de la abundancia de los restos de macrófitos (restos en 25 ml de sedimento fresco) a lo largo del gradiente de eutrofización representado por los rangos de PT y clorofila a. (*) ANOVA de un factor con P<0,05. ■ Media; □ Error estándar ⊥ desviación estándar

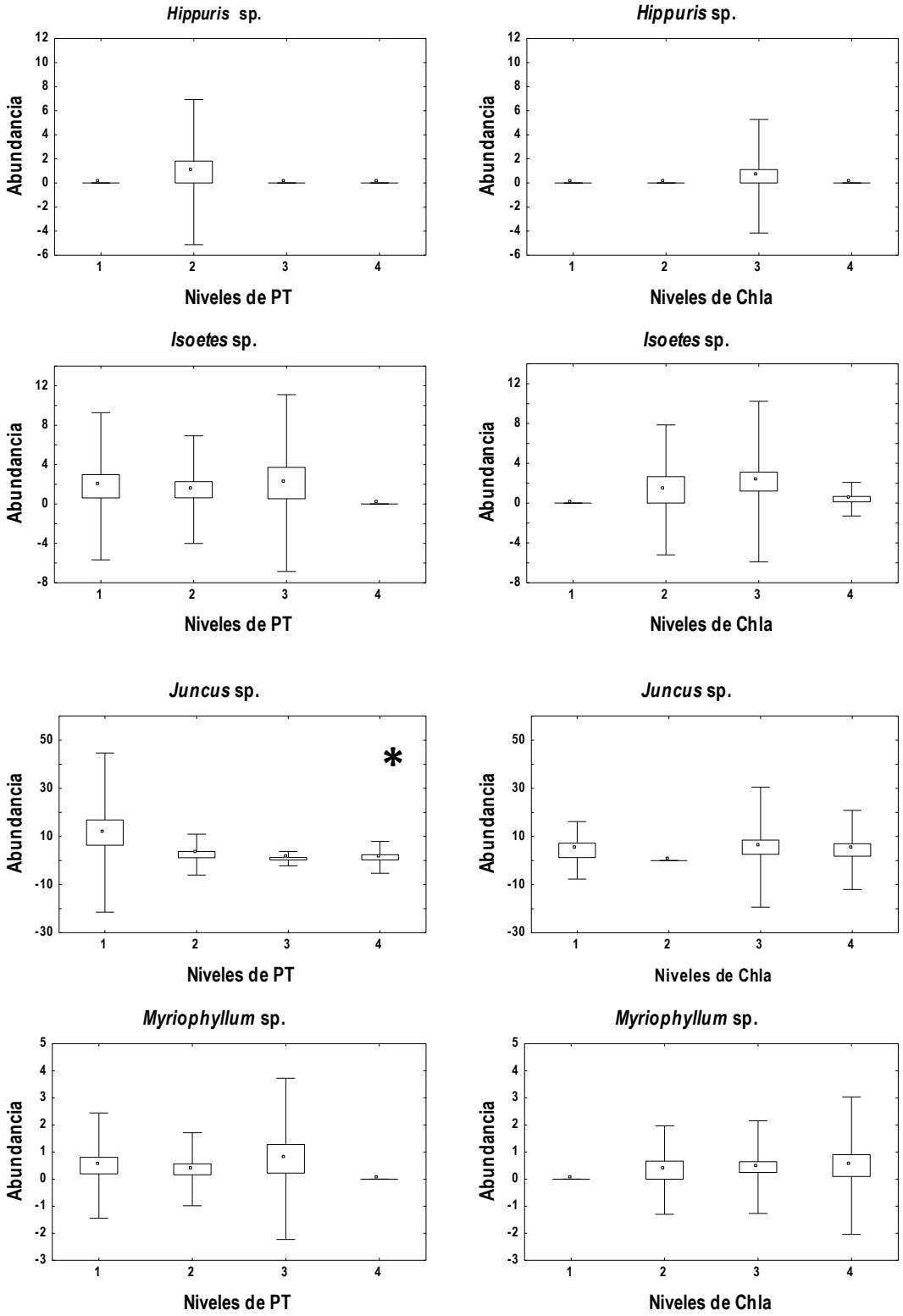


Figura 37. Continuación

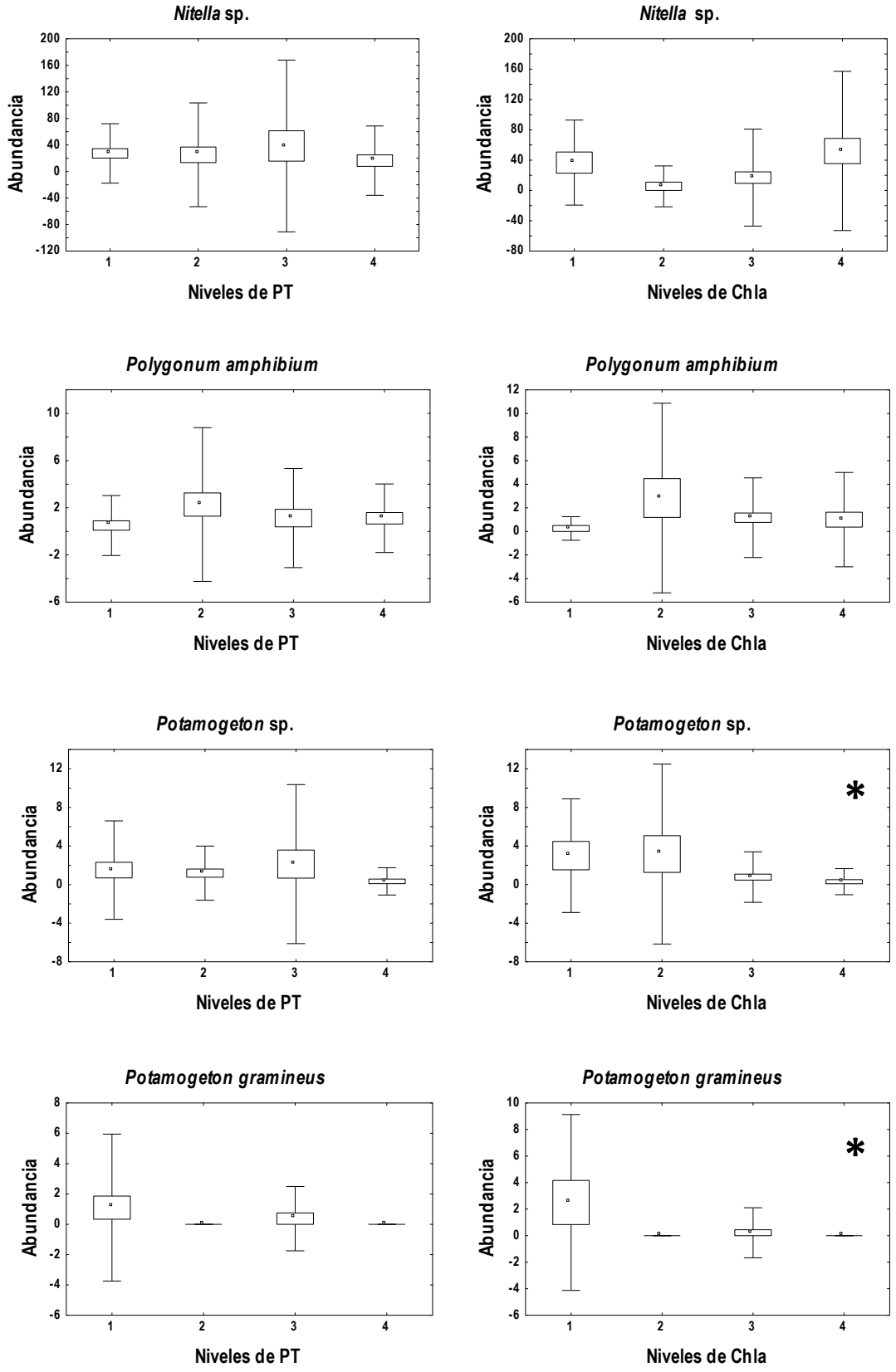


Figura 37. Continuación

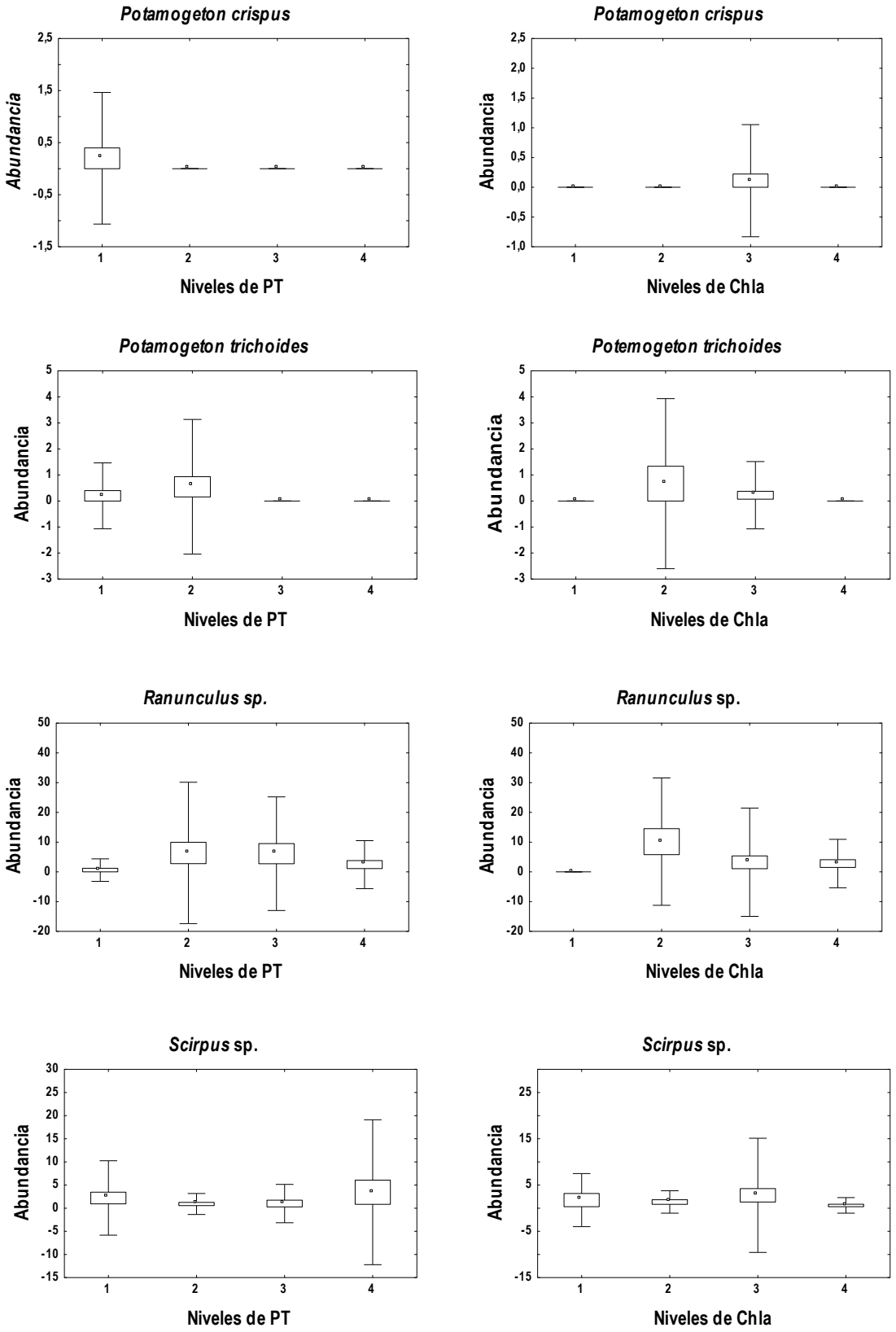


Figura 37. Continuación

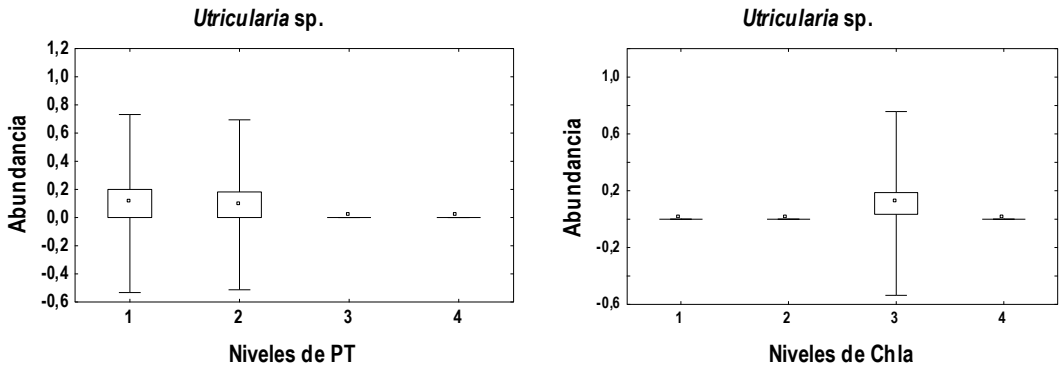


Figura 37. Continuación

Los efectos del fósforo sobre la abundancia de *Scirpus* y *Ranunculus* tuvieron signo contrario, ya que en aquellas categorías donde aumentó la abundancia de *Scirpus* disminuyó la abundancia de *Ranunculus*. Éste último presentó mayores abundancias en las lagunas con concentraciones entre 75 y 600 μg/L (Figura 37).

Tanto *Potamogeton trichoides* como *Utricularia* sp. sólo aparecieron en las lagunas con concentraciones de fósforo total por debajo de 150 μg/L. *Hippuris* sp. sólo estuvo presente en lagunas de la categoría 2 mientras que *Potamogeton crispus* sólo apareció en aquellas con niveles de fósforo total por debajo de 50 μg/L (Figura 37).

Potamogeton sp. y *Potamogeton gramineus* mostraron una influencia significativa de los niveles de clorofila *a*. Ambos estuvieron afectados negativamente por los valores más altos de clorofila *a* y fueron más abundantes en lagunas con concentraciones por debajo de 2,5 μg/L en el caso de *Potamogeton gramineus,* y por debajo de 8 μg/L para *Potamogeton sp*.

Al igual que sucedió para los niveles de fósforo total, el resto de taxones no presentaron una tendencia de variación definida respecto a la concentración de clorofila *a*.

La abundancia de *Ceratophyllum* sp. aumentó con el contenido de clorofila *a*, mientras que la mayor parte de los taxones encontrados en el sedimento como *Elatine* sp. o *Eleocharis* sp. fueron menos abundantes en las lagunas con concentraciones por debajo de 2,5 μg/L. Así por ejemplo, *Myriophyllum* sp., *Ranunculus* sp. y *Potamogeton trichoides* estuvieron ausentes en esta categoría (Figura 37) y éste último, también estuvo ausente en las lagunas con concentraciones de clorofila *a* por encima de 25 μg/L. Tanto *Isoetes* sp. como *Utricularia* sp. sólo aparecieron en las lagunas con niveles de clorofila *a* entre 8 μg/L y 25 μg/L (Figura 37).

Con el fin de determinar el rango de tolerancia y óptimo de cada especie en relación con la composición química del agua, se realizaron funciones de transferencia (Figuras 38 y 39). Se eliminaron de estos cálculos aquellas especies que aparecieron en una única muestra.

En la mayoría de los casos se observó que los restos que se identificaron a nivel de género tuvieron una tolerancia mayor que aquellos que se determinaron a nivel de especie.

Con respecto al fósforo total (Figura 38), la mayor parte de los restos encontrados en el sedimento tuvieron un óptimo comprendido entre 100 y 300 μg/L. *Chara* sp. se contabilizó en 29 lagunas con niveles de fósforo total entre los 51,80 μg/L de Velaza y los 2438 μg/L de Constanzana y a pesar de que estuvo en las lagunas con las concentraciones de fósforo total más altas, también se identificó en 13 lagunas con valores de fósforo total por debajo de 150 μg/L por lo que su óptimo de tolerancia no fue muy alto y se situó justo por encima de 100 μg/L. *Potamogeton trichoides* (PTRI) al igual que *Chara* sp. (CHAR) tuvo su óptimo próximo a 100 μg/L aunque presentó menor tolerancia y sólo se encontró en lagunas con valores comprendidos entre 74 μg/L y 123 μg/L. *Potamogeton* sp. se contabilizó en 15 lagunas con concentraciones de fósforo total comprendidas entre los 20 μg/L de Judes y los 1223 μg/L de Navalayegua, pero a pesar de la elevada concentración de esta última laguna, en 12 de las 15 lagunas donde *Potamogeton* sp estuvo presente, tuvieron valores de fósforo total por debajo de los 200 μg/L (Figura 38). *Elatine* sp. (ELAT) también presentó su óptimo por debajo de 300 μg/L y tuvo una gran tolerancia a las concentraciones de fósforo total ya que se localizó en lagunas con valores comprendidos entre los 62 μg/L y los 1223 μg/L medidos en Navalayegua. Aunque se identificó en esta última, las demás lagunas en las que estuvo presente, tuvieron concentraciones muy por debajo de este valor, entre 62 μg/L y 200 μg/L.

Se localizaron frutos de *Polygonum amphibium* (POLY) en un total de 14 lagunas con valores de PT entre 51 μg/L y 1428 μg/L, pero a pesar de este amplio rango de tolerancia, la mayor parte de las lagunas donde se contabilizó, presentaron valores por debajo de 300 μg/L y sólo 4 lagunas tuvieron una concentración por encima de 600 μg/L. Su óptimo se situó en 132 μg/L (Figura 38).

Al igual que los taxones anteriormente citados, *Ranunculus* sp. (RANU) fue muy tolerante a las diferentes concentraciones de fósforo total, con un rango de tolerancia entre 74 μg/L y 1429 μg/L aunque la mayoría de las lagunas donde *Ranunculus* sp. estuvo presentes no superaron los 500 μg/L (Figura 37), por lo que el óptimo de abundancia se situó en torno a los 200 μg/L. También *Scirpus* sp. (SCIR) fue uno de los taxones con mayor rango de tolerancia ya que se encontró en lagunas con valores inferiores a 50 μg/L y en lagunas con concentraciones por encima de 2000 μg/L. De las 17 lagunas en las que *Scirpus* sp. estuvo presente, 15 tuvieron concentraciones por debajo de 300 μg/L y el resto presentaron valores de fósforo total por encima de 1000 μg/L. Debido a esto, *Scirpus* sp. fue una de los taxones con mayor preferencia por concentraciones de fósforo total altas, próximas a 200 μg/L (Figura 38). *Ceratophyllum* sp. (CERA) fue el único taxón con el óptimo de abundancia próximo a los 500 μg/L. Además, presentó una tolerancia más reducida que la de los taxones anteriormente citados ya que sólo estuvo en lagunas con niveles de fósforo total entre 78 μg/L y los 1430 μg/L de Samboal. En Navas de Oro, con una concentración de1353 μg/L de

fósforo total, fue donde se encontraron menos restos de *Ceratophyllum* sp. y en Zorreras con una concentración en torno a los 316 μg/L donde se encontraron más restos. La mayor parte de las lagunas donde aparecieron restos de *Ceratophyllum* presentaron valores por encima de 300 μg/L.

Hasta 6 taxones presentaron óptimos de tolerancia en concentraciones por debajo de 100 μg/L (Figura 38). *Juncus* sp. (JUNC) o *Eleocharis* sp. (ELEO) a pesar de tener un óptimo en bajas concentraciones, presentaron un amplio rango de tolerancia. *Juncus* sp., por ejemplo, estuvo presente en 18 lagunas con valores de fósforo total entre 30 y 1000 μg/L y *Eleocharis* sp. tuvo un rango de tolerancia que osciló entre los 35 μg/L de Pradales y los 2438 μg/L medidos en Constanzana. El resto de taxones con el óptimo inferior a 100 μg/L fueron menos tolerantes. Es el caso de *Utricularia* sp. (UTRI) (Figura 38) que tan sólo estuvo presente en dos lagunas y ambas con concentraciones muy similares (60 μg/L y 76 μg/L).

La conductividad presentó una menor influencia sobre los restos de macrófitos que el fósforo total (Figura 38) ya que prácticamente todos los taxones, presentaron una amplia tolerancia y estuvieron presentes en aguas con grados de mineralización muy diversos. Sólo *Nitella* sp.(NITE), *Isoetes* sp. (ISOE) y *Myriophyllum* sp. (MIRY) presentaron un óptimo por debajo de los 100 μS/cm (Figura 38). *Myriophyllum* sp., que sólo estuvo presente en 8 lagunas, presentó un rango de tolerancia que osciló entre 22 y 463 μS/cm aunque la mayor parte de las lagunas donde se localizó, tuvieron valores por debajo de 150 μS/cm. *Isoetes* sp. fue menos tolerante que *Myriophyllum* sp. ya que sólo estuvo presente en lagunas con una conductividad entre 30 y 331 μS/cm.

La mayor parte de los taxones tuvieron óptimos de abundancia en un nivel de mineralización comprendido entre 100 y 200 μS/cm. *Potamogeton* sp. (POTA), *Eleocharis* sp., y *Ranuculus* sp. y se encontraron dentro de los mismos rangos de conductividad: 45-1068 μS/cm, pero con óptimos de 192 μS/cm, 196 μS/cm, 260 μS/cm y 333 μS/cm respectivamente (Figura 38). Lo mismo sucedió con *Juncus* sp. y *Polygonum amphibium*, ambos taxones tuvieron el mismo rango de tolerancia y un óptimo en torno a 115 μS/cm.

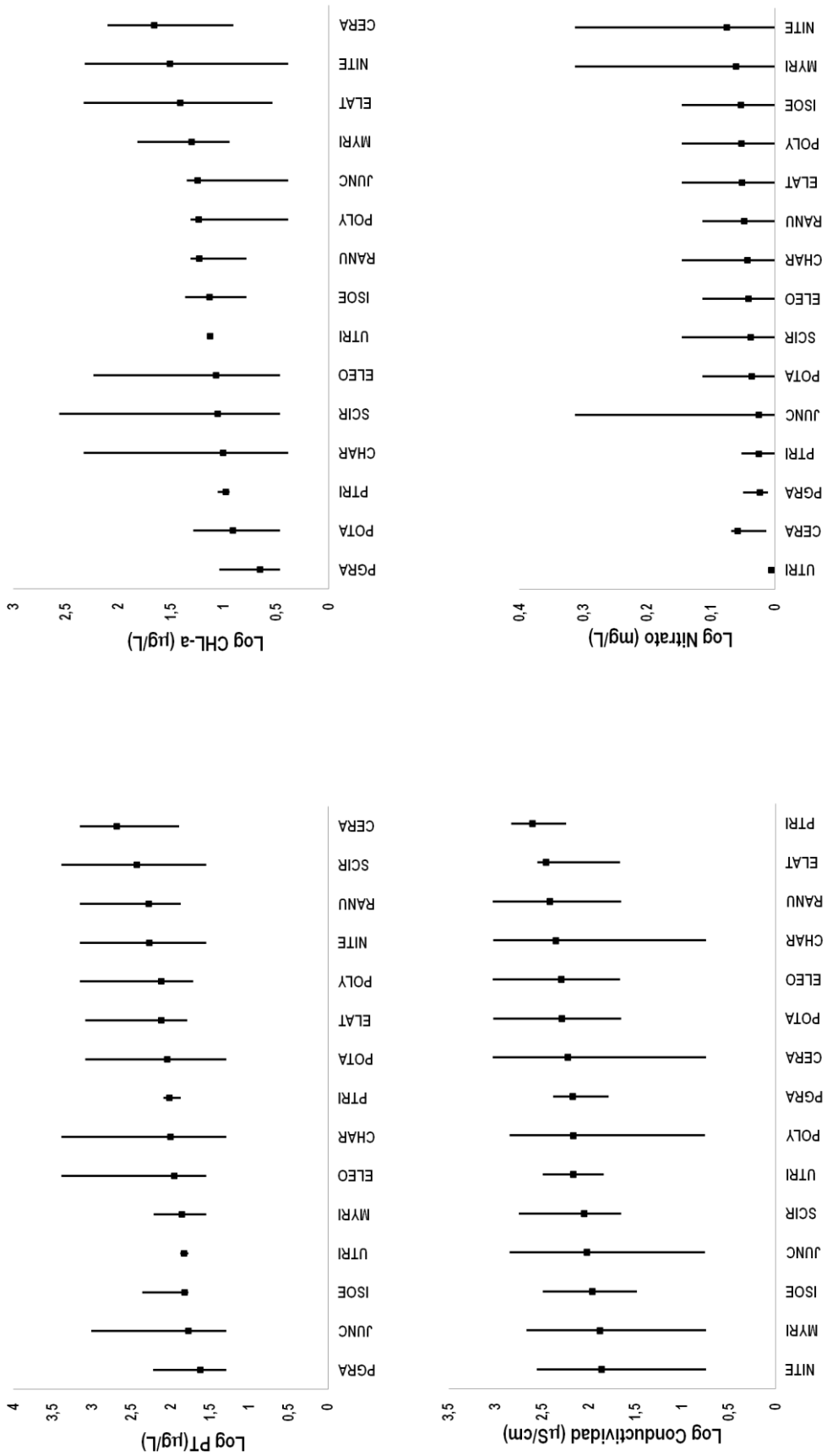


Figura 38. Distribución y máximos de abundancia de los taxones de macrófitos en función de diversas variables físico-químicas.

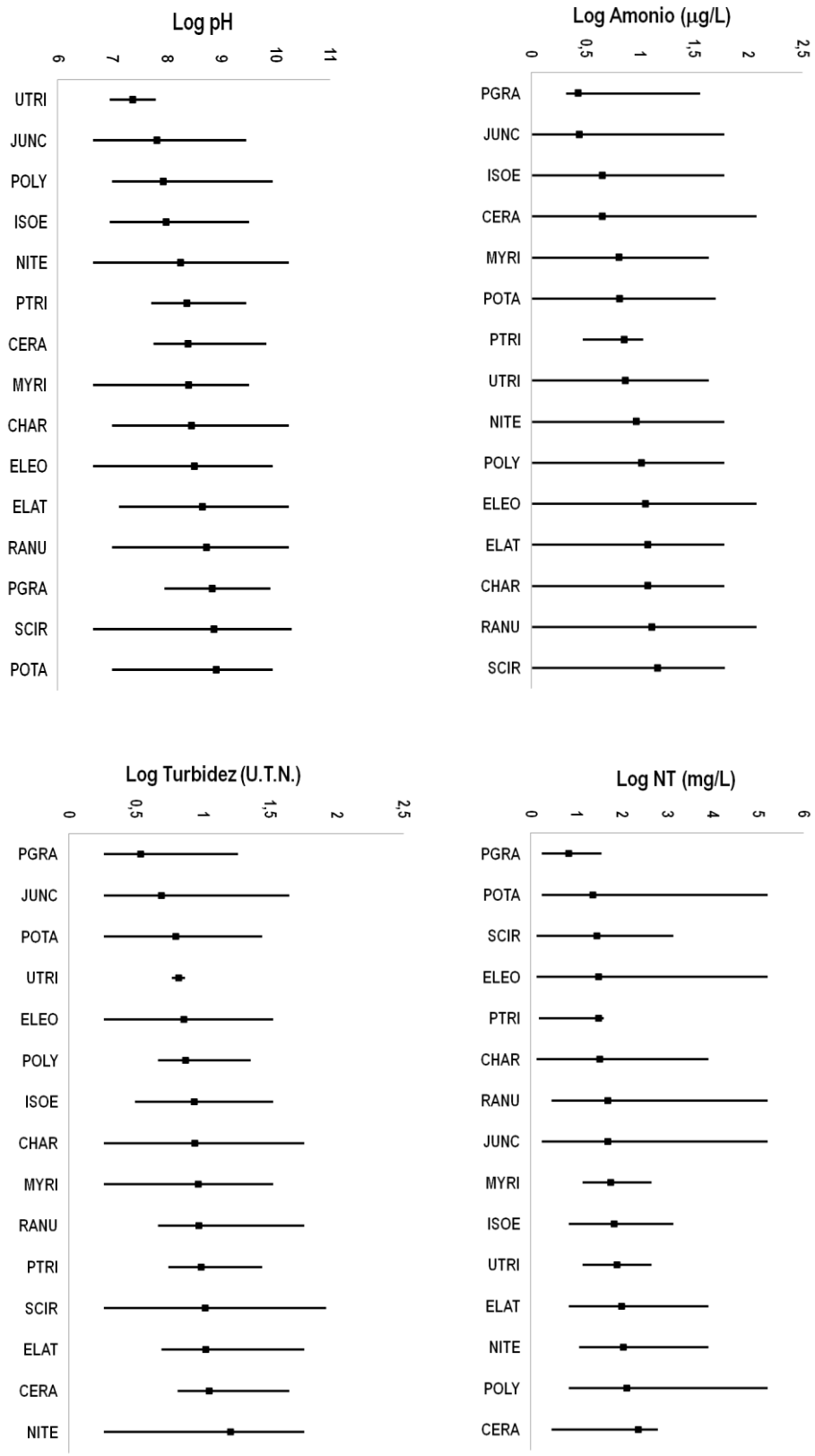


Figura 38. Distribución y máximos de abundancia de los taxones de macrófitos en función de diversas variables físico-químicas y ambientales.

Taxones como *Utricularia* sp. o *Potamogeton trichoides* (POTR) presentaron cierta indiferencia a los niveles de conductividad puesto que a pesar de localizarse en pocas lagunas, éstas tuvieron valores muy diferentes de mineralización. *Utricularia* sp. se encontró en un rango de mineralización comprendido entre 68 y 300 μS/cm mientras que el rango de tolerancia para *Potamogeton trichoides* fue de 175-675 μS/cm. Además, *Potamogeton trichoides* fue el taxón con el óptimo más elevado, en torno a 400 μS/cm (Figura 38).

En relación a la clorofila *a* (Figura 38) ninguno de los taxones identificados presentó un óptimo por debajo de 2,5 μg/L, límite que considera la OECD (1982) para las lagunas ultraoligotróficas. Sólo *Potamogeton gramineus* (PGRA) tuvo su óptimo (4,5 μg/L) en lagunas oligotróficas (2,5 μg/L-8 μg/L); *Isoetes* sp., *Ranunculus* sp., *Polygonum amphibium, Myriophyllum* sp., *Juncus* sp*, Chara* sp., *Eleocharis* sp. y *Scripus* sp. presentaron óptimos en lagunas con carácter mesotrófico (8 μg/L-25 μg/L) y *Elatine* sp., *Nitella* sp. y *Ceratophyllum* sp. lo tuvieron en lagunas eutróficas. *Chara* sp, por ejemplo, estuvo presente en un conjunto de lagunas con niveles de clorofila entre los 2,4 μg/L de Velaza y los 215 μg/L de Boada, aunque la mayor parte de las lagunas donde se encontraron sus oosporas tuvieron concentraciones comprendidas entre 2,5 μg/L y 50 μg/L (Figura 38).

Scirpus sp, fue el género con mayor tolerancia a las variaciones de la clorofila *a*, apareciendo en lagunas con valores comprendidos entre los 3 μg/L medidos en Ciria y los 364 μg/L registrados en Flores. De hecho, fue el único macrófito presente en esta laguna y, a excepción de Flores, todos los demás sistemas lacustres en los que se encontraron frutos de *Scirpus* no superaron los 66,5 μg/L medidos en Pradales. *Eleocharis* sp. se encontró en un grupo de lagunas con niveles de clorofila *a* muy variables (Figura 38), estuvo presente en aguas con concentraciones entre 3 μg/L y 172 μg/L medida en Muña. *Utricularia sp.* sólo apareció en dos lagunas con niveles de clorofila bastante similar (13 μg/L y 14 μg/L). Tanto *Nitella* sp como *Myriophyllum* sp. tuvieron una amplia tolerancia a las distintas concentraciones de clorofila *a* y presentaron el óptimo de abundancia en las concentraciones más elevadas (32 μg/L y 45 μg/L respectivamente). *Chara* sp, *Scirpus* sp., *Eleocharis* sp., *Elatine* sp. y *Nitella* sp. fueron los taxones con mayor tolerancia a las distintas concentraciones de clorofila *a* (Figura 38).

El rango de tolerancia de los macrófitos del sedimento a los valores de pH del agua no fue muy amplio debido fundamentalmente a que el rango de los valores de pH de las lagunas estudiadas tampoco lo fue, puesto que aunque estuvo comprendido entre los 6,65 de Pradales y los 10,3 de Flores de Ávila, prácticamente todas ellas tuvieron un pH entre 7 y 9 (Figura 38).

A pesar de que muchos de los taxones estuvieron presentes en aguas de elevada turbidez, ninguno de ellos presentó un óptimo por encima de 17 UTN (Figura 38). Al igual que sucedió con las anteriores variables, los taxones identificados a nivel de género tuvieron mayor tolerancia que aquellos determinados a nivel de especie. Así por ejemplo, *Scirpus* sp. fue el taxón más tolerante a los distintos grados de turbidez

del agua, ya que estuvo presente en lagunas con valores comprendidos entre las 2 UTN de Judes y las 83 UTN medidos en Flores y su óptimo fue de 6,5 UTN.

Chara sp. (CHAR) también mostró una gran tolerancia a la turbidez, si bien su óptimo fue más bajo que el de *Scirpus* sp. (Figura 38). Otros taxones con amplios rangos de tolerancia fueron *Juncos sp., Ranunculus* sp., *Elatine* sp. y *Nitella* sp.. Éste último fue el taxón con el óptimo más alto frente a la turbidez (16 UTN), mientras que el óptimo de *Potamogeton gramineus* fue el más bajo (3,4 UTN). No obstante, aunque *Potamogeton gramineus* sólo estuvo presente en 3 lagunas, los niveles de turbidez en ellas variaron desde 1,8 a 18, 4 UTN, ésta última medida en la laguna Ciria (Figura 38).

La concentración de nitrógeno total en el conjunto de las 38 lagunas se situó entre 0,13 y 5,21 mg/L y dentro de este rango la mayor parte de los taxones presentaron una amplia tolerancia, como fue el caso de *Eleocharis* sp, *Potamogeton* sp, *Ranunculus* sp. (RANU), *Juncus* sp. (JUNC) y *Polygonum amphibium* (POLY) (Figura 38). Todos ellos se encontraron en lagunas con valores de nitrógeno total por debajo de 1 mg/L y en aguas con valores por encima de los 5 mg/L, aunque todos tuvieron su óptimo por debajo de 2 mg/L. Los taxones con menor tolerancia a los niveles de nitrógeno total fueron los que se encontraron en un escaso número de lagunas. *Potamogeton trichoides* (PTRI) se encontró en lagunas con una concentración de nitrógeno total entre 1,42 y 1,60 mg/L, y *Utricularia* sp. entre 1,14 y 2,66 mg/L. Por otro lado, *Myriophyllum sp* presente en 5 lagunas tuvo un rango de tolerancia muy similar a *Utricularia* sp. (Figura 38). *Potamogeton trichoides* fue el taxón con el óptimo de nitrógeno total más bajo (0,80 mg/L) mientras que *Ceratophyllum sp* fue el taxón con el óptimo en las concentraciones más altas (Figura 38).

Con relación a la concentración de nitratos, la mayor parte de los taxones se localizaron en lagunas con valores comprendidos entre 0,01 y 0,15 mg/L. Sólo *Juncus, Myriophyllum* y *Nitella* sp. estuvieron presentes en aguas con concentraciones entre 0,15 y 0,35 mg/L (Figura 39) y exceptuando a *Nitella* sp., *Ceratophylllum* sp. y *Myriophyllum* sp, el resto de taxones presentaron óptimos próximos a 0,05 mg/L.

Utricularia sp, *Ceratophyllum* sp., *Potamogeton* sp., *P. trichoides* y *P. gramineus* tuvieron una escasa tolerancia al contenido de nitratos, con valores comprendidos entre 0,0006 y 0,07 mg/L (Figura 38). *Juncus* sp. a pesar de tener un rango de tolerancia bastante amplio, su óptimo fue bajo, en torno a 0.025 mg/L.

Nitella sp. fue el único taxón con un óptimo de casi 0,1 mg/L y *Utricularia* sp tuvo el óptimo más bajo de todos los macrófitos encontrados (0,005 mg/L).

El rango de concentraciones de amonio en el conjunto de las 38 lagunas se situó entre 0,01 y 0,98 μg/L (Figura 38) y ninguno de los taxones pareció estar especialmente influenciado por los niveles de amonio ya que prácticamente todos, se presentaron en aguas con concentraciones de amonio muy diversas. Incluso *Utricularia* sp., que sólo estuvo en dos lagunas, toleró concentraciones de 0,01 μg/L y de 1,64 μg/L. La mayor parte de los macrófitos encontrados tuvieron óptimos en niveles de amonio por debajo de 1μg/L y

ninguno lo tuvo por encima de 1,5 μg/L. *Potamogeton gramineus* y *Scirpus* sp. presentaron los óptimos más bajo y más alto respectivamente (Figura 38).

La mayor parte de los taxones tuvieron su óptimo de profundidad entre 1 m y 2,5 m (Figura 38). *Ceratophyllum* sp. fue el macrófito con el óptimo de profundidad más bajo, próximo a 0,5 m, aunque estuvo presente en lagunas con profundidades por encima de 0,8 m e incluso de 3 metros en La Zarza, por lo tanto, el óptimo a tan baja profundidad se debió a que la mayor abundancia de *Ceratophyllum* sp. se localizó en Zorrera con una profundidad de 0,4 m y contó con escasa abundancia en lagunas de mayor profundidad. *Utricularia sp.* presentó su óptimo de abundancia en torno a 1 metro debido a que la profundidad de las dos lagunas en las que se encontraron restos, fue de 0,9 m (Figura 39). *Polygonum amphibium* se encontró en lagunas con un rango de profundidad entre los 0,4 m de Zorrera y los 2,2 m de Villaciervitos, su óptimo se situó en torno a 1 metro al igual que *Utricularia, Isoetes, Nitella* y *Scirpus*.

En el caso de *Polygonum gramineus* no se observó una influencia determinante de la profundidad, ya que aunque sólo estuvo en 3 lagunas, éstas tuvieron valores de profundidad muy diferentes. Se encontraron restos en Ciria con una profundidad de 0,3 m, en Llanos de La Herrada y Judes con valores de 1,6 y 8,6 m respectivamente (Figura 39).

Por otro lado, *Eleocharis* sp. y *Ranunculus* sp. tuvieron un patrón de distribución respecto a la profundidad bastante similar. Ambos se presentaron en un rango de profundidad comprendido entre los 3,5 y 300 m siendo sus óptimos de 2,65 m y 2,6 m respectivamente. Tanto *Isoetes* sp. como *Potamogeton trichoides* tuvieron escasa tolerancia frente a las diferentes profundidades (Figura 39).

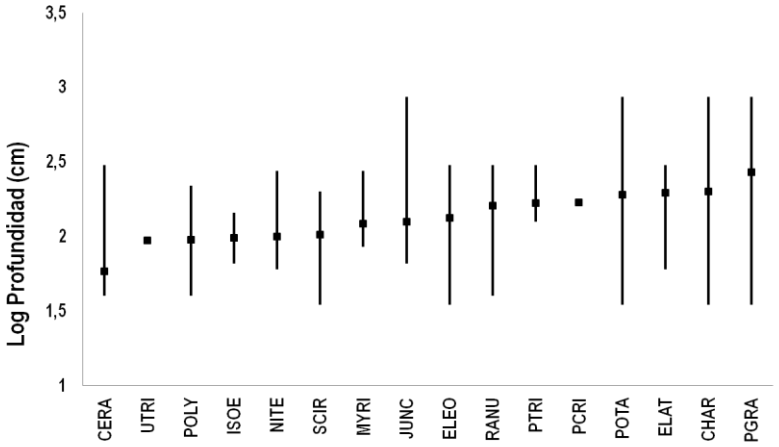


Figura 39. Rango de tolerancia y óptimos de abundancia de los restos de macrófitos del sedimento en función de la profundidad.

Definición de gradientes ambientales en las lagunas y ordenación de los macrofósiles respecto a las mismas

Para identificar gradientes ambientales predominantes en el conjunto de las lagunas y establecer la ordenación de las diferentes especies de macrófitos frente a dichos gradientes, se realizó un Análisis de Correspondencias Canónicas utilizando los valores de la abundancia de los taxones encontrados en el sedimento, las variables físico-químicas y el PVI (Figura 40).

Las correlaciones entre los ejes de las especies y los ejes de las variables ambientales alcanzaron valores comprendidos entre 0,74 y 0,41 correspondientes al primer y segundo eje respectivamente. El porcentaje de varianza explicada para los dos primeros ejes fue de 78,7 % (Tabla 28).

El primer eje fue significativo (Test de Montecarlo, p=0,008) y de acuerdo con el diagrama de ordenación definido por los dos primeros ejes, se puede señalar que la principal fuente de variación en las lagunas fue el grado de turbidez asociado al contenido de nutrientes y clorofila *a* y además el grado de mineralización. Las variables mejor correlacionadas con el eje I fueron la turbidez, el fósforo total y el PVI mientras que las más relevantes con relación al eje II fueron la conductividad, clorofila *a* y pH (Figuras 40 y 41).

	Eje I	**Eje II**
Autovalores	0,285	0,046
Correlación especies-variables	0,74	0,413
% Varianza acumulada en los datos de las especies	16,1	18,1
% Varianza acumulada relación especies-variables	67,8	78,7

Tabla 28. Autovalores y porcentaje de varianza explicada por cada uno de los ejes

En función de los gradientes de mineralización y turbidez establecidos, se puede distinguir en primer lugar, un grupo de macrófitos asociados a aguas con mayor desarrollo de vegetación, escasa turbidez y menores niveles de fósforo total, clorofila *a*, débil mineralización y menor pH (Figura 40).

Dicho grupo estuvo formado por *Utricularia* sp. (UTRI), *Potamogeton gramineus* (POGR), *Isoetes sp.*(ISOE), *Juncus* sp. (JUNC) y *Myriophyllum* sp. (MYRI). Como era lógico, ningún taxón estuvo asociado a fuertes niveles de turbidez, PT y clorofila *a*, si bien, algunos como *Ranunulus* sp. (RANU), *Scirpus* sp. (SCIR), o *Ceratophyllum* sp. (CERA) aparecieron asociados a aguas con mayor niveles de nutrientes y turbidez.

Básicamente, se pueden distinguir dos grupos de lagunas en función de las diferentes características ambientales y la composición de la comunidad de macrofósiles.

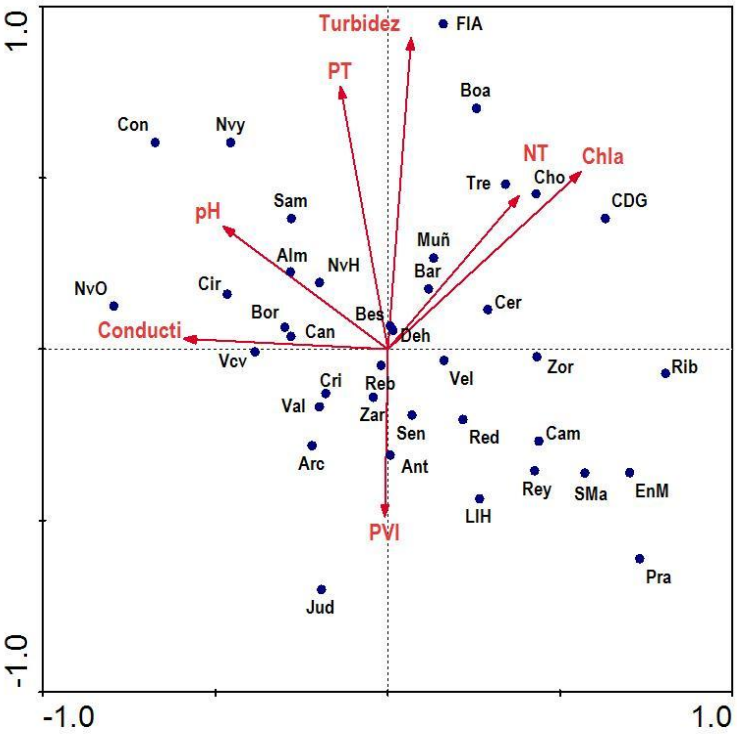


Figura 40. Diagrama de ordenación CCA (ejes I y II) de la abundancia de restos fósiles de las distintas especies y géneros de macrófitos encontradas en el sedimento y de las características físicas y químicas de las lagunas.

Por una parte aquellas lagunas asociadas a un fuerte desarrollo de la vegetación, niveles de nutrientes más bajos, escasa turbidez y ligera mineralización (Figura 41) y por otra parte el segundo grupo caracterizado por ambientes de mayor turbidez, elevado contenido de nutrientes y escaso desarrollo de la vegetación.

El primer grupo se situó en el cuarto cuadrante y estuvo constituido por lagunas como Pradales (Pra), San Marcos (SMa), En medio (EnM), Rey (Rey), Campillo (Cam), Llanos de la Herrada (LIH) o Redos (Red). La comunidad de macrofósiles de este grupo de lagunas se caracterizó por la ausencia de frutos de *Ceratophyllum* sp., y *Ranunuculus* y de oosporas de *Chara* sp. mientras que todas presentaron restos de *Juncus* sp.. Dentro de este último grupo se pudo distinguir entre lagunas con mayor o menor desarrollo de fitoplancton en función de sus niveles de clorofila *a*. Flores de Ávila (FIA), Tremedosa (Tre), Boada (Boa), Chozas (Cho) o Cabeza de Diego Gómez (CDG) se caracterizaron por presentar elevados valores de clorofila *a*, alto grado de turbidez y ausencia en el sedimento de restos de *Potamogeton* sp., *Polygonum amphibium* y *Utricularia* sp.

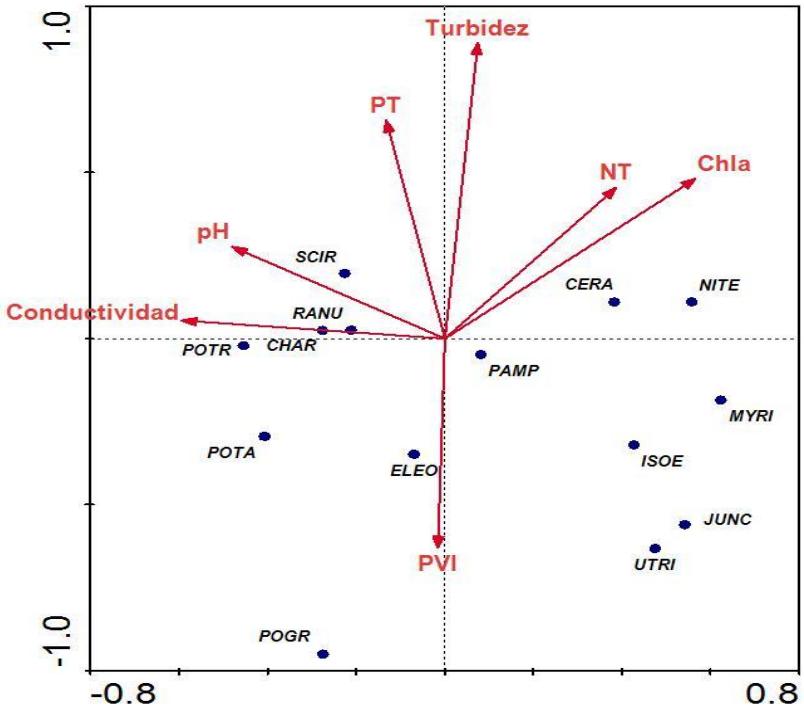


Figura 41. Diagrama de ordenación CCA (ejes I y II) de las lagunas en función de los taxones encontrados en el sedimento y de las características físicas y químicas de las lagunas.

RELACIÓN ENTRE LA COBERTURA ACTUAL DE MACRÓFITOS DE LAS LAGUNAS Y LOS RESTOS DE MACRÓFITOS DEL SEDIMENTO

Con el objetivo de determinar si existieron diferencias significativas entre el contenido de macrófitos del sedimento y su cobertura vegetal en el momento del muestreo, se llevó a cabo el test de Wilcoxon (Figura 42). La comparación de la vegetación actual y la del sedimento se estableció a nivel de género, ya que en algunos casos no fue posible la determinación de los restos a nivel de especie.

Ceratophyllum sp., *Chara* sp., *Juncus* sp., *Myriophyllum* sp., *Nitella* sp., *Potamogeton* sp., *y Ranunculus* sp. presentaron diferencias significativas entre la abundancia relativa en el sedimento y su abundancia relativa en la vegetación actual (Figura 42). *Ceratophyllum* sp., *Myriophyllum* sp., y *Potamogeton* sp, fueron escasos en el sedimento en comparación con su contribución a la cobertura actual, ya que por ejemplo *Ceratophyllum* sp. tuvo una abundancia relativa media en el sedimento inferior al 5 % y en la cobertura actual fue del 15% (Figura 12). Este género presentó porcentajes de cobertura por encima del 80 % en varias lagunas de Segovia como Navahornos, Navas de Oro, Muña y Tremedosa, mientras que en el sedimento de dichas lagunas apenas se observaron restos (en ningún caso superó el 2 % de abundancia).

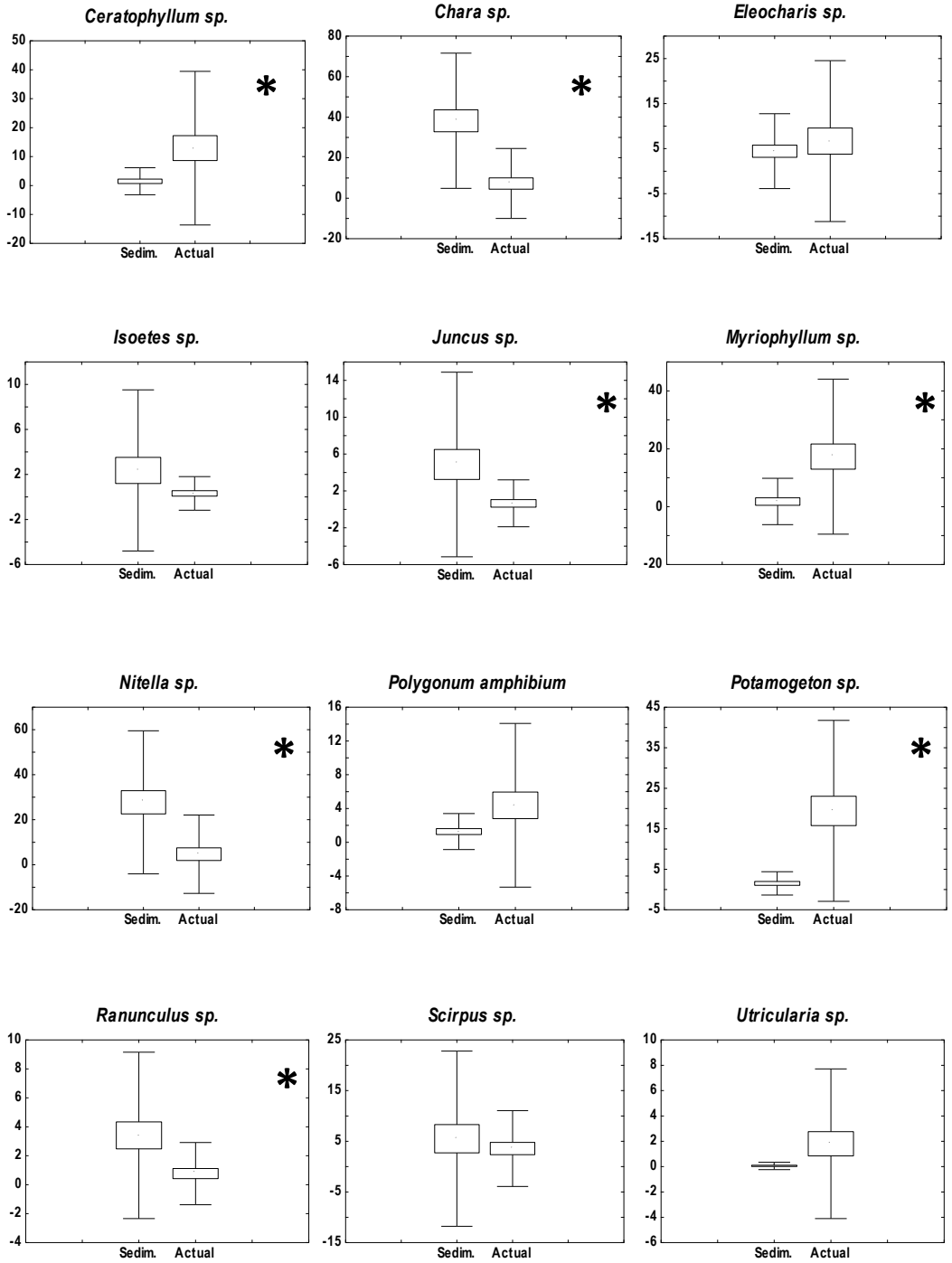


Figura 42. Comparación entre la abundancia de los taxones de macrófitos encontrados en el sedimento con su abundancia en la comunidad actual.(*): Diferencias significativas P< 0,05. Media ■ Error estándar □ Desviación estándar ⌶

Un caso muy similar fue el de *Myriophyllum* sp. que formó parte de la comunidad actual en 22 de las 38 lagunas estudiadas y sin embargo, sólo se registraron restos de este género en el sedimento de 8 lagunas. Su abundancia relativa media en la cobertura actual fue del 20 % mientras que los restos encontrados en el sedimento no superaron el 5 % del total.

Tanto *Chara* sp. como *Nitella* sp tuvieron mayor representación en el sedimento que en la vegetación actual ya que en ambos casos, el valor medio de la abundancia relativa en el sedimento superó el 30% y sin embargo en la cobertura actual las abundancias relativas no superaron el 10 % (Figura 42). De hecho, aparecieron restos tanto de *Nitella* sp. como *Chara* sp. en el sedimento de la mayor parte de las lagunas, incluso en algunas donde no se anotó su presencia en el muestreo de vegetación.

Las abundancias de *Juncus* sp. y *Ranunculus* sp. también fueron significativamente superiores en el sedimento que en la formación vegetal actual, aunque ambos tuvieron una representación escasa en el sedimento y en la cobertura actual (Figura 42).

En el resto de macrófitos no se observaron diferencias significativas entre las abundancias del sedimento y la de la cobertura actual. *Eleocharis* sp. y *Scirpus* sp. tuvieron una representación muy similar en ambos ambientes mientras que *Polygonum amphibium* y *Utricularia* sp. presentaron una escasa abundancia en el sedimento con relación a la cobertura actual (Figura 42).

Por otra parte, se pretendió observar las diferencias entre las comunidades del registro de macrófitos en el sedimento y en la cobertura vegetal actual de cada laguna (Figura 43). En ninguna de las lagunas estudiadas existieron diferencias significativas entre la composición de macrófitos del sedimento y de la cobertura actual. En numerosas lagunas como Velaza, Campillo, Arcedianos, Borobia o Constanzana las comunidades de restos subfósiles y la actual fueron prácticamente idénticas.

En otras como Chozas, Flores de Ávila, El Rebollar, Redos o Tremedosa se observó un mayor número de géneros de macrófitos en su registro subfósil que formando parte de la vegetación actual (Figura 43). En Antimio se contabilizaron 7 géneros en el sedimento frente a los 4 géneros contabilizados en el muestreo de vegetación. *Chara* sp., *Myriophyllum* sp. y *Polygonum* sp. estuvieron presentes en los dos registros, subfósil y actual de Antimio mientras que no existieron restos de *Potamogeton* sp. en el sedimento superficial y *Eleocharis* sp, *Juncus* sp. o *Isoetes sp.* estuvieron presentes en el sedimento pero ausentes en la actualidad (Figura 43).

Aunque en el muestreo de vegetación actual de Chozas se anotó la presencia de *Juncus* sp., *Scirpus* sp., *Eleocharis* sp., *Litorella* uniflora y *Myriophyllum* sp. la comunidad del sedimento superficial estuvo formada por restos de *Eleocharis* sp., *Myriophyllum* sp. y 3 géneros más entre los que fueron especialmente abundantes los restos de carófitos.

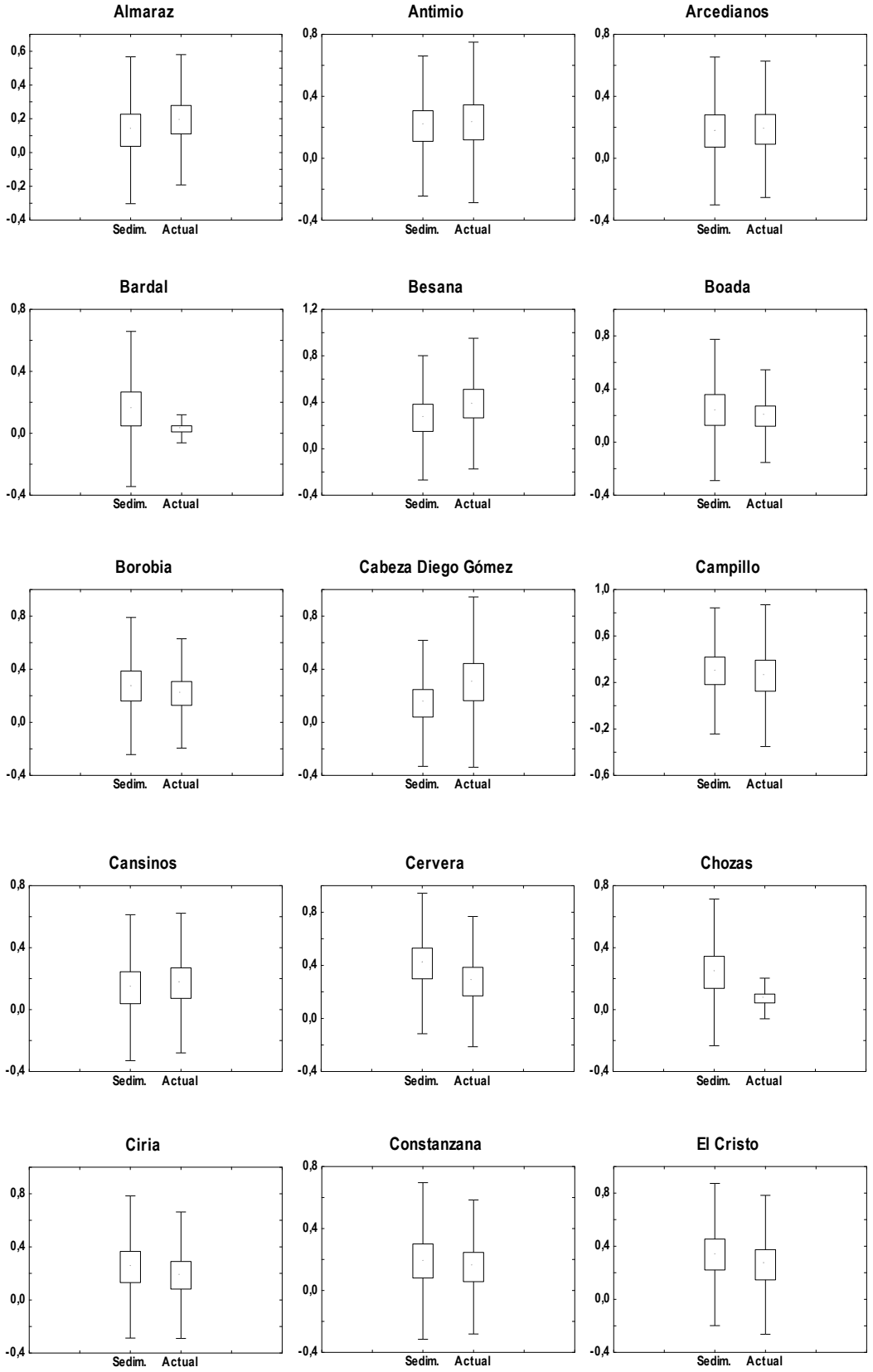


Figura 43. Abundancia actual de macrófitos y de restos de macrófitos en las lagunas. (*): Diferencias significativas P< 0,05. ■ Media □ Error estándar ⌶ Desviación estándar

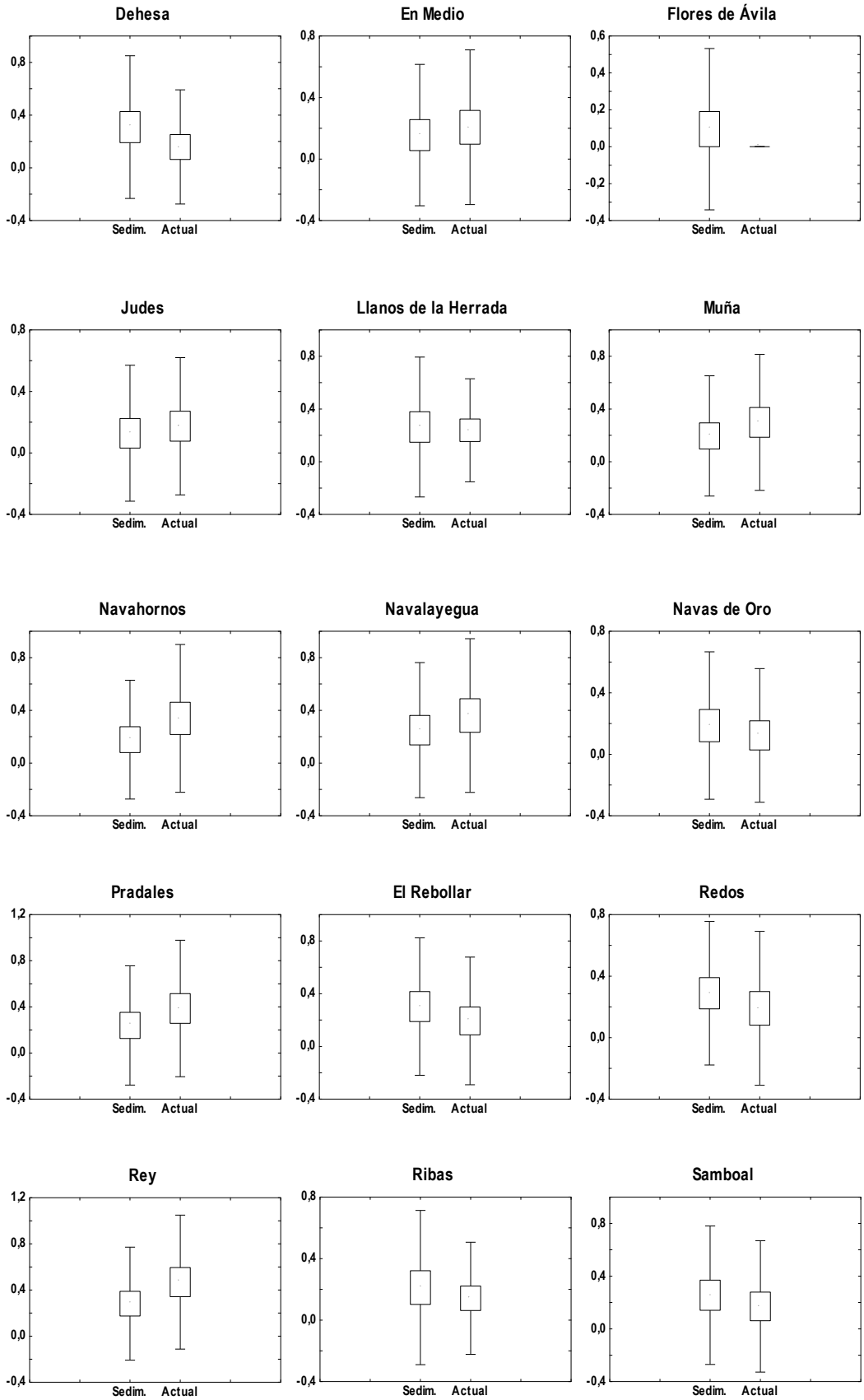


Figura 43. Continuación.

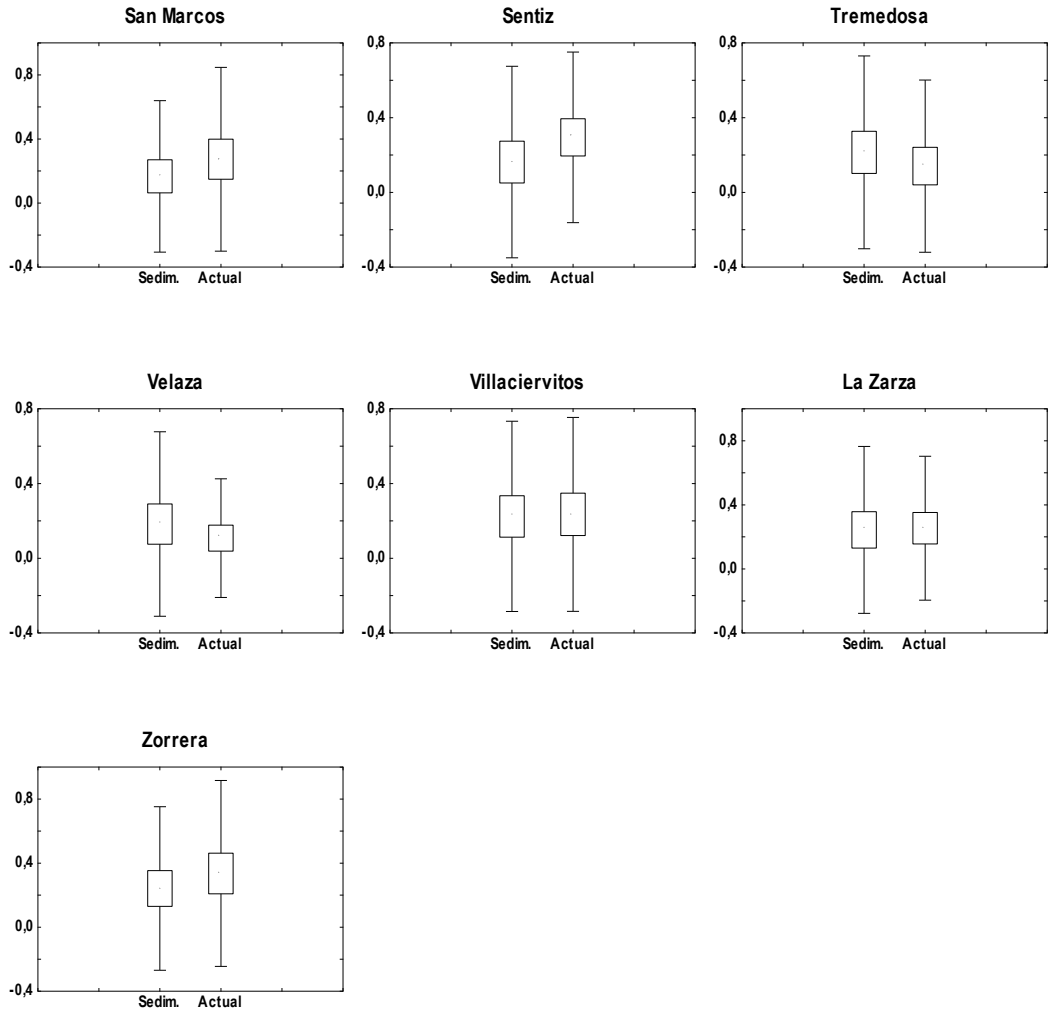


Fig. 43. Continuación

A pesar de que actualmente, Flores de Ávila carece de macrófitos, en su sedimento se identificaron frutos de *Scirpus* sp. (Figura 43).

En El Rebollar las diferencias entre el sedimento y la vegetación actual se debieron a que la comunidad actual estuvo formada principalmente por *Ceratophyllum* sp., *Myriophyllum* sp., *Potamogeton* sp. y *Scirpus* sp., y en el sedimento se encontraron restos de 7 géneros pero no pertenecieron ni a *Ceratophyllum* sp. ni a *Myriophyllum* sp. y sin embargo aparecieron frutos de *Ranunculus* sp. y oosporas de carófitos (Figura 43). Un caso similar se produjo en Redos ya que su registro fósil estuvo constituido por 9 géneros y su cobertura actual sólo presentó restos de *Ceratophyllum* sp., *Isoetes* sp., *Myriophyllum* sp. y *Potamogeton* sp.

Tremedosa cuya comunidad actual estuvo formada por *Ceratophyllum* y *Potamogeton* presentó restos en su sedimento de *Ceratophyllum* sp. pero no se localizaron macrofósiles de *Potamogeton*. Además, entre los restos de su sedimento también se registraron oosporas de carófitos y frutos de *Juncus* sp. (Figura 43).

Por otro lado, lagunas tales como Besana, Cabeza de Diego Gómez, Cansinos, Pradales, Sentiz o Ribas tuvieron mayor riqueza de macrófitos en su vegetación actual que en su sedimento. Las diferencias que existieron entre el registro actual y el del sedimento de la laguna de Boada fueron bastante marcadas, ya que de los 8 géneros presentes en la actualidad sólo *Elatine* sp. tuvo representación en el registro subfósil (Figura 43). Además se encontraron restos de carófitos y *Ranunculus* sp. sin que estuvieran presentes en la cobertura actual.

Pero fue Sentiz donde existió la mayor diferencia entre ambos registros ya que la comunidad actual de macrófitos estuvo formada por 9 géneros entre los que destacaron *Ceratophyllum* sp., *Myriophyllum* sp. y *Potamogeton* sp. y sin embargo no se identificaron restos de ninguno de los 9 géneros, observándose únicamente oosporas de *Nitella* sp. y frutos de *Eleocharis* sp., ambos ausentes de la cobertura actual.

En la mayor parte de las lagunas donde la comunidad vegetal fue más rica que el registro fósil se debió fundamentalmente a que su vegetación actual estuvo formada por géneros tales como *Ceratophyllum* sp. y *Myriophyllum* sp. que apenas dejan restos o por otros géneros como *Litorella* sp. o *Lemna* sp. que muy rara vez tienen representación en el sedimento.

DISCUSIÓN

Abundancia y presencia de los macrófitos en el sedimento superficial

A pesar de que se considere macrofósil de macrófitos tanto a los frutos y semillas como a cualquier parte vegetativa, en el sedimento superficial de las lagunas de la Cuenca del Duero sólo se contabilizaron frutos y semillas, posiblemente debido a que las hojas y tallos de una planta son menos resistentes y se descomponen con mayor rapidez (Birks & Birks, 1980). Las partes vegetativas de los macrófitos sólo se conservan en el sedimento cuando se dan dos situaciones posibles: que se trate de sedimento fluvial y debido a la elevada tasa de sedimentación, las hojas se acumulen y queden almacenadas rápidamente, o bien que se queden atrapadas en densos lechos de emergentes (Birks & Birks, 1980).

A excepción de las oosporas de carófitos, el registro de restos de macrófitos estuvo dominado fundamentalmente por los emergentes sobre los flotantes y sumergidos. Varias causas podrían ser el motivo de este hecho. En primer lugar, podría deberse al lugar donde se tomaron las muestras. El lugar más indicado para ello son los márgenes, las zonas más próximas a la zona litoral en lagos someros (Birks, 2001), ya que la mayor parte de los restos de macrófitos no alcanzan el centro de las lagunas, sobre todo de las profundas (Watts, 1978) y tanto los emergentes como los flotantes se desarrollan en zonas más próximas a la orilla que los sumergidos (Wetzel, 2001). Por otro lado, la mayor parte de las lagunas en las que dominaron los restos de estos dos grupos tuvieron un carácter eutrófico lo que demuestra que gracias a su fisiología, tanto los emergentes como los sumergidos tienen ventaja sobre los sumergidos en este tipo de hábitat, ya que tienen la capacidad de disponer sus partes vegetativas por encima o justo por debajo de la columna del agua, de tal forma que no están restringidos a la cantidad de luz que penetra en la columna de agua (Forsberg, 1965; Del Pozo *et al*., 2010). Por último, los emergentes se dispersan mejor que las especies acuáticas obligadas (Birks & Birks, 1980) por lo que es más probable que los restos de los macrófitos emergentes estén ampliamente repartidos por la laguna.

La mayor parte de los macrófitos que tuvieron una importante representación en el sedimento se correspondieron a géneros como *Juncus*, *Eleocharis* o *Ranunculus*, los cuales engloban a varias especies cuyos frutos y semillas presentan una morfología extremadamente similar por lo que sólo pudieron diferenciarse a nivel de género (Birks & Birks, 1980). De esta forma, los taxones identificados a nivel de género presentaron mayor abundancia que otros taxones encontrados en el sedimento. Sin embargo, *Potamogeton*, a pesar de reunir varias especies, no fue muy abundante, probablemente debido a que las semillas y frutos de este género forman parte de las dietas de muchas aves acuáticas (Birks & Birks, 1980; Zhao *et al.,* 2006), por lo que no se acumulan en el sedimento o bien porque sus semillas tienen escasa capacidad de dispersión y no se alejan mucho de la zona de la laguna donde se originaron (Birks & Birks, 1980).

Especialmente significativa fue la elevada abundancia de oosporas de carófitos incluso en lagunas donde no estaban presentes en la actualidad como fue el caso de Boada o Bardal. Este hecho puede producirse por varios motivos: en primer lugar, los carófitos producen grandes cantidades de oosporas (Bonis & Grillas, 2002, Zhao *et al.,* 2006); por otro lado, los lechos muy densos de carófitos son una de las principales fuentes de alimentación de varias aves acuáticas, de tal forma que pueden ser transportados hacia otros sistemas lacustres y ser liberados a través de la defecación de las aves (Bonis & Grillas, 2002) y por otro lado, las oosporas son extremadamente ligeras lo que les permite desplazarse a grandes distancias de la laguna en la que se originaron. Además podría ser posible que la diferente representación de carófitos entre el sedimento y la cobertura actual se debiera a que la laguna hubiera cambiado en el último año, fundamentalmente que hubieran existido cambios de profundidad. Según Blindow (1992), los cambios interanuales en el nivel del agua son la principal razón para que el área ocupada por macrófitos cambie completamente.

Relaciones entre la abundancia de macrofósiles en el sedimento y las características ambientales de las lagunas

La composición química del agua es un factor determinante en el establecimiento de las comunidades de macrófitos en un lago (Spence, 1967; Birks, 1973) y más concretamente, los niveles de nutrientes (Roelofs, 1983), ya que éstos son muy importantes en el control de los procesos de los ecosistemas acuáticos (Carpenter & Lodge, 1986). La respuesta de los macrófitos a la presión ambiental de la eutrofización ha sido demostrada ampliamente en diversos estudios (Sand-Jensen *et al.,* 2000; Bachmann *et al*., 2002; Körner, 2002; Lauridsen *et al.,* 2003). Para que los macrófitos puedan desarrollarse, es necesario un contenido adecuado de nutrientes (Carpenter & Lodge, 1986). Una subida de dichos niveles trae consigo el desarrollo de algas, las cuales entran en competición con los macrófitos por el espacio, los nutrientes y la luz (Phillips *et al.,* 1978; Blindow, 1992; Weisner *et al.,* 1997; Irfanullah & Moss 2004). Esta situación es especialmente perjudicial para el establecimiento y desarrollo de macrófitos sumergidos mientras que el fitoplancton (Jones *et al*., 1983), las algas filamentosas epífitas y metofíticas (Phillips *et al.,* 1978) y los macrófitos flotantes (Moss *et al.,* 1986) resultan beneficiados por estas circunstancias. Por lo tanto, la composición de la comunidad de macrófitos debería estar relacionada con un gradiente de nutrientes ya que existen especies que son más o menos tolerantes a la eutrofización (Solheim *et al.,* 2006)

En nuestro estudio se observó una relación negativa entre los niveles de PT y los restos de algunos macrófitos sumergidos, como *Myriophyllum alterniflorum* e *Isoetes* sp.. Ambos han sido considerados como macrófitos típicos de aguas oligotróficas (Spence, 1967, 1979; Seddon, 1977; Palmer, 1992; Birks, 2000; Heegaard *et al.,* 2001; Cirujano & Medina-Domingo, 2002; Solheim *et al.,* 2006) y así Roelofs (1983) concluyó que el contenido de nutrientes fue la causa principal del descenso de la riqueza de isoétidos.

Sin embargo, los frutos de *Ceratophyllum* sp., a pesar de ser un macrófito sumergido, no estuvieron afectados por los niveles de PT, presentándose incluso en numerosas lagunas de la Cuenca del Duero con concentraciones de fósforo total por encima de 300 μg/L. De hecho, este género se ha descrito como uno de los principales componentes de la comunidad de macrófitos típica de aguas eutróficas (Best, 1980; Nõges & Järvalt, 2004; Mäemets & Freiberg, 2005; Bazarova & Itigilova, 2006). De acuerdo con Filbin & Barko (1985), la presencia de *Ceratophyllum* sp. en aguas eutróficas es debido a su rápido crecimiento unido a las interacciones que establece con el perifiton y el fitoplancton, lo que le permite restringir el crecimiento de las plantas enraizadas y eliminar así la competencia. Por otra parte, *Ceratophyllum* sp. al ser un pleustófito y carecer de sistemas radiculares, puede vivir en la columna de agua disponiéndose bajo la superficie del agua y por tanto no está afectado por la sombra que ejerce el fitoplancton (Toivonen, 1985).

Atendiendo a las afirmaciones anteriores cabría pensar que otro pleustófito como *Utricularia* sp. también podría desarrollarse en aguas con elevada carga de nutrientes. Sin embargo, en nuestro estudio, los restos de *Utricularia* sp. estuvieron asociados únicamente a lagunas con concentraciones de fósforo total por debajo de 100 μg/L, por lo que podríamos considerarlo, de acuerdo con otros autores (Steward & Ornes, 1975; Melzer, 1999), como componente de la flora típica de lagos pobres en nutrientes.

Además de *Ceratophyllum sp., Ranunculus* sp. también tuvo predilección por ambientes eutróficos ya que fue habitual en las lagunas de la Cuenca del Duero con concentraciones de PT por encima de 300 μg/L. Las comunidades de *Ranunculus* han sido relacionadas con condiciones moderadamente eutróficas por Spink & Murphy, (1997) y tanto Melzer (1999) como Cirujano & Medina-Domingo (2002) incluyeron a varias especies del género *Ranunculus* dentro del grupo de especies tolerantes a altas concentraciones de nutrientes.

Aunque se haya señalado que *Chara* sp. desaparece cuando se incrementan los niveles de eutrofización (Kowalczewski & Ozimek, 1993) otros autores sostienen que el nivel de nutrientes sólo influye de manera indirecta y que es posible encontrar especies de *Chara* en lagunas con elevadas concentraciones de PT (Henricsson, 1976; Blindow, 1988; 1992; Del Pozo *et al*., 2011). Nuestros resultados parecen apoyar la afirmación de éstos últimos, ya que *Chara* estuvo presente en todo tipo de lagunas incluso en aquellas en las que los niveles de PT estuvieron por encima de los 600 μg/L. De hecho, los lechos densos de carófitos que se disponen inmediatamente por debajo de la superficie del agua, pueden llegar a crear condiciones anóxicas bajo su manto y favorecer la liberación de fósforo desde el sedimento (Sondergaard & Moss, 1997).

El nitrógeno y especialmente el amonio, ha sido señalado como el nutriente más limitante para el crecimiento de los macrófitos (Barko *et al.,* 1991). Si bien la limitación del nitrógeno parece quedar reflejada en aquellos lagos en los que existen elevadas concentraciones de fósforo total (Scheffer & Jeppesen, 1998). La mayoría de los lagos enriquecidos con nitrógeno están dominados por macrófitos no enraizados,

fitoplancton y perifton (Tracy *et al.,* 2003). Sin embargo, en las lagunas de la cuenca del Duero los compuestos de nitrógeno no ejercieron una influencia significativa sobre el conjunto de macrofósiles. Únicamente *Utricularia* sp. presentó una correlación significativa con los niveles de nitrato. Esta relación parece coincidir con los resultados de Jha *et al*., (1978), que determinaron que las especies de *Utricularia* crecen en ambientes con déficit de nitrógeno. El hecho de que este género pueda desarrollarse en este tipo de ambientes se debe a que puede presentar un comportamiento carnívoro, por lo que no dependen del contenido de nitrógeno en el agua (Jha *et al.,* 1978). Aunque los restos de *Ceratophyllum* sp. no estuvieron afectados de forma significativa por los niveles de nitrógeno total en el agua, se observó que este género tuvo predilección por lagunas con concentraciones de nitrógeno por encima de 1,5mg/L. En otros estudios ya se ha destacado la nitrofilia de este taxón (Goulder & Boatman, 1971; Toetz, 1971; Best, 1980; Hough *et al.,* 1989) ya que como carece de raíces debe tomar el nitrógeno de la columna de agua (Best, 1980; Del Pozo *et al*., 2010):

Los resultados obtenidos en las lagunas de la Cuenca del Duero, revelaron que aquellos taxones que mostraron cierta influencia de los niveles de nutrientes también respondieron a cambios en la concentración de clorofila *a*. Se debe señalar que gran parte del fósforo total presente en la columna de agua está a menudo contenida en las algas, por este motivo, en muchas ocasiones el nivel de eutrofización también puede establecerse en función de la concentración de clorofila *a* (Scheffer, 1998). Se observó que la presencia de *Ceratophyllum* sp. estuvo asociada a lagunas con elevado contenido en clorofila *a* mientras que *Isoetes* sp. estuvo presente principalmente en masas de agua con concentraciones de clorofila *a* por debajo de 20 μg/L.

Aunque la conductividad no influyó de forma significativa sobre la mayoría de los macrófitos encontrados, tuvo cierta importancia en la distribución de algunos macrófitos como *Myriophyllum* sp, Isoetes o *Nitella* sp. ya que estuvieron asociadas a lagunas con bajas concentraciones de iones. Por lo tanto, de acuerdo con Birks (2001), Heegaard *et al.,* (2001) y Cirujano & MedinanDomingo (2002) podríamos considerarlos como vegetación típica de aguas con escasa mineralización.

En la mayoría de los lagos la luz es el factor principal que limita la colonización por macrófitos sumergidos (Spence, 1982; Van der Berg *et al*., 2003; Istvánovics *et al*., 2008), sin embargo, en un lago somero la penetración de la luz a través de la columna de agua no es tan importante en la regulación de macrófitos sumergidos (Weisner *et al.,* 1997) ya que sobre la comunidad de macrófitos de este tipo de lagos también influyen: aves, peces, sequías y el incremento del agua (Irfanullah & Moss 2004). En las lagunas de escasa profundidad, la transparencia del agua estaría más influenciada por la resuspensión de partículas del sedimento debido a que en estas lagunas el viento induce a la resuspensión del sedimento trayendo consigo mayor turbidez (Blindow, 1992; Solheim *et al.* 2006). Las lagunas de nuestro estudio son principalmente someras y en ellas las condiciones de luz pueden ser bastante buenas a pesar de tener

aguas con elevada turbidez, por lo que los valores de turbidez no fueron importantes en la distribución de los restos de macrófitos estudiados.

Según Heergard *et al*. (2001) la mayoría de las variables químicas del agua están negativamente relacionados con la altitud. Probablemente, sus efectos sobre ellas se producen de forma indirecta a través de la variación de ciertas variables ambientales como la temperatura y la precipitación. Y es que a medida que asciende la altitud se produce un descenso de la temperatura y un incremento de los valores de precipitación. Este hecho trae consigo diversas consecuencias, ya que por ejemplo las velocidades de muchos procesos orgánicos van a depender de la temperatura (Margalef, 1983) como la velocidad de multiplicación del fitoplancton, que aumenta con el incremento de la temperatura hasta un determinado límite (Jeppesen *et al.,* 1996). Varios estudios experimentales han demostrado que dentro de unos rangos normales de temperatura, ésta puede afectar el crecimiento de varias plantas sumergidas tan fuertemente como la luz (Barko & Smart, 1981; Spencer, 1986). La temperatura es, por tanto, una variable importante que influye en el crecimiento de los macrófitos acuáticos (Sand-Jensen, 1989; Henry-Silva *et al.,* 2008). A pesar de las afirmaciones anteriores, en el caso de las lagunas estudiadas los efectos negativos de la temperatura sólo fueron detectadas en los restos de *Myriophyllum* sp. y *Ceratophyllum* sp. No obstante, el gradiente de altitud en el que se sitúan las lagunas no es lo suficientemente amplio (1230-700 m.s.l.) como para sugerir que su efecto se manifieste en cambios significativos de la temperatura y la precipitación.

Por otro lado, se ha observado que los lagos de tierras bajas tienen de forma natural concentraciones de fósforo total más altas, causado probablemente por dos factores: En primer lugar, las tierras bajas están asociadas a una mayor alteración por la actividad humana (Cardoso *et al.,* 2007) y por otro lado, el tamaño de los lagos de altitudes más bajas generalmente es más pequeño por lo que interaccionan más fuertemente con el hábitat adyacente y por lo tanto están más afectados por la entrada de nutrientes de las tierras agrícolas (Del Pozo *et al.,* 2011). En nuestro caso lo más probable es que el efecto de la altitud sobre los macrófitos coincida con estas últimas afirmaciones ya que la mayor parte de macrófitos afectados positivamente con el aumento de altitud estuvieron asociados a lagunas con escasos niveles de PT.

El nivel del agua puede tener efecto sobre las comunidades de macrófitos sumergidos, determinando de forma importante la composición de especies (Hannon & Gaillard, 1997; Väliranta *et al.,* 2005). Por un lado, los niveles muy altos de agua producen dificultad para que llegue la luz a toda la columna de agua, mientras que los niveles muy bajos producen daños en los sumergidos. Los helófitos litorales también dependen completamente de leves cambios en el nivel del agua ya que estos van a influir en la futura germinación de semillas. Además, la tolerancia menor o mayor a la desecación o a la inundación determina la distribución de muchas especies (Coops *et al.,* 2003). A pesar de las conclusiones anteriores, la profundidad no tuvo un peso significativo sobre la abundancia de los macrofósiles de este estudio, si bien, se observó cierta preferencia del género *Chara* por aquellas lagunas que superaban los 3 metros de profundidad. En otros estudios (Corillion, 1957; García, 1990) se afirmó que la profundidad fue uno de los

factores que más fuertemente afectó a la distribución de carófitos y que éstos crecen a mayor profundidad que las angiospermas (Hutchinson, 1975). No obstante, a pesar de que su óptimo de profundidad estuvo por encima de casi todos los demás macrófitos, las oosporas de *Chara* se localizaron en un amplio rango de profundidades por lo que no pueden ser indicativas del nivel de profundidad (Dieffenbacher-Krall & Halteman, 2000).

Sería esperable que los macrófitos emergentes estuvieran asociados a lagunas con escasa profundidad (Egertson *et al.,* 2004), ya que a pesar de que crecen en el agua, la mayoría de sus partes fotosintéticas son áreas. Sin embargo, en las lagunas estudiadas, no existió una influencia significativa de la profundidad sobre los restos de emergentes encontrados en el sedimento. Este hecho podría deberse a que en nuestro trabajo los resultados se basan en el estudio de restos de macrófitos y los restos de muchos emergentes como *Eleocharis* se encuentran a mayor profundidad en la que crece la planta (Birks, 1973). Cuando disminuye la profundidad, mayor superficie del sedimento está expuesto, lo cual da lugar a una mayor germinación de las semillas, mientras que por el contrario, bajo condiciones de mayor profundidad no se realiza la germinación de muchas semillas, por lo que es posible observarlas en mayor número en el sedimento.

En nuestro estudio, *Isoetes* sp. se presentó fundamentalmente asociado a aguas someras al igual que Birks (2000) que afirmó que los isoétidos eran dominantes en lagos con una profundidad inferior a los 3 metros.

Relación de los macrofósiles del sedimento superficial y la comunidad actual de macrófitos

El registro fósil de las 38 lagunas de la Cuenca del Duero estuvo compuesto únicamente por frutos y semillas. La producción de ambos varía enormemente entre especies e incluso entre miembros de una misma espacie en función de sus estrategias reproductivas y de su capacidad de adaptarse a los cambios del entorno (Harper, 1977, Watts, 1978), por lo que muchas especies que son especialmente abundantes en la vegetación actual, difícilmente van a ser detectados posteriormente en el sedimento.

Además, la existencia de dos tipos de reproducción, sexual o asexual, determinará, en gran medida, su posterior presencia en el sedimento. La elección de una reproducción u otra va a depender de diversos factores, como por ejemplo la temperatura. La producción de frutos puede requerir de temperaturas más altas en verano que lo que podría exigir un crecimiento vegetativo, de tal forma que las especies que se desarrollan puramente de forma vegetativa puede que hayan tenido una importancia en cuanto a su biomasa en un lago pero posteriormente no queden registradas como fósiles. En ambientes naturales la reproducción vegetativa es más importante que la sexual (Zander & Wiegleb, 1987).

Pero la producción de frutos y semillas no sólo dependerá de factores ambientales como la temperatura, sino que también influye la historia o el momento de formación de un lago. Así por ejemplo, en la etapa pionera de un lago, las especies tienden principalmente a reproducirse de forma sexual, ya que deben dar

lugar al mayor número de fenotipos posibles con el fin de formar aquellos que mejor se adapten a la nueva situación, mientras que cuando la comunidad ya está establecida y comienzan las relaciones de competencia entre especies, los individuos mejor adaptados a las nuevas circunstancias se reproducen asexualmente.

El que un macrófito deje restos en el sedimento depende de varios aspectos como son: el tipo de reproducción, la cantidad de semillas y frutos que produce cada planta, la conservación de los mismos y por último su abundancia en la vegetación actual. En este estudio se apreció escasa abundancia de *Ceratophyllum* sp., *Myriophyllum* sp., *Utricularia* sp., *Polygonum* sp., y *Potamogeton* sp. en relación con su abundancia en la cobertura actual de las lagunas. Con respecto a *Ceratophyllum* sp., Watts (1978) afirmó que era uno de los casos más extremos de infravaloración de un género en el sedimento. Señaló que era posible encontrar una gran cantidad de lagos donde este género era especialmente abundante y no encontrar ni un sólo fruto en su sedimento. Sin embargo, en nuestro estudio, la mayoría de lagunas que presentaron *Ceratophyllum* sp. en su vegetación actual mostraron frutos en el sedimento, aunque con escasa abundancia.

Por otro lado, *Potamogeton* sp. estuvo presente únicamente en el sedimento de 14 lagunas a pesar de que se encontró formando parte en la comunidad actual en 30. Asimismo, en aquellas lagunas donde se registraron macrofósiles de este género, su abundancia fue muy inferior a la que cabría esperar en relación a su presencia en la comunidad actual. En un estudio llevado a cabo por Davidson *et al.,* (2005) se observó que de 8 especies de *Potamogeton* presentes en la cobertura actual, únicamente 2 fueron identificadas en el sedimento. Otros estudios obtuvieron idénticos resultados (Davis, 1985; Kautsky, 1990). Según Birks & Birks (1980) y Zhao *et al*., (2006), de acuerdo a lo señalado, las especies de *Potamogeton* sp. se encontraron pobremente representadas en el sedimento porque las semillas de dicho género constituyen una fuente de alimento para una gran variedad de aves acuáticas. Además, los frutos y semillas se hunden en la proximidad de las plantas, donde germinan con rapidez, por lo que posteriormente no se observan en el sedimento.

A pesar de que se señaló la presencia de *Lemna* sp. en la vegetación contemporánea de varias lagunas, no sucedió lo mismo en el sedimento, ya que no se encontró ningún resto de este taxón. Lo que coincide con los resultados obtenidos por Zhao *et al*., (2006).

En el sedimento superficial de las 38 lagunas de la Cuenca del Duero sólo se encontraron restos de frutos y semillas en escasa abundancia. Una razón que puede explicar el escaso número de frutos y semillas en el sedimento de las lagunas es que exceptuando ciertas especies acuáticas anuales en las que la reproducción es exclusivamente sexual, la mayor parte de las plantas acuáticas son perennes (Sculthorpe, 1967, Philbrick & Les, 1996; McFarland & Rogers, 1998). Estas especies perennes presentan una reproducción asexual (Cook, 1987), en la que las partes vegetativas generalmente carecen de cutículas

resistentes y por tanto tienen escasas posibilidades de conservarse como fósil en el sedimento (Collinson, 1988; Koff & Vandel, 2008). Koff & Vandel (2008) aluden a este fenómeno para explicar porqué *Utricularia* sp. se encuentra en muy baja proporción en el sedimento con relación a la vegetación actual. En nuestro estudio, de las 38 lagunas muestreadas, *Utricularia* sp., sólo estuvo presente en el sedimento de 2 de ellas.

Por otro lado, se observó una mayor abundancia de macrofósiles de ciertas especies de lo que cabría esperar considerando su cobertura actual. Por ejemplo las oosporas de carófitos se encontraron en el sedimento de 37 de las 38 lagunas muestreadas, teniendo el género *Chara* mayor presencia y abundancia que *Nitella* sp. De Winton *et al*., (2000) obtuvieron resultados similares, afirmando que las oosporas dominaban en el banco de semillas con una mayor contribución del género *Chara* sobre *Nitella*.

En prácticamente todas las lagunas donde se observó que *Chara* formaba parte de la cobertura actual, se contabilizaron oosporas en su sedimento. Además en algunas lagunas en las que no se registró este género en la comunidad actual, presentaron gran cantidad de oosporas en el sedimento. De ahí que Dieffenbacher-Krall & Halteman (2000) hayan considerado a las oosporas como pobres indicadoras de la proximidad de la planta. En su trabajo, al igual que en el presente estudio, aparecieron una gran cantidad de oosporas en muestras donde no aparecía ningún carófito formando parte de la flora actual. También Birks (1973) anotó que *Chara* sp. y *Nitella flexilis* se encontraron a cierta distancia de la planta de la cual procedían. Zhao *et al*., (2006) señalaron que los carófitos estaban sobreestimados en el sedimento. Algunos autores (Proctor, 1959; Bonis & Grillas 2002) determinaron como principal motivo de la amplia distribución de las oosporas a la dispersión efectuada por las aves acuáticas.

A pesar de la existencia de taxones infravalorados y sobreestimados, los resultados obtenidos mostraron la ausencia de diferencias significativas entre la composición de vegetación actual y los restos del sedimento, por tanto el estudio de restos de macrofósiles del sedimento podría servir de ayuda cuando no existen datos históricos de las lagunas.

BIBLIOGRAFÍA

Andersson, G. 1892. Om metoden för växtpaleontologisk undersörking af torfmossar. Geologiska Förhandlingar, 14: 165-175.

Bachmann, R. W., Horsburgh, C. A., Hoyer, M. V., Mataraza, L. K. & Canfield Jr., D. E. 2002. Relations between trophic state indicators and plant biomass in Florida lakes. Hydrobiologia, 470: 218-234.

Barko, J. W., Gunnison, D. & Carpenter, S. R. 1991. Sediment interactions with submersed macrophyte growth and community dynamics. Aquatic Botany, 41: 41–65.

Barko, J. W. & Smart, R. M. 1981. Sediment based nutrition of submerged macrophytes. Aquatic Botany, 10: 339-352.

Bazarova, B. B. & Itigilova, M. T. 2006. Long-term Production Dynamics of Aquatic Vegetation in the Arakhlei Lake (Eastern Transbaikalia). Biology Bulletin, 33: 68-72.

Best, E. P. H. 1980. Effect of nitrogen on the growth and nitrogegenous compounds of Ceratophyllum demersum. Aquatic Botany, 8: 197-206.

Birks, H. H. 1973. Modern macrofossil assemblages in lake sediments in Minnesota, in Birks, H. J. B. and West, R. G. (Eds.), Quaternary plant ecology: Blackwell Scientific Publishers. Oxford, 173-189.

Birks, H. H. 2000. Aquatic macrophyte vegetation development in Krakanes Lake, western Norway, during the late-glacial and early-Holocene. Journal of Paleolimnology, 23: 7-19.

Birks, H. H. 2001. Plant Macrofossils. In: Smol, J. P., Birks, H. J. B., Last, W.M. (Eds.), Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Volume 3 Terrestrial, Algal, and Siliceous Indicators. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 49-74.

Birks, H. J. B. & Birks, H. H. 1980. Quaternary Paleoecology. London: Arnold Press. 289 pp.

Blindow, I. 1988. Phosphorus toxicity in *Chara*. Aquatic Botany, 32: 393–395.

Blindow, I. 1992. Decline of charophytes during eutrophication; a comparison to angiosperms. Freshwater Biology, 28: 9–14.

Bonis, A. & Grillas, P. 2002. Deposition, germination and spatio-temporal patterns of charophyte propagule banks: a review. Aquatic Botany, 72: 235-248.

Boston, H. L., Adams, M. S. & Madsen, J. D. 1989. Photosynthetic strategies and productivity in aquatic systems. Aquatic Botany, 34: 27-57.

Cardoso, A. C., Solimini, A., Premazzi, G., Carvalho, L., Lyche, A. & Rekolainen, S. 2007. Phosphorus reference concentrations in European lakes. Hydrobiologia, 584: 3-12.

Carpenter, S. R. & Lodge, D. M. 1986. Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. Aquatic Botany, 26:341-370.

Chadefaud, M. 1979. L´evolution de la structure cladomienne chez les Charales et les Ceremiales: étude comparative. Revue algologique, 14: 253-273.

Cirujano-Bracamonte, S. & Medina-Domingo, L. 2002. Plantas acuáticas de las lagunas y humedales de Castilla-La Mancha. CSIC-JCCLM. Madrid, 340 pp.

Collinson, M. E. 1988. Freshwater macrophytes in paleolimnology. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 62: 317-342.

Coops, H., Beklioglu, M. & Crisman, T. L. 2003. The role of water-level fluctuations in shallow lake ecosystems: Workshop conclusions. Hydrobiologia, 506-509: 23‑27.

Corillion, R. 1957. Les Charophycées de France et d'Europe occidentale. Bulletin de la Société Scientifique de Bretagne, 32:1-499.

Davidson, T. A., Sayer, C. D., Bennion, H., David C., Rose, N. & Wade, P. M. 2005. A 250 year comparison of historical, macrofossil and pollen records of aquatic plants in a shallow lake. Freshwater Biology, 50: 1671–1686.

Davis, F. W. 1985. Historical changes in submerged macrophyte communities of upper Chesapeake Bay. Ecology, 66: 981-993.

De Winton, M. D., Clayton, J. S. & Champion, P. D. 2000. Seedling emergence from seed banks of 15 New Zealand lakes with contrasting vegetation histories. Aquatic Botany, 66: 181–194.

Del Pozo, R., Fernández-Aláez, C. & Fernández-Aláez, M. 2010. An assessment of macrophyte community metrics in the determination of the ecological condition and total phosphorus concentration of Mediterranean ponds. Aquatic Botany, 92: 55–62.

Del Pozo, R., Fernández-Aláez, C., Fernández-Aláez, M. & Santiago, N. F. 2011. Assessment of eutrophication effects on charophytes in Mediterranean ponds (North-Western Spain). Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie, 178: 257-264.

Den Hartog, C. & Segal, S. 1964. A new classification of the water-plant communities. Acta Botanica Neerlandica, 13: 367-393.

Dieffenbacher-Krall, A. C. 2007. Plant macrofossil methods and studies. Surface samples, taphonomy, representation. Encyclopedia of Quaternary Science, 3: 2367-2374.

Dieffenbacher-Krall, A. C. & Halteman, W. A. 2000. The relationship of modern plant remains to water depth in alkaline lakes in New England, USA. Journal of Paleolimnology, 24: 213-229.

Dieter, C. D. 1990. The importance of emergent vegetation in reducing sediment resuspension in wetlands. Journal of Freshwater Ecology, 5: 467–473.

Egertson, C. J., Kopaska, J. A. & Downing, J. A. 2004. A century of change in macrophyte abundance and composition in response to agricultural eutrophication. Hydrobiologia, 524: 145-156.

Filbin, G. J. & Barko, J. W. 1985. Growth and nutrition of submersed macrophytes in a eutrophic Wisconsin impoundment. Journal of Freshwater Ecology, 2: 275–286.

Forsberg, C. 1965. Ecological and physiological studies of Charophytes. – Abstracts of Uppsala Dissertations in Science. Acta Universitatis Upsaliensis, 53: 1–10.

García, A. 1990. Contribución al conocimiento de las Characeae del Lago Pellegrini, Provincia de Río Negro, Argentina. Candollea, 45: 643–651.

García, A. 1994. Charophyta: Their use in Paleolimnology. Journal of Paleolimnology, 10:43-52.

García, A. & Chivas, A. 2006. Diversity and ecology of extant and Quaternary Australian charophytes (Charales). Cryptogamie Algologie, 27: 323–340.

Giralt, S., Burjachs, F.; Roca, J. R. & Julià, R. 1999. Late glacial to Early Holocene environmental adjustment in the Mediterranean semi-arid zone of the Salines playa-lake (Alacante, Spain). Journal of Paleolimnology, 21: 449-460.

González-Sampériz, P., Valero-Garcés, B. L., Moreno, A., Morellon, M., Navas, A., Machín, J. & Delgado-Huertas, A. 2008. Vegetation changes and hydrological fluctuations in the Central Ebro Basin (NE Spain) since the Late Glacial period: Saline lake records. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 259: 157-181.

Goulder, R. & Boatman, D. J. 1971. Evidence that nitrogen supply influences the distribution of a freshwater macrophyte, Ceratophyllum demersum. Journal of Ecology, 59: 783-791.

Guerlesquin, M. & Podlejski, V. 1980. Characées et végétaux submergés et flottans associés dans quelques milieux Camarguais. Naturalia Monspeliensia: Série Botanique, 36: 1-20.

Hannon, G. E. & Gaillard, M. J. 1997. The plant-macrofossil record of past lake-level changes. Journal of Paleolimnology, 18: 15-28.

Harper, J. L. 1977. Population Biology of Plants. London, UK: Academic Press: 892 pp.

Heegaard, E., Birks, H. H., Gibson, C. E., Smith, S. J. & Wolfe-Murphy, S. 2001. Species-environmental relationships of aquatic macrophytes in Northern Ireland. Aquatic Botany, 70: 175–223.

Henricsson, M. 1976. Nutritional studies of *Charaglobularis* Thuill., *Chara zeylanica* Willd., and *Chara haitensis* Turpin. Thesis, Uppsala, Sweden, 51 pp.

Henry-Silva, G. G., Camargo, A. F. M. & Pezzato, M. M. 2008. Growth of free-floating aquatic macrophytes in different concentrations of nutrients. Hydrobiologia, 610: 153-160.

Hollick, A. 1892. Palaeobotany of the Yellow Gravel at Bridgeton, N.J.: Bulletin of the Torrey Botanical Club. 18: 330-333.

Hough, R. A., Fornwall, M. D., Negele, B. J., Thompson, R. L. & Putt, D. A. 1989. Plant community dynamics in a chain of lakes: principal factors in the decline of rooted macrophytes with eutrophication. Hydrobiologia, 173: 199-217.

Hutchinson, G. E. 1975. A Treatise on Limnology, Vol. I. Geography, Physics and Chemistry. J Wiley &y Sons, NewYork, 1015 pp.

Irfanullah, H. M. & Moss, B. 2004: Factors influencing the return of submerged plants to a clear-water, shallow temperate lake. Aquatic Botany, 80: 177-191.

Istvánovics, V., Honti, M., Kovacs, A. & Osztoics, A. 2008. Distribution of submerged macrophytes along environmental gradients in large, shallow Lake Balaton (Hungary). Aquatic Botany, 88: 317-330.

Jeppesen, E., Jensen, J., Sondergaard, M. & Sortkjaer, O. 1996. Fish-induced changes in zooplankton grazing on phytoplankton and bacterioplankton: a long-term study in shallow hypertrophic Lake Sobygird. Journal of Plankton Research, 18: 1605–1625.

Jeppesen, E., Lauridsen, T. L., Kairesalo, T. & Perrow, M. R. 1998. Impact of submerged macrophytes on fishzooplankton interactions in lakes. In: Jeppesen, E., Sondergaard, M., Sondergaard, M., Christoffersen, K. (Eds.), The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes. Springer, New York, 91–114.

Jessen, K. & Milthers, V. 1928. Stratigraphical and paleoontological studies of interglacial fresh-water deposits in Jutland and Northwest Germany: Danmarks geologiske Undersogelse. Raekke, 2: 1-378.

Jha, U. N., Jha, M. & Kumari, M. 1978. Distribution of certain species of *Utricularia* in relation to their habitats in and around Jamshedpur, India. Hydrobiologia, 61: 225-228.

Jones, R. C., Walti, K. & Adams, M. S. 1983. Phytoplankton as a factor in the decline of submerged macrophyte Myriophyllum spicatum L. in Lake Wingra, Wisconsin, USA. Hydrobiologia, 107:213–219.

Kautsky, L. 1990. Seed and tuber banks of aquatic macrophytes in the Askö area, northern Baltic proper. Holarctic Ecology, 13: 143–148.

Keddy, P. A. 1983. Shoreline vegetation in Axe Lake, Ontario: The effects of exposure on zonation patterns. Ecology, 64:331-344.

Keddy, P. A. 1984. Plant zonation on lakeshores in Nova Scotia: a test of the resource specialization hypothesis. Journal of Ecology, 72: 979–808.

Knowlton, F. H. 1896. Report on a collection of fossil plants from Morgantown, West Virginia. American Geologist, 18: 370-379.

Koff, T. & Vandel, E. 2008. Spatial distribution of macrofossil assemblages in surface sediments of two small lakes in Estonia. Estonian Journal of Ecology, 57: 5-20.

Körner, S. 2002. Loss of submerged macrophytes in shallow lakes in North-Eastern Germany. International Revue of Hydrobiology, 87: 375–384.

Kowalczewski, A. & Ozimek, T. 1993. Further longterm changes in the submerged macrophyte vegetation of the eutrophic Lake Mikolajskie (North Poland). Aquatic Botany, 46: 341–345.

Lauridsen, T. L., Jensen, J. P., Jeppesen, E. & Sondergaard, M. 2003. Response of submerged macrophytes in Danish lakes to nutrient loading reductions and biomanipulation. Hydrobiologia, 506: 641-649.

Leira, M. & Santos, L. 2002. An early Holocene short climatic event in the northwest Iberian Peninsula inferred from pollen and diatoms. Quaternary International, 93-94: 3-12.

Mäemets, H. & Freiberg, L. 2005. Long- and short-term changes of the macrophyte vegetation in strongly stratified hypertrophic Lake Verevi. Hydrobiologia, 547: 175-184.

Margalef, R. 1983. Limnología. Ediciones Omega. Barcelona. 1010 pp.

Martín-Puertas, C., Valero-Garcés, B. L., Brauer, A., Mata, M. P., Delgado-Huertas, A. & Dulski, P. 2009. The Iberian‐Roman Humid Period (2600‐1600 cal yr BP) in the Zoñar Lake varve record (Andalucía, southern Spain). Quaternary Research, 71: 108-120.

McFarland, D. G. & Rogers, S. J. 1998. The aquatic macrophyte seed bank in Lake Onalaska, Wisconsin. Journal of Aquatic Plant Management, 36:33–39.

Melzer, A. 1999. Aquatic macrophytes as tools for lake management. Hydrobiologia, 396: 181–190.

Moss, B., Balls, H., Irvine, K. & Stansfield, J. 1986. Restoration of two lowland lakes by isolation from nutrient-rich water sources with and without removal of sediment. Journal of Applied Ecology, 23: 391–414.

Nathorst, A. G. 1870. Om några arktiska vaxtlemningar i ensotvattenslera vid Alnarp i Skåne. Lunds Universitets Årsskrift, 7: 1-17.

Nõges, P. & Järvalt, A. 2004. Long-term changes in the ecosystem of Lake Võrtsjärv and their causes. En: Haberman, J., Pihu, E. & Raukas, A. (eds.) Lake Võrtsjärv, Estonian Encyclopedia Publishers, Tallin, 347-355.

OECD (Organization for Economic Cooperation and Development). 1982. Eutrophication of waters: monitoring, assessment and control. Organisation for Economic and Cooperative Develpoment, Paris, France. 154 pp.

Palmer, M. A., Bell, S. L. & Butterfield, C. 1992. A botanical classification of standing waters in Britain: applications for conservation and monitoring. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 2: 125-143.

Philbrick, C. T. & Les, D. H. 1996. Evolution of aquatic angiosperm reproductive systems. BioScience, 46: 813-826.

Phillips, G. L., Eminson, D. & Moss, B. 1978. A mechanism to account for macrophyte decline in progressively eutrophicated freshwaters. Aquatic botany, 4: 103-126.

Proctor, V. W. 1959. Dispersal of fresh-water algae by migratory birds. Science, 130: 623-624.

Roelofs, J. G. M. 1983. Impact of acidification and eutrophication on macrophyte communities in soft waters in the Netherlands 1. Field observations. Aquatic Botany, 17: 139-155.

Salisbury, F. B. & Ross, C. W. 1985. Plant Physiology. México: Iberoamérica, 1994. 759pp.

Sand-Jensen, K. 1978. Metabolic adaptation and vertical zonation of *Litorella uniflora* (L.) Aschers. and *Isoetes lacustris* L. Aquatic botany, 4: 1-10.

Sand-Jensen, K. 1989. Environmental variables and their effect on photosynthesis of aquatic plant communities. Aquatic Botany, 34: 5-25.

Sand-Jensen, K., Riis, T., Vestergaard, O. & Larsen, S. E. 2000: Macrophyte decline in Danish lakes and streams over the last 100 years. Journal of Ecology, 88: 1030-1040.

Scheffer, M. 1998. Ecology of Shallow Lakes. Population and Community Biology. Serie 22, Chapman and Hall, London, 357 pp.

Scheffer, M. & Jeppesen, E. 1998. Alternative stable states. En: Jeppesen E, Sondergaard M, Sondergaard M, and Christoffersen K (eds). Structuring role of submerged macrophytes in lakes. 131. New York: Springer-Verlag: 397– 406.

Sculthorpe, C. D. 1967. The Biology of Aquatic Vascular Plants. Edward Arnold, London, 610pp.

Seddon, B. 1977. Aquatic macrophytes as limnological indicators. Freshwater Biology, 2: 107-130.

Solheim, A. L., Phillips, G., Pietilainen, O., Solimini, A., Cardoso, A. C., Ptacnik, R., Carvalho, L., Lepistö, L., Tuomola, L., Brettum, P., Poikane, S., Andersen, T., Moe, J., Rekolainen, S., Penning, E., Mjelde, M., Hellsten, S., Hanganu, J., Dudley, B., Irvine, K., O'Toole, C., Donahue, I., Schartau, A. K., Sandin, L., Hesthagen, T. & Fiske, P.2006. REBECCA D11. Dose-response relationships between biological and chemical elements in different lake types. (Ed.) Anne Lyche Solheim, JRC. 211 pp.

Sondergaard, M. & Moss, B. 1997. Impact of submerged macrophytes on phytoplankton in shallow freshwater lakes. In: Jeppesen E, Sondergaard M, Sondergaard M & Christoffersen K (eds) The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Springer-Verlag, New York. 432 pp.

Spence, D. H. N. 1967. Factors controlling the distribution of freshwater macrophytes with particular reference to the lochs of Scotland. Journal of Ecology, 55: 147-170.

Spence, D. H. N. 1982. The zonation of plants in freshwater lakes. Advances in Ecological Research, 12: 37-125.

Spence, D. H. N., Barclay, A. M. & Bodkin, P. C. 1979. Limnology and macrophyte vegetation of Loch Obisary, a deep brackish lake in the Outer Hebrides. Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, 78: 123–138.

Spencer, D. F. 1986. Early growth of Potamogeton pectinatus L. In response to temperature and irradiance: morphology and pigment composition. Aquatic Botany, 26: 1–8.

Spink, A. & Murphy, K. J. 1997. Distribution and environmental regulation of Batrachian *Ranunculus* in British rivers. Archiv für Hydrobiologie, 139: 509–525.

Steward, K. K. & Ornes, W. H. 1975. The autecology of sawgrass in the Florida Everglades. Ecology, 56: 162-171.

Tanaka, M. O. & Leite, F. P. P. 2003. Spatial scaling in the distribution of macrofauna associated with Sargassum stenophyllum (Mertens) Martius: analyses of faunal groups, gammarid life habits, and assemblage structure. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 293: 1-22.

Timms, R. M. & Moss, B. 1984. Prevention of growth of potentially dense phytoplankton populations by zooplankton grazing, in the presence of zooplanktivorous fish, in a shallow wetland ecosystem. Limnology and Oceanography, 29: 472-486.

Toivonen, H. 1985. Changes in the pleustic macrophyte flora of 54 small Finnish lakes in 30 years. Annales Botanici Fennici, 22: 37–44.

Toetz, D. W. 1971. Diurnal uptake of NO, and NH4 by a *Ceratophyllum* periphyton community. Limnology and Oceanography, 16: 819-822.

Tracy, M., Montante, J. M., Allenson, T. E. & Hough, R. A. 2003. Long-term responses of aquatic macrophyte diversity and community structure to variation in nitrogen loading. Aquatic Botany, 77: 43–5.

Valero-Garcés, B. L., González-Sampériz, P., Navas, A., Machín, J., Mata, P., Delgado-Huertas, A., Bao, R., Moreno, A., Carrión, J. S., Schwalb, A. & González-Barrios, A. 2006. Human impact since medieval times and recent ecological restoration in a Mediterranean lake: the Laguna Zoñar, southern Spain. Journal of Paleolimnology, 35: 441-465.

Väliranta, M., Kultti, S., Nyman, M. & Sarmaja-Korjonen, K. 2005. Holocene development of aquatic vegetation in shallow Lake Njargajavri, Finnish Lapland, with evidence of water-level fluctuations and drying. Journal of Paleolimnology, 34: 203-215.

Van den Berg, M. S., Coops, H., Meijer, M. L., Scheffer, M. & Simons, J. 1998 a. Clear water associated with a dense Chara vegetation in the shallow and turbid Lake Veluwemeer, The Netherlands. In E. Jeppesen, E., Sondergaard, M., Sondergaard, M. & Christoffersen, K. (Eds.). The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Ecological studies, 131: 339–352.

Van den Berg, M. S., Joosse, W. & Coops, H. 2003. A statistical model predicting the occurrence and dynamics of submerged macrophytes in shallow lakes in the Netherlands. Hydrobiologia, 506–509: 611–62.

Watts, W. A. 1978. Plant macrofossils and Quaternary paleoecology. In: Walker, D. & Guppy, J. C. (Eds), Biology and Quaternary Environments. Australian Academy of Science, Canberra: 53-67.

Weisner, S. E. B., Strand, J. A. & Sandsten, H. 1997. Mechanisms regulating abundance of submerged vegetation in shallow eutrophic lakes. Oecologia, 109: 592–599.

Wetzel, R. G. 1981. Limnología. Omega, Barcelona, 743 pp.

Wetzel, R. G. 2001. Limnology: lake and river ecosystems. Academic Press, San Diego, 1006 pp.

Zaneveld, J. S. 1940. The Charophyta of Malaysia and adjacent countries. Blumea, IV: 1-223.

Zander, B. & Wiegleb, G. 1987 Biosystematische Untersuchungen an Populationen von Ranunculus subgen. Batrachium in Nordwest-Deutschland. Botanische Jahrbücher, 109. (1): 81-130.

Zhao Y, Sayer C. D., Birks H. H., Hughes M. & Peglar, S. M., 2006. Spatial representation of aquatic vegetation by macrofossils and pollen in a small and shallow lake. Journal of Paleolimnology, 35: 335–350.

Laguna Sentiz (León)

CAPÍTULO 6. ESTUDIO DEL SEDIMENTO PROFUNDO DE DOS LAGUNAS DE LA CUENCA DEL DUERO

INDICE

INTRODUCCIÓN **209**
LOS ESTUDIOS MULTIDISCIPLINARES 209
CLADÓCEROS EN PALEOLIMNOLOGÍA 210
MACRÓFITOS EN PALEOLIMNOLOGÍA 211
PALEOLIMNOLOGÍA Y CLIMA 211
OBJETIVOS **213**
ÁREA DE ESTUDIO **214**
LAGUNA ENMEDIO 214
LAGUNA SENTIZ 215
RESULTADOS **217**
LAGUNA DE ENMEDIO 217
Datación 217
Cronología del corer 219
Contenido de peso seco y materia orgánica 220
Composición biológica del sedimento profundo de la laguna de Enmedio 221
Relación entre las muestras 224
LAGUNA SENTIZ. 225
Datación 225
Cronología 226
Contenido de peso seco y materia orgánica 227
Composición biológica del sedimento profundo de la laguna de Sentiz 228
Relación entre las muestras 231
FLUCTUACIÓN DE LAS VARIABLES AMBIENTALES DE LAS LAGUNAS EN FUNCIÓN DE LAS VARIACIONES EN LAS COMUNIDADES DE CLADÓCEROS Y MACRÓFITOS 232
DISCUSIÓN **236**
Características generales de las lagunas Enmedio y Sentiz 236
Laguna Enmedio 238
Laguna Sentiz 241
BIBLIOGRAFÍA **243**

INTRODUCCIÓN

LOS ESTUDIOS MULTIDISCIPLINARES

La biota de un lago puede responder a cambios estacionales a corto plazo tales como los regímenes de temperatura y de luz (Reynolds, 1998; Rautio *et al*., 2000) y cambios ambientales a largo plazo tales como el cambio climático, acidificación y alteraciones en el estado trófico dentro de un lago (Battarbee 1984; Anderson & Renberg, 1992; Douglas & Smol, 1994; Bennion, 1995; Anderson *et al*., 1996, 1997; Lotter & Birks, 1997; Sorvari & Korhola, 1998; Rautio *et al*., 2000). Ya que la biota está influenciada simultáneamente por cambios tanto estacionales como a largo plazo, la detección y combinación de las causas reales que provocan dichos cambios y las respuestas a éstos no siempre es fácil, por lo se requiere la aplicación de distintos tipos de estudios. Los estudios paleolimnológicos son muy adecuados para resolver cuestiones concernientes a la sucesión y desarrollo de un área de forma muy particular, pero para determinar las características del desarrollo de la comunidad de un lago, las perspectivas paleolimnológicas han tendido a ser simplistas, debido, principalmente, a que generalmente se estudia un único componente de la comunidad lacustre (Anderson & Battarbee, 1994; Anderson *et al*., 2008). Muchos estudios que abarcan un amplio rango de tiempo están dedicados exclusivamente a un sólo grupo biológico: cladóceros (Bos *et al*., 1999; Szeroczynska & Gasiorowski, 2002; Manca *et al*., 2007), quironómidos (Carter, 2001; Heinrichs *et al.,* 2001; Schnell, 2001; Heiri, 2004; Massaferro *et al*., 2004;Heiri & Millet, 2005), diatomeas (Stager & Johnson, 2000; Bradbury *et al*., 2004; Panizzo *et al*., 2008), carófitos (García, 1996, 1999; García & Chivas, 2004), ostrácodos (Holmes *et al*., 1998; Bridgwater *et al.,* 1999; Sohar & Kalm, 2008) vegetación mediante el uso de sus macrofósiles (Watts & Winter, 1966; Watts, 1978; Digerfeldt, 1986; Betancourt *et al*., 2001; Birks, 2000, 2003; Birks *et al*., 2000; Väliranta *et al*., 2005) o el uso del polen (Pérez-Obiol & Julià, 1994; Ramil- Rego *et al.,* 1998; Yll *et al*., 2003; Muñoz Sobrino *et al.,* 2004; García Antón *et al*., 2006; Kumagai *et al*.,2008) , etc...

Debido a que cada estudio está limitado por la cantidad de información que puede proporcionar el grupo biológico en el que se ha centrado la investigación, es conveniente usar una amplia variedad de indicadores para hacer las reconstrucciones del pasado tan fiables como sea posible (Frey, 1964; Bos *et al*., 1999).

Tanto los cladóceros como los frutos y semillas de macrófitos han sido ampliamente utilizados en estudios paleolimnológicos (Duigan & Birks, 2000; Lotter *et al*., 2000; Guilizzoni *et al*., 2006; Hang *et al*., 2008), pero rara vez se ha combinado el estudio de ambos (Bennike *et al*., 2004)

CLADÓCEROS EN PALEOLIMNOLOGÍA

El empleo de cladóceros en la paleolimnología comenzó a principios de la década de los 60 (Miroslaw-Grabowska & Niska, 2007).

Las principales ventajas de su empleo en estudios paleolimnológicos son:

- Los cladóceros son muy abundantes en los sistemas acuáticos continentales.
- Son los crustáceos que se preservan en mayor cantidad en el sedimento (Sandoy & Nilssen, 1986; Miroslaw-Grabowska & Niska, 2007) y sus restos: escudos, caparazones y efipios, se encuentran muy bien preservados en el sedimento (Sandoy & Nilssen,1986)
- Se necesita poco sedimento para su análisis
- Además son fácilmente identificables, llegando, en algunos casos, a determinarse hasta nivel de subespecie (ejemplo: *Alona guttata* subsp. *tuberculata*).
- Responden rápidamente a cambios ambientales.
- Las especies de este grupo tienen distintas preferencias ecológicas (Miroslaw-Grabowska & Niska, 2007).
- Viven en determinados niveles de nutrientes (Lotter & Birks, 1997) por lo que son buenos indicadores de la estimación del estado de eutrofización y del impacto humano.
- Algunos cladóceros pueden, incluso, ser indicadores de la turbidez del agua, desarrollo de la vegetación u otras características del lago, que pueden estar reflejadas de forma indirecta o directa por cambios en el nivel del agua (Szeroczynska & Gasiorowski, 2002). El mejor indicador de la desaparición de un lago es la ausencia de restos de cladóceros (Szeroczynska & Gasiorowski, 2002).
- Manca *et al*. (2007) les consideran sensibles a cambios en la producción primaria, pH y transparencia del agua, a la presión predadora, a sustancias tóxicas y al cambio climático.
- Por último, la distribución de los cladóceros va a estar también relacionada con la altitud y la conductividad (Sandoy & Nilssen, 1986), y con la temperatura (Luoto *et al.,* 2008).

Las principales desventajas son que, aunque existe gran cantidad de investigaciones sobre la ecología de *Daphnia* sp. y de *Bosmina* sp., no sucede lo mismo con los miembros de la familia Eurycercidae, el grupo de cladóceros más abundante en el sedimento (Sandoy & Nilssen, 1986), que son especialmente sensibles a cambios en la producción primaria, pH, fósforo total (Lotter & Birks, 1997; Brodersen *et al*., 1998).

MACRÓFITOS EN PALEOLIMNOLOGÍA

Los estudios palelimnológicos se centran, en muchas ocasiones, en el estudio de los restos de plantas como única línea de investigación para deducir cambios pasados en los niveles del agua (Diffenbacher-Krall & Halteman, 2000). El uso de restos de plantas para la reconstrucción de los niveles de los lagos asume que las distintas zonas de vegetación están asociadas con determinadas profundidades del agua, dando importancia a la zonación característica de emergentes, macrófitos flotantes y macrófitos sumergidos desde la orilla hacia el centro del lago (Digerfeldt, 1986; Harrison & Digerfeldt, 1993; Hannon & Gaillard, 1997).

El éxito del empleo de los restos de macrófitos en paleolimnología se debe a que:

- Las semillas de las plantas acuáticas no se dispersan mucho más allá de donde se encuentra la planta de la que proceden
- Pueden ser identificadas hasta un bajo nivel taxonómico
- Algunos taxones sólo pueden reconocerse a través de sus restos macrofósiles y no por el polen
- A diferencia del polen, en el caso de frutos y semillas no existe una "lluvia" homogénea de los mismos
- Pueden hacer reconstrucciones muy concretas de un área local, mientras que el polen sería empleado para zonas más amplias

Entre sus desventajas, cabe citar:

- Los restos de plantas son menos abundantes que los cladóceros. Debido a eso y a su gran tamaño, se requiere una cantidad de sedimento muy superior a la que se requiere en el estudio de cladóceros
- Existen algunos taxones que no dejan macrofósiles, como *Lemna* sp.

PALEOLIMNOLOGÍA Y CLIMA

El clima tiene gran importancia en la hidrología de los lagos, ya que va a determinar tanto las entradas y salidas del agua como el tiempo de permanencia del agua (Coops *et al*., 2003). Los cambios climáticos son considerados como una de las principales amenazas sobre los ecosistemas (Blenckner, 2005). En los últimos años se han empleado tanto estudios cuantitativos como cualitativos de la flora y la fauna de los lagos para el estudio de los cambios climáticos ocurridos a lo largo de la historia (Ammann, 2000). Los lagos son excelentes sensores de cambios ambientales, incluidos los cambios climáticos, aunque en la actualidad, no está claro si los cambios en el clima de las últimas décadas son los responsables en cierta medida de algunos de los cambios que se han observado en numerosos lagos y que se han deducido mediante el estudio del sedimento (Battarbee, 2000). El clima pude producir cambios en el balance del

agua, lo que trae consigo alteraciones en el nivel y resiliencia del agua. Las alteraciones significativas del nivel del agua pueden influir sobre la estructura del hábitat marginal, pueden redistribuir el sedimento, alterar de forma importante la composición iónica o la salinidad del agua. Por su parte, los cambios en la resilencia del agua influyen notablemente en la disponibilidad de nutrientes (Battarbee, 2000).

Pero la menor o mayor influencia del clima sobre las lagunas dependerá de las características propias de cada lago y de su cuenca (Blenckner, 2001). Estas características pueden ser:

- √ La posición geográfica: Por ejemplo, los efectos de la NAO (North Atlantic Oscillation), son más fuertes en los lagos del hemisferio norte (Dokulil *et al*., 2006) y también se ha observado cómo el calentamiento de los últimos 200 años ha afectado más a las latitudes del norte (Giorgi & Hewitson, 2001). Dentro del hemisferio norte, en la región mediterránea, las sequías son más frecuentes y este descenso en el nivel del agua trae consigo, entre otras consecuencias, el mayor contacto del agua con el sedimento, produciéndose un incremento de la liberación de fósforo total (Romo *et al.,* 2005), agravando el problema de la eutrofización (Beklioglu *et al*., 2007).
- √ Las características de la cuenca: Las interacciones entre el clima y las cuencas producen cambios en los procesos hidrológicos, químicos e incluso biológicos (Schindler *et al.,* 1996).
- √ La historia de la laguna: Ésta puede determinar la magnitud de la respuesta de la laguna a las características climáticas. El uso histórico de la cuenca con un fin agrícola proporciona un incremento de nutrientes en el sedimento de la laguna. Una disminución de la escorrentía en la cuenca, debido a un periodo de sequía, podría reducir la exportación de una elevada cantidad de nutrientes desde la misma hacia la laguna rodeada por tierras de cultivo (Magnuson *et al*., 1997). Por otro lado, lagunas que se encuentran en una fase de recuperación de una eutofización, acidificación o cualquier otra perturbación humana, pueden responder de forma diferente.

La mayoría de los estudios paleolimnológicos destinados, fundamentalmente, al estudio del clima en épocas pasadas están basados en el polen (Liu *et al*., 2002; Seppa & Birks, 2002; Peros & Gajewski, 2009), aunque los cladóceros (Whiteside, 1970; Lotter & Birks, 1997; Duigan & Birks, 2000; Hofmann, 2000; Lotter *et al*., 2000) y los macrófitos (Hannon & Gaillard, 1997; Birks, 2003; Zhao *et al.,* 2006; Aarnes *et al*., 2012) se emplean cada vez más para este mismo fin.

OBJETIVOS

- ✓ Caracterizar las comunidades de cladóceros y macrófitos presentes a lo largo del perfil de sedimento profundo de dos lagunas de la cuenca del Duero y utilizar el valor indicador de dichas comunidades para establecer las características de ambas lagunas a lo largo de un periodo amplio de tiempo
- ✓ Determinar las variaciones ambientales que han sufrido las lagunas Sentiz y Enmedio en función de las relaciones establecidas, mediante funciones de transferencia, entre las comunidades de restos subfósiles y las condiciones ambientales.

ÁREA DE ESTUDIO

LAGUNA ENMEDIO

La laguna Enmedio está situada en la provincia de Palencia (Castilla y León) dentro del término municipal de Santibáñez de la Peña (Figura 44) y a una altitud de 1160 m. En el momento del muestreo presentó una profundidad máxima de 95 cm, teniendo una profundidad media de 65 cm.

Se trata de una laguna de origen artificial con carácter mesotrófico, de uso fundamentalmente ganadero y que mantiene un buen estado de conservación. Los terrenos que la rodean están completamente cubiertos por pinares (Figura 44)

Según la clasificación de Thornthwaite (Atlas Territorial de Castilla y León, 1995) el clima de la zona es mediterráneo húmedo. La temperatura media anual se sitúa en torno a los 8-10 ºC y la precipitación media anual supera los 1000 mm.

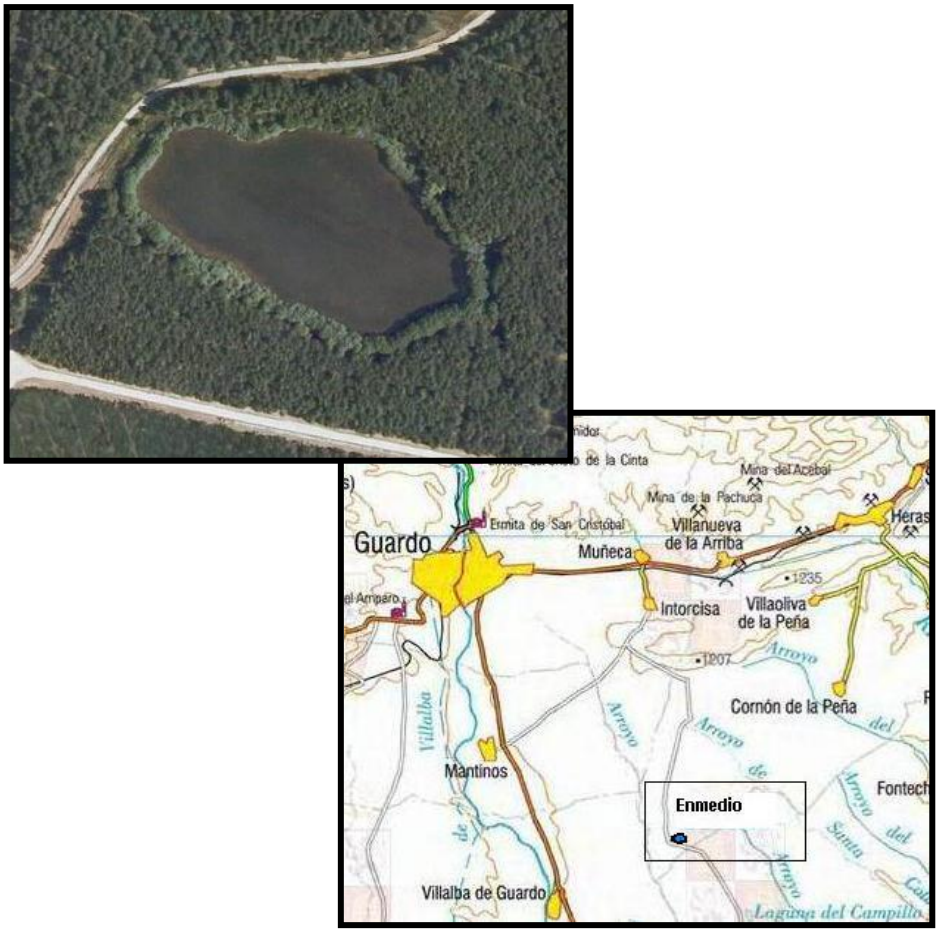


Figura 44. Situación geográfica de la laguna Enmedio en la provincia de Palencia.

En cuanto a su vegetación, presenta una orla de *Salix* sp. y un importante desarrollo de la vegetación acuática, con un predominio de *Myriophyllum alterniflorum*. Otros macrófitos con una presencia importante son *Potamogeton natans* y *Potamogeton trichoides*. También crecen otras especies como *Potamogeton natans, Nitella translucens, Iosetes* sp, *Littorella uniflora*, emergentes como *Juncus* sp., *Scirpus lacustris* y *Typha angustifolia* y *Luronium natans* que es una especie protegida (Real Decreto 139/2011, Listado de Especies Silvestres en Régimen de Protección Especial)

LAGUNA SENTIZ

La laguna Sentiz está situada en el municipio leonés de Valdepolo (Figura 45). Pertenece a la cuenca hidrográfica del Duero y a la subcuenca del río Esla. Se encuentra a una altitud de 940 m y presenta un área de 4,6 Ha. Es una laguna mesotrófica (fósforo total=34,27 μg/L) y somera (profundidad máxima: 1,8 m; profundidad media: 0,8 m.).

Figura 45. Situación geográfica de la laguna Sentiz en la provincia de León.

La laguna presenta un carácter permanente, secándose sólo en época de extraordinarias sequías ya que recibe aportes superficiales por lluvia, y subterráneos a partir de acuíferos superficiales aislados. Está rodeada fundamentalmente por cultivos, y su uso es para la caza, pesca y como abrevadero.

El clima de la zona se corresponde con el mediterráneo templado. Las temperaturas son frías en invierno con nieblas y heladas frecuentes, y calurosas en verano. La temperatura media anual es de 11 ºC mientras que la media de las temperaturas más altas se sitúa en torno a los 20ºC.

Las precipitaciones son escasas, con máximos en primavera y otoño. El valor de precipitación media es de 553 mm, siendo julio y agosto los meses más secos, con una precipitación inferior a 20 mm. Estas fluctuaciones tan marcadas de la precipitación producen fuertes variaciones en el nivel del agua de la laguna (Fernández-Aláez *et al*., 2004).

La laguna Sentiz está, casi completamente, cubierta de una comunidad diversa de macrófitos sumergidos, de la que forman parte *Ceratophyllum demersum, Potamogeton gramineus, Potamogeton crispus, Myriophyllum alterniflorum, Potamogeton trichoides, Utricularia australis, Chara fragilis* y *Chara hispida* var. *hispida.*

RESULTADOS

LAGUNA DE ENMEDIO

La longitud total del corer estudiado en la laguna Enmedio fue de 25 cm. En la figura 46 se representa su composición litológica. El sedimento estuvo constituido por arcilla en prácticamente toda su longitud a excepción de los 4 centímetros más superficiales en los que se observó un predominio de materia orgánica (Figura 46).

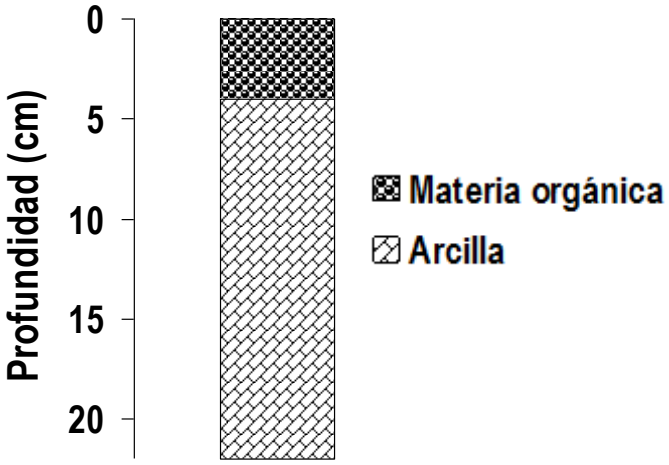


Figura 46. Composición litológica del sedimento profundo de la laguna Enmedio.

Datación

Aunque se analizó el contenido de agua, de Pb^{210} y de Cs^{137} de todo el corer extraído, de acuerdo con los resultados obtenidos en la datación, sólo fue posible estudiar los 13 primeros centímetros. En función de los datos radiométricos y del contenido de agua, el perfil de Enmedio se dividió en tres zonas (Figura 47): La zona superior, que se extendió hasta una profundidad de 9 cm, presentó sedimento con mayor contenido de agua y una densidad de peso seco relativamente uniforme, en torno a 0,45 g/cm^3. El sedimento de la zona más profunda, por debajo de 14 cm, también presentó una relativa uniformidad, pero fue más compacto ya que presentó una densidad de peso seco próxima a 1,5 gr/cm^3. En la zona intermedia, entre 9-14 cm, que podría ser una franja de transición, la densidad aumentó irregularmente con la profundidad, con un rango de valores entre 0,8 g/cm^3 y 1,2 g/cm^3. La compactación natural del sedimento por debajo de los 14 cm podría indicar que esa es la superficie del suelo anterior a la formación de la laguna. Por lo tanto, las dos zonas altas representarían la secuencia posterior a su formación (Figura 47).

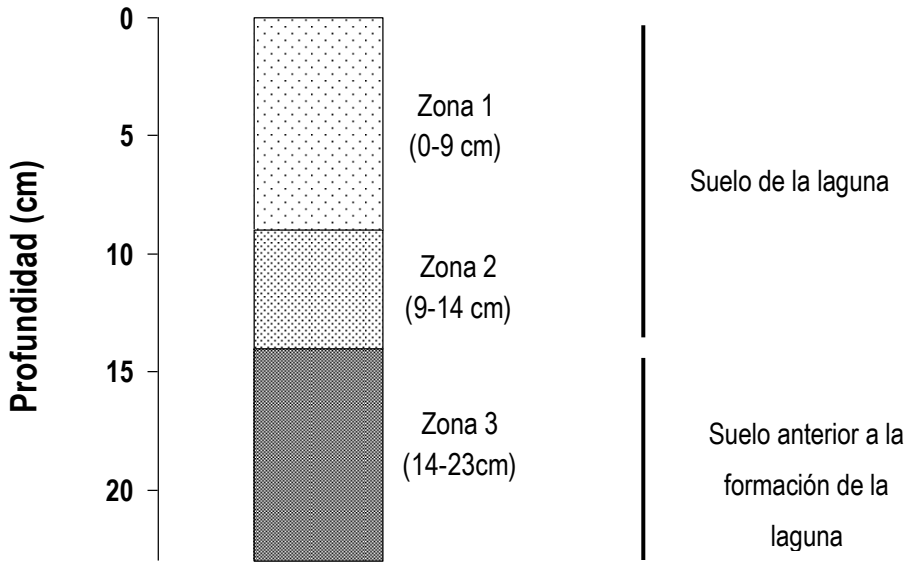


Figura 47. Zonación del perfil de sedimento de la laguna Enmedio en función de los valores de densidad.

Respecto a los isótopos radiactivos estudiados en este perfil, se observó que la actividad total del Pb^{210} pudo alcanzar el equilibrio con el Ra^{226} atmosférico a una profundidad de 14 cm, en el borde entre la zona de transición intermedia y la zona más profunda en la que el sedimento estuvo altamente compactado (Figura 47). El inventario de Pb^{210} se correspondió con una tasa media de sustitución de 107 Bq/Kg, lo que indicó que el sedimento en estas zonas más altas retuvo un buen registro de la lluvia radiactiva procedente de la atmósfera (Tabla 29). La concentración de Pb^{210} atmosférico (Pb que se acumula procedente de la atmósfera) presentó un valor máximo de sólo 70 Bq/Kg, lo que indica que está abarcando en torno a 3 medias-vidas de Pb^{210}, aproximadamente 66 años.

Las concentraciones de Pb^{210} total mucho más bajas (59,2 Bq/Kg) en la sección 10-12 cm, pudieron deberse a un periodo distinto de inundación, o un menor lavado de sedimento causado por una inestabilidad inmediatamente posterior a la formación de la laguna o de la cuenca (Tabla 29). Puesto que hay un pequeño descenso neto en la actividad del Pb^{210} en la zona superior (0-9 cm), es probable que esta zona no abarque más que unas pocas décadas.

El registro de Cs^{137} también estuvo contenido fundamentalmente en los 14 cm superiores del corer (Tabla 29) y presentó dos picos, a 6,5 cm y a 10,5 cm. Éste último pico podría corresponderse con los comienzos de la década de los 60 coincidiendo con las pruebas de armas nucleares desarrolladas durante esta época.

Profundidad		Pb^{210}						Cs^{137}	
		Total		Atmosférico		En equilibrio			
cm	g cm^{-2}	Bq kg^{-1}	±	Bq kg^{-1}	±	Bq kg^{-1}	±	Bq kg^{-1}	±
0,5	0,2	109,7	8,0	70,0	8,4	39,7	2,4	3,1	1,4
2,5	0,9	72,2	5,3	40,1	5,4	32,1	1,3	2,6	0,7
4,5	1,9	67,1	6,2	35,8	6,4	31,3	1,5	2,4	0,8
6,5	2,9	74,8	5,2	34,7	5,4	40,2	1,5	5,7	0,9
8,5	3,8	96,9	7,7	56,9	7,9	40,0	1,7	2,9	1,1
10,5	5,7	59,2	4,4	22,2	4,6	36,9	1,2	4,0	0,8
12,5	7,7	68,9	3,1	45,8	3,2	23,1	0,8	2,5	0,5
14,5	9,8	26,7	4,6	-4,3	4,7	30,9	1,2	2,0	0,7
16,5	12,8	24,9	5,9	-1,6	6,0	26,5	0,7	0,0	0,0
18,5	15,9	28,7	3,1	-2,2	3,3	30,9	1,1	0,0	0,0

Tabla 29. Concentración de radioisótopos medidos en la laguna Enmedio (Dr. Appleby, Universidad de Liverpool).

Cronología del corer

Los cálculos se realizaron usando los modelos de datación CRS y CIC de Pb^{210} (Appleby & Odfield, 1978; Appleby, 1997). Ambos datan en 10,5 cm la década de los 60, apoyando la suposición anterior de que el pico de Cs^{137} a esta profundidad se corresponde con un periodo en el que existió gran cantidad de lluvia radiactiva procedente de las pruebas de armas nucleares en el comienzo de los 60 (Tabla 30). Además, las concentraciones relativamente altas de Cs^{137} y Pb^{210} en la sección 12-13 cm apuntan que este sedimento es posterior al comienzo de la aparición en cantidades significativas del Cs^{137} de lluvia radiactiva en la mitad de los 50.

Los cálculos del modelo CRS sugieren que la parte inferior de los primeros 9 cm se corresponde con la mitad de los 80 (Tabla 30) y que las tasas de sedimentación han permanecido relativamente uniformes durante este periodo, con un valor medio de 0,19 g/cm año (0,42 cm/año). Los datos por debajo de los 9 cm son más especulativos ya que los cálculos sugieren que pudieron producirse aportes de Pb^{210} significativamente más altos durante la deposición de los sedimentos más densos y más tempranos entre 9 y 14 cm posiblemente causado por el transporte de suelos enriquecidos de Pb^{210} desde la cuenca (Tabla 30).

Profundidad		Cronología			Tasas de sedimentación		
		Datación	Años				
cm	g cm^{-1}	AD	y	±	g cm^{-2} y^{-1}	cm y^{-1}	± (%)
0,0	0,0	2006	0				
0,5	0,2	2005	1	2	0,16	0,48	14
1,5	0,6	2003	3	2	0,20	0,48	15
2,5	0,9	2001	5	2	0,24	0,49	15
3,5	1,4	1999	7	2	0,24	0,48	18
4,5	1,9	1997	9	2	0,23	0,47	20
5,5	2,4	1994	12	2	0,22	0,43	19
6,5	2,9	1992	14	2	0,21	0,38	18
7,5	3,4	1989	17	2	0,16	0,29	18
8,5	3,8	1986	20	2	0,11	0,20	17
9,5	4,8	1979	27	3	0,18	0,18	21
10,5	5,7	1972	34	4	0,25	0,16	25
11,5	6,7	1966	40	5	0,17	0,15	24
12,5	7,7	1961	45	7	0.08	0.14	23

Tabla 30. Cronología del Pb^{210} medido en la laguna Enmedio (Dr. Appleby, Universidad de Liverpool).

Contenido de peso seco y materia orgánica

Tanto el contenido de peso seco, como el contenido de materia orgánica variaron de forma uniforme a lo largo de todo el corer (Figuras 48 y 49). El contenido de peso seco presentó sus valores más altos en las zonas más profundas del corer mientras que el % de materia orgánica (LOI) fue descendiendo a medida que aumentó la profundidad. Los porcentajes de peso seco variaron entre los 37-40% registrados en los primeros centímetros hasta el 80% registrado en los centímetros más profundos (Figura 48).

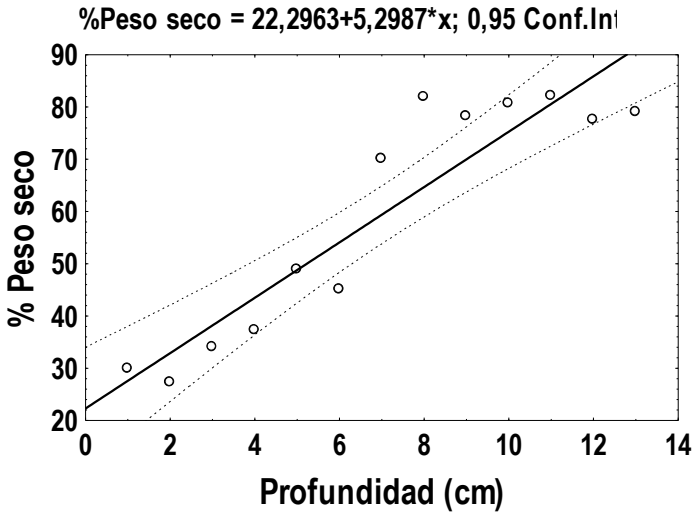


Figura 48. Modelo de regresión entre el porcentaje de peso seco del sedimento y la profundidad en la laguna Enmedio.

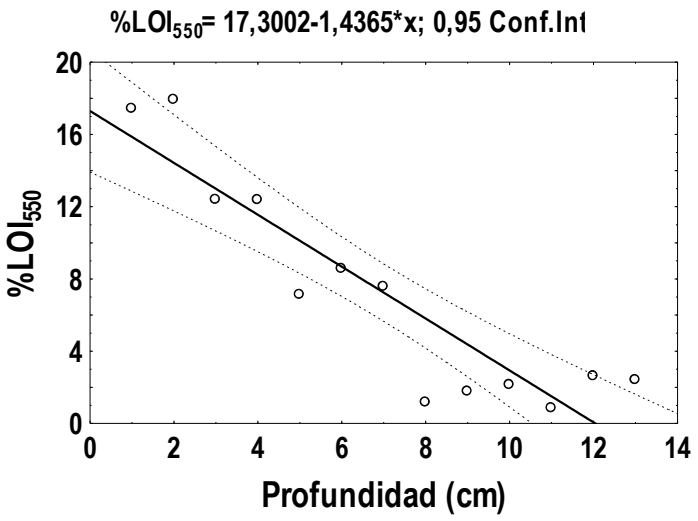


Figura 49. Modelo de regresión entre el porcentaje de materia orgánica y la profundidad en la laguna Enmedio.

Por otro lado, el contenido de materia orgánica presentó una variación mucho más fuerte, ya que se registraron valores entre 18% en los centímetros superficiales y el 3% de la parte más profunda del perfil (Figura 49).

Composición biológica del sedimento profundo de la laguna de Enmedio

En vista del contenido de macrófitos y cladóceros en el sedimento de Enmedio se observó la existencia de dos etapas. La primera de ellas abarcó los centímetros más profundos (datados desde 1961 hasta 1992). Este periodo se caracterizó generalmente por escasa riqueza y diversidad de cladóceros además de la ausencia de restos de macrófitos (Figura 50 y 51). Durante esta época se produjeron apariciones esporádicas de algunas especies de cladóceros como *Graptoleberis testudinaria*, *Alonella nana* y *Alona affinis*. Acompañando a estas especies, estuvo *Chydorus sphericus*, que fue la única especie presente en todo el perfil (Figura 50).

La siguiente etapa de la laguna abarcó los años comprendidos entre 1992 y 2005. Durante esta época se produjo un incremento en la riqueza y diversidad de cladóceros en relación con la primera etapa. Además, se registraron restos de macrófitos, ausentes durante el primer periodo (Figura 51). *Alona affinis*, *Graptoleberis testudinaria*, *Ephemeroporus* o *Alona rectangula* se establecieron de forma continuada en el perfil mientras que aparecieron nuevas especies como *Alona guttata tuberculata* o *Alonella excisa*. *Chydorus piger* y *Alonella exigua* aparecieron de forma puntual y escasa (Figura 50)

Respecto a los restos de macrófitos, *Nitella* sp., *Myriophyllum* sp. y *Juncus* sp. aparecieron de manera más o menos estable a lo largo de esta segunda etapa, mientras que *Isoetes* sp., *Scirpus* sp. o *Potamogeton* sp. aparecieron puntualmente en los primeros años de este último periodo (Figura 51).

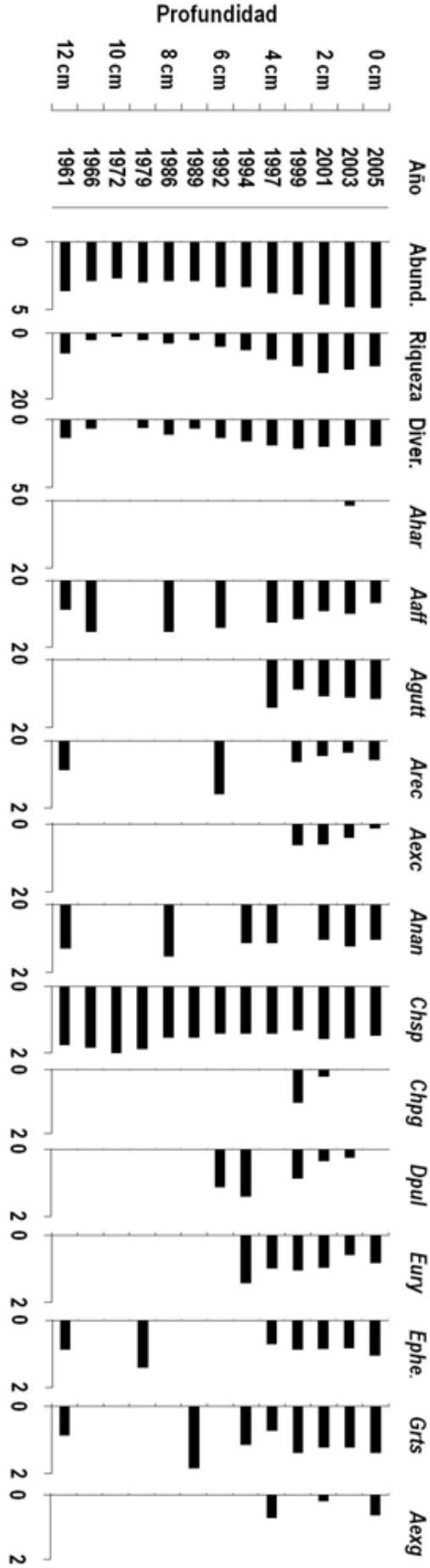


Figura 50. Secuencia temporal de las especies de cladóceros y algunas características estructurales estudiadas en la laguna Enmedio.

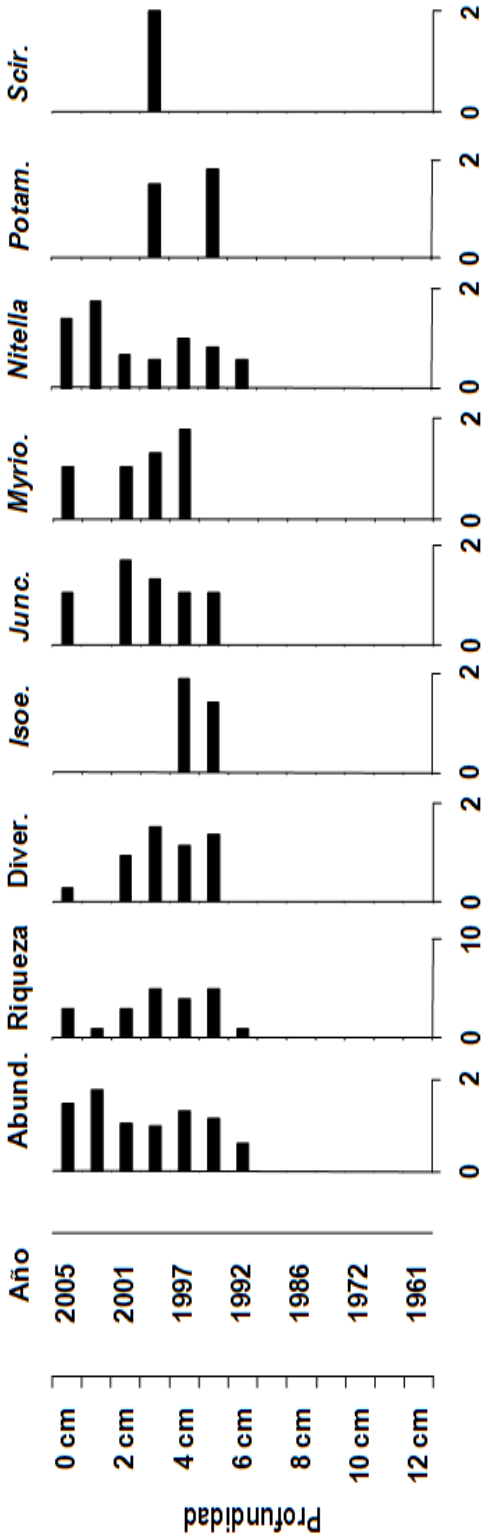


Figura 51. S Secuencia temporal de los taxones de macrófitos y algunas características estructurales estudiadas en la laguna Enmedio.

Relación entre las muestras

En función de las abundancias de restos de cladóceros (Figura 52), se diferenciaron tres grupos de años a lo largo de toda la secuencia temporal analizada. El primero de ellos, con mayor afinidad (superior al 80%), estuvo formado por las muestras más superficiales del sedimento (2001-2005). El segundo grupo, con una afinidad en torno al 50 %, incluyó las muestras correspondientes a un periodo intermedio comprendido entre 1994 y 1997. El último grupo estuvo formado por un elevado número de muestras que abarcaron un largo periodo comprendido entre 1966 y 1992. La única excepción se observó en la muestra más antigua (1961) que tuvo mayor afinidad con el periodo intermedio que con las muestras correspondientes a los primeros años de la laguna.

En el análisis de agrupación realizado en base a la abundancia de macrófitos, la muestra correspondiente a 1992 se diferenció claramente del resto (Figura 53). Las demás muestras formaron un único grupo en el que la menor afinidad se produjo entre el sedimento de 1994 y el resto. Las muestras de los primeros años de la laguna, 1961-1989 no se incluyeron en el análisis debido a que no se registraron restos de macrófitos.

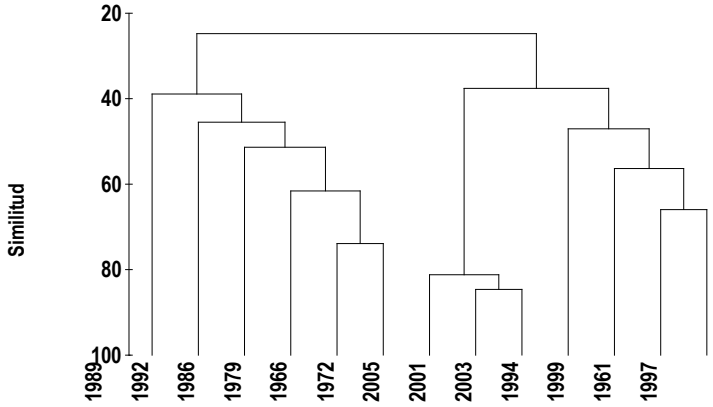


Figura 52. Afinidad de las muestras de sedimento de la laguna Enmedio en función de las abundancias de taxones de cladóceros

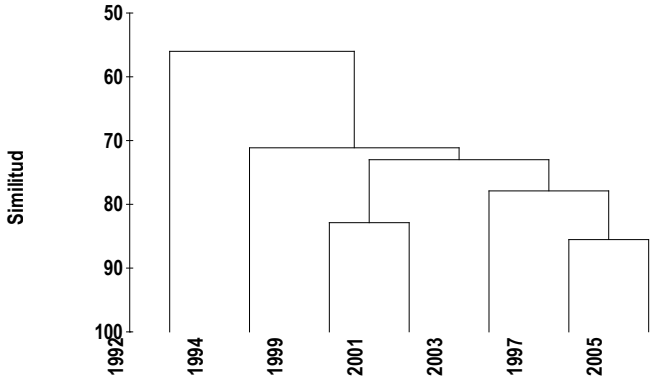


Figura 53. Afinidad de las muestras de sedimento de la laguna Enmedio en función de las abundancias de taxones de macrófitos.

LAGUNA SENTIZ.

La longitud total del corer obtenido en la laguna Sentiz fue de 80 cm, aunque sólo se dataron los 20 primeros centímetros. En la figura 54 se detalla la composición litológica a lo largo de todo el corer.

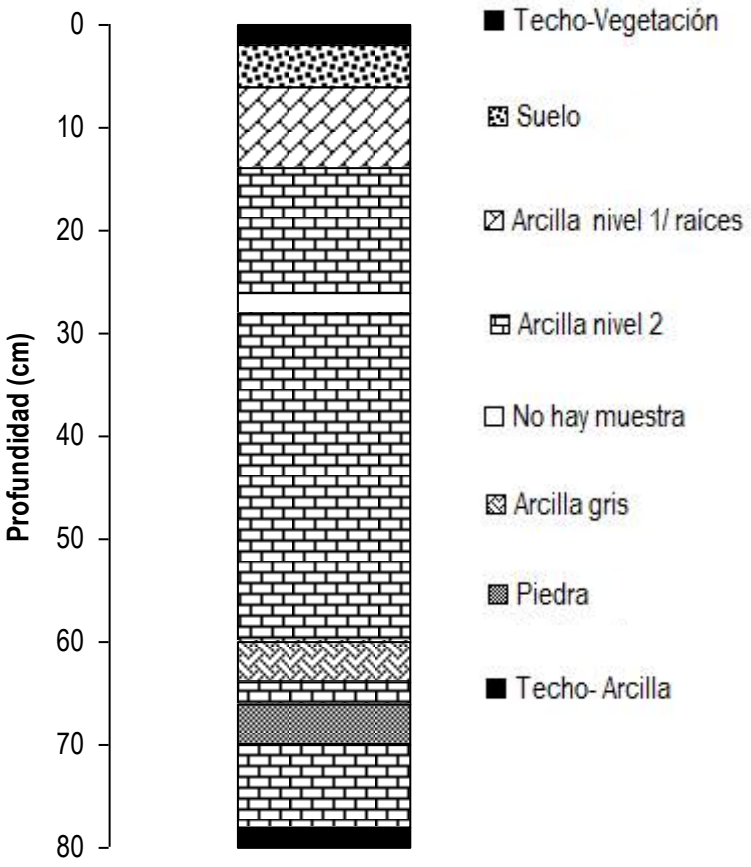


Figura 54. Composición litológica del corer de sedimento extraído de la laguna Sentiz.

Datación

La actividad del Pb^{210} total alcanzó el equilibrio con el Ra^{216} atmosférico a una profundidad aproximada de 11cm (Tabla 31). Las concentraciones de Pb^{210} atmosférico descendieron regularmente con la profundidad indicando una sedimentación relativamente uniforme en décadas recientes y el inventario de Pb^{210} del corer corresponde a un aporte medio de 101 Bq/m año (Tabla 31).

La actividad de Cs^{137} frente al perfil de profundidad presentó un pico muy bien definido, en torno a 8 cm, coincidiendo con 1963, que se corresponde a las pruebas de armas nucleares que se llevaron a cabo durante ese año (Tabla 31).

Profundidad		Pb^{210}						Cs^{137}	
		Total		Atmosférico		En equilibrio			
cm	g cm^{-2}	Bq kg^{-1}	±	Bq kg^{-1}	±	Bq kg^{-1}	±	Bq kg^{-1}	±
3,0	1,0	135,0	12,7	105,0	13,1	30,0	3,2	8,2	1,9
5,0	2,1	89,6	8,3	52,0	8,6	37,6	2,3	26,0	1,7
7,0	3,6	70,7	5,2	33,3	5,3	37,4	1,2	47,0	1,2
9,0	5,5	49,0	4,0	11,3	4,1	37,7	1,1	52,1	1,1
11,0	7,5	43,4	5,1	2,6	5,2	40,8	1,4	27,0	1,1
13,0	9,7	26,5	3,6	-6,1	3,7	32,6	1,0	1,2	0,6
15,0	12,3	32,3	4,2	2,7	4,3	29,6	1,2	0,7	0,6
17,0	15,1	27,7	5,6	1,3	5,7	26,4	1,1	0,0	0,0
19,0	18,2	28,7	3,6	-4,3	3,8	33,1	1,2	0,4	0,6
21,0	21,6	27,1	4,9	-0,8	5,1	27,9	1,3	0,0	0,0

Tabla 31. Concentración de radioisótopos procedentes de la lluvia ácida en la laguna Sentiz.

Cronología

Los modelos de datación de Pb^{210}, CRS y CIC (Appleby & Oldfield, 1978; Appleby, 1997) situaron el año 1963 en torno a los 6 cm (Tabla 32), una profundidad superior a la determinada por el registro de Cs^{137}. La existencia de un periodo de rápida sedimentación durante los años 50 pudo ser la causa más probable de esta discrepancia en la dilución de Pb^{210} en el sedimento por debajo de 8 cm. Los sedimentos altamente compactados por debajo de 26 cm (con una densidad de volumen seco uniforme de aproximadamente 2 gr/cm^3) sugirieron que esta laguna es artificial o modificada por el hombre.

Los cálculos del modelo CRS consideraron la mitad de la década de los 50 como el comienzo del registro de Cs^{137} y asignaron la profundidad de 12 cm al año 1963, debido al pico de Cs^{137} que se registró en esa profundidad (Tabla 32). Estos cálculos indican que existió un periodo de rápida acumulación de sedimento (década de los 50) seguido de la modificación de la laguna y persistiendo la acumulación de sedimento en el comienzo de los años 60. A partir de entonces las tasas de sedimentación bajaron a un valor más moderado, en torno a 0,10 gr/cm·año (0,16 cm/año) con una mayor reducción a partir del comienzo de los 90 (Tabla 32).

Profundidad		Cronología			Tasas de sedimentación		
		Datación	Año				
cm	g cm^{-1}	AD	a	±	g cm^{-2} a^{-1}	cm a^{-1}	± (%)
0,0	0,0	2006	0	0,0			
2,0	0,3	2001	5	1,0	0,07	0,21	13,7
4,0	0,7	1997	9	2,0	0,08	0,24	14,4
6,0	1,0	1993	13	2,0	0,10	0,20	15,2
8,0	1,6	1987	19	3,0	0,10	0,17	17,4
10,0	2,1	1981	25	3,0	0,11	0,16	19,6
12,0	2,9	1974	32	4,0	0,11	0,16	20,5
14,0	3,6	1968	38	5,0	0,12	0,16	21,5
16,0	4,5	1962	44	5,0	0,18	0,18	23,6
18,0	5,5	1957	49	6,0	0,24	0,19	25,7

Tabla 32. Cronología del Pb^{210} medido en la laguna Sentiz y fases de sedimentación calculadas a partir del mismo.

Contenido de peso seco y materia orgánica

Desde la parte alta del corer hasta los centímetros más profundos, se produjo un descenso continuado del porcentaje de peso seco y un aumento del contenido de materia orgánica (Figuras 55 y 56). El contenido de peso seco varió entre el 84% y el 37% medidos en la muestra más profunda (20 cm), y los 4 cm de profundidad respectivamente (Figura 55).

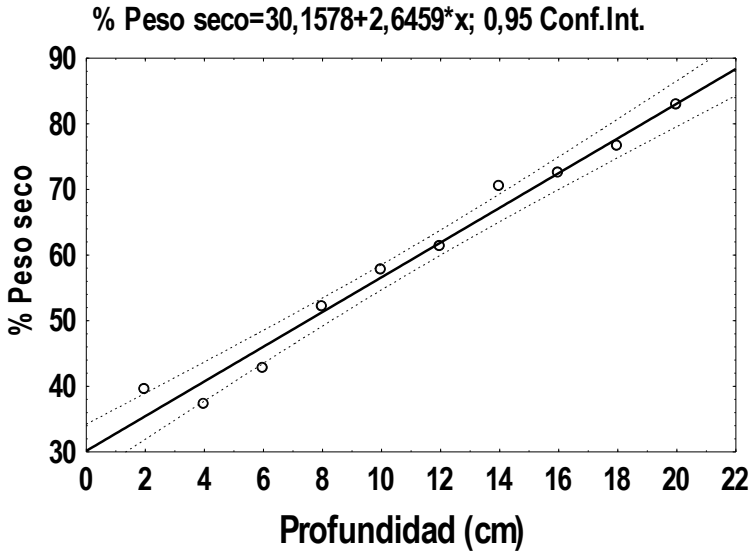


Figura 55. Modelo de regresión entre el porcentaje de peso seco del sedimento y la profundidad en la laguna Sentiz.

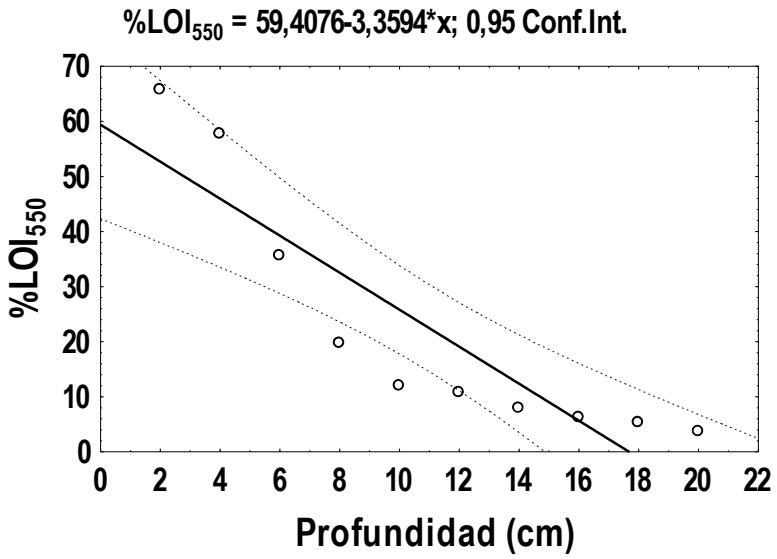


Figura 56. Modelo de regresión entre el porcentaje de materia orgánica contenida en el sedimento y la profundidad en la laguna Sentiz.

Los valores de LOI a lo largo del corer oscilaron entre un valor superior al 65% medido en los centímetros más superficiales y los 3,41% registrados en los 22 cm de profundidad (Figura 56). El descenso más marcado se produjo a la altura de de los 4 a los 6 cm (correspondientes a la década de los 90), donde el contenido de materia orgánica pasó de tener un valor superior al 35% a un valor por debajo del 20%.

Composición biológica del sedimento profundo de la laguna Sentiz

Respecto al contenido de cladóceros y macrófitos en el sedimento de Sentiz se apreciaron dos descensos marcados en la diversidad de ambos grupos biológicos en 1974 y 1993 (Figuras 57 y 58). A pesar de estos descensos de diversidad, tanto la riqueza como la abundancia de cladóceros se mantuvieron prácticamente estables (Figura 57). Por el contrario, los restos de macrófitos presentaron un descenso de diversidad y abundancia de forma gradual desde 1997 hasta su desaparición en 2001 (Figura 58).

Respecto a la composición de especies de cladóceros, los centímetros más profundos se caracterizaron por una baja riqueza y la presencia de *Chydorus sphaericus* (presente en todo el perfil de sedimento), *Ceriodaphnia* sp. y *Daphnia* grupo *longispina*. En los siguientes centímetros se produjo la sustitución de *Daphnia* grupo *longispina* por el grupo *Daphnia pulex* y la desaparición de *Ceriodaphnia* sp. Los centímetros más superficiales se caracterizaron por el establecimiento de especies como *Alona rectangula* y *Alona guttata,* presentes de forma ocasional en los centímetros anteriores, y la aparición por primera vez y de forma continuada de *Alonella nana* y *Eurycercus lamellatus* (Figura 57).

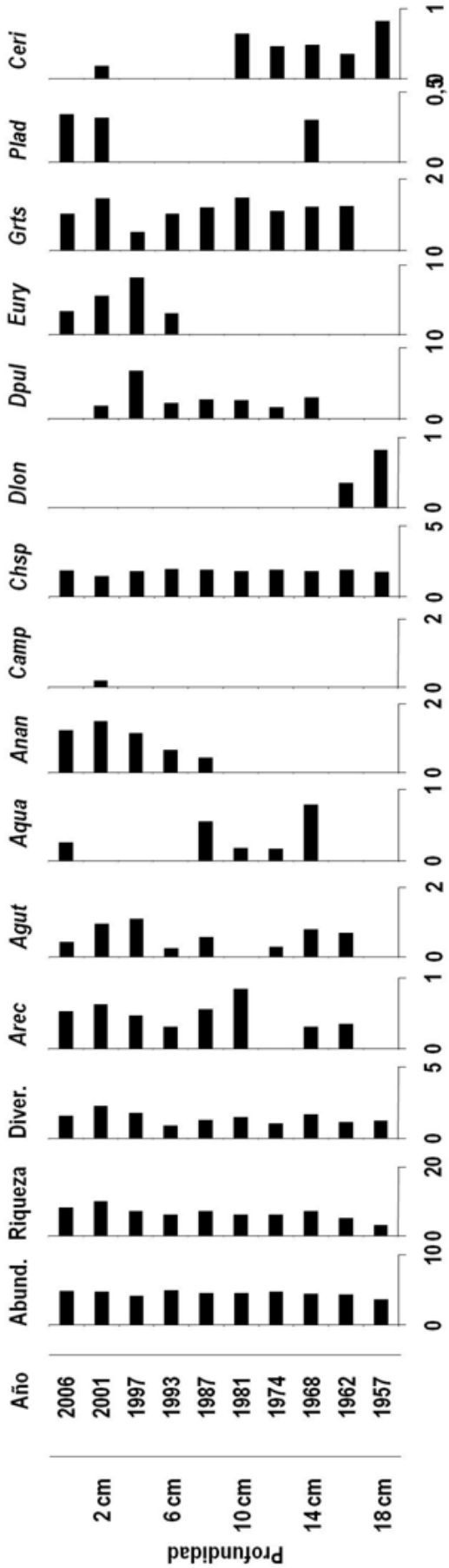


Figura 57. Secuencia temporal de las especies de cladóceros y algunas características estructurales estudiadas en la laguna Sentiz.

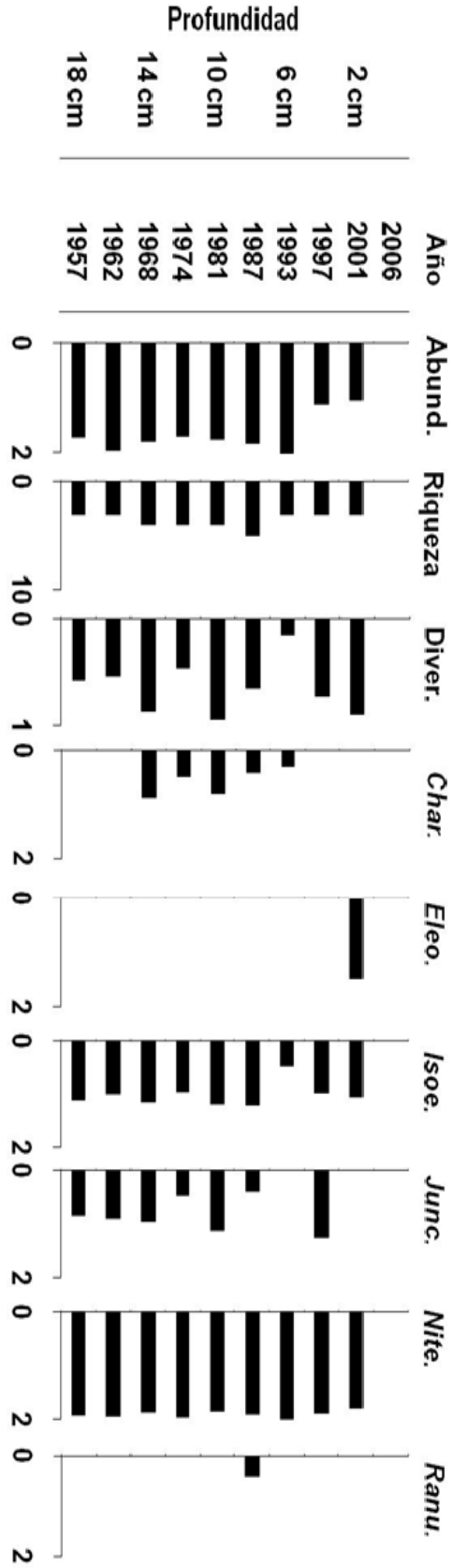


Figura 58. Secuencia temporal de los taxones de macrófitos y algunas características estructurales estudiadas en la laguna Sentiz.

Respecto al contenido de macrófitos, I*soetes*, *Juncus* y *Nitella* aparecieron de modo más o menos estable mientras que la aparición de *Chara* se limitó a los años comprendidos entre 1968 y 1993 (Figura 58).

Relación entre las muestras

En términos generales los análisis de agrupación realizados a partir de las abundancias de cladóceros (Figura 59) y de macrófitos (Figura 60) mostraron que la afinidad entre las muestras se produjo básicamente en función de la antigüedad de las mismas. Además las diferencias entre las muestras no fueron muy marcadas. De esta forma, al considerar la abundancia de cladóceros se formó un grupo (afinidad superior al 60%) con un elevado número de muestras que englobó prácticamente todo el perfil de sedimento, desde 1962 hasta 2006. Dentro de este grupo se observó mayor afinidad entre las muestras de las décadas de los 60, 70 y 80, y por otro lado las muestras del sedimento más reciente. En este análisis, tanto el sedimento de 1997 como el de 1957 se diferenciaron claramente del resto.

Al considerar las abundancias de macrófitos (Figura 60) los resultados obtenidos en el análisis de agrupación fueron diferentes a los señalados

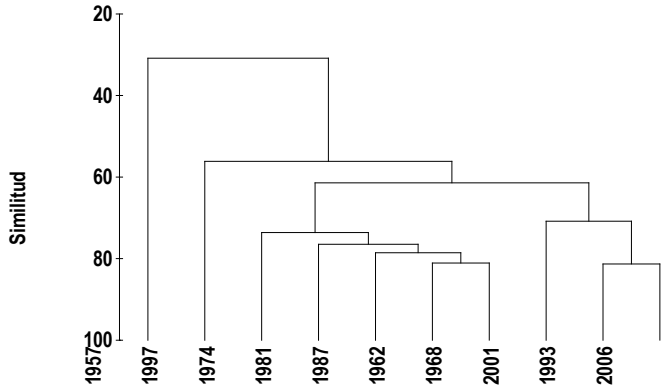


Figura 59. Afinidad de las muestras de sedimento de la laguna Sentiz en función de las abundancias de cladóceros

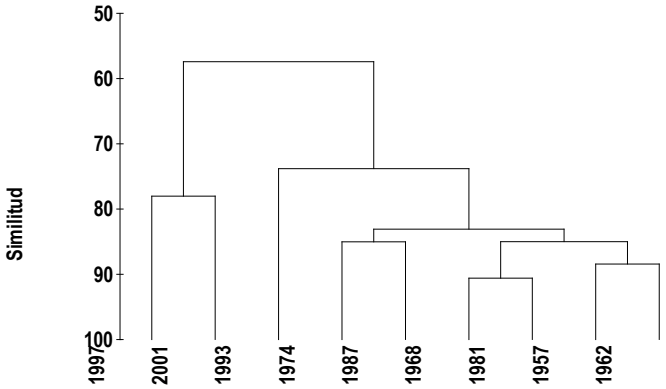


Figura 60. Afinidad de las muestras de sedimento de la laguna Sentiz en función de las abundancias de macrófitos

En este caso, la afinidad entre las muestras fue mayor. Se observó un primer grupo (afinidad superior al 70%) formado por prácticamente todo el perfil de sedimento, ya que abarcó el sedimento datado entre 1957 y 1993 y un segundo grupo formado por las muestras correspondientes a los centímetros más superficiales datados entre mediados de los 90 y 2001.

FLUCTUACIÓN DE LAS VARIABLES AMBIENTALES DE LAS LAGUNAS EN FUNCIÓN DE LAS VARIACIONES EN LAS COMUNIDADES DE CLADÓCEROS Y MACRÓFITOS

Todos los cladóceros y macrófitos no se conservan de la misma manera en el sedimento. Mientras que existen grupos como los quidóridos que dejan caparazones, escudos y espinas en perfecto estado, existen grupos como las daphnias que sólo dejan restos de efipios y espinas, por lo que únicamente pueden ser identificadas a nivel de grupo. Lo mismo sucede con los restos de macrófitos. Aunque las oosporas de carófitos son muy abundantes y fácilmente identificables, algunos géneros como *Lemna* no dejan restos. En vista a estas diferencias en el grado de conservación, no es posible llevar a cabo un estudio del pasado de una laguna basado en su sedimento profundo sin antes determinar qué comunidad de cladóceros o macrófitos pueden estar presentes en el sedimento, es decir, sin saber qué grupo deja restos para su posterior identificación. Si relacionáramos unas condiciones ambientales concretas con un determinado grupo presente en el agua, por ejemplo *Daphnia*, conduciría a un error a la hora de establecer las condiciones pasadas de la laguna ya que *Daphnia*, como se señaló anteriormente, apenas deja restos. Debido a esto, se han desarrollado diversas técnicas, como las funciones de transferencia, que relacionan las condiciones ambientales actuales de una laguna con el tipo de comunidad presente en el sedimento superficial.

En las figuras 61 y 62 se representan las variaciones de las variables físico- químicas que tuvieron mayor influencia en la distribución de cladóceros y macrófitos a partir de las funciones de transferencia realizadas en los capítulos previos de sedimento superficial. Para elaborar estas gráficas se tuvieron en cuenta la abundancia de cada taxón en cada una de las muestras y su óptimo para cada una de las variables ambientales estudiadas.

Enmedio

En esta laguna, tanto los valores de fósforo total, de clorofila *a,* así como el grado de turbidez experimentaron variaciones muy similares, ya que en todas ellas se observó un fuerte incremento en 1992. En los años anteriores a éste (1961-1989) las tres variables presentaron valores más bajos que en los años posteriores a 1992. En los centímetros más superficiales, se observó un aumento marcado de fósforo total, clorofila a y turbidez (Figura 61).

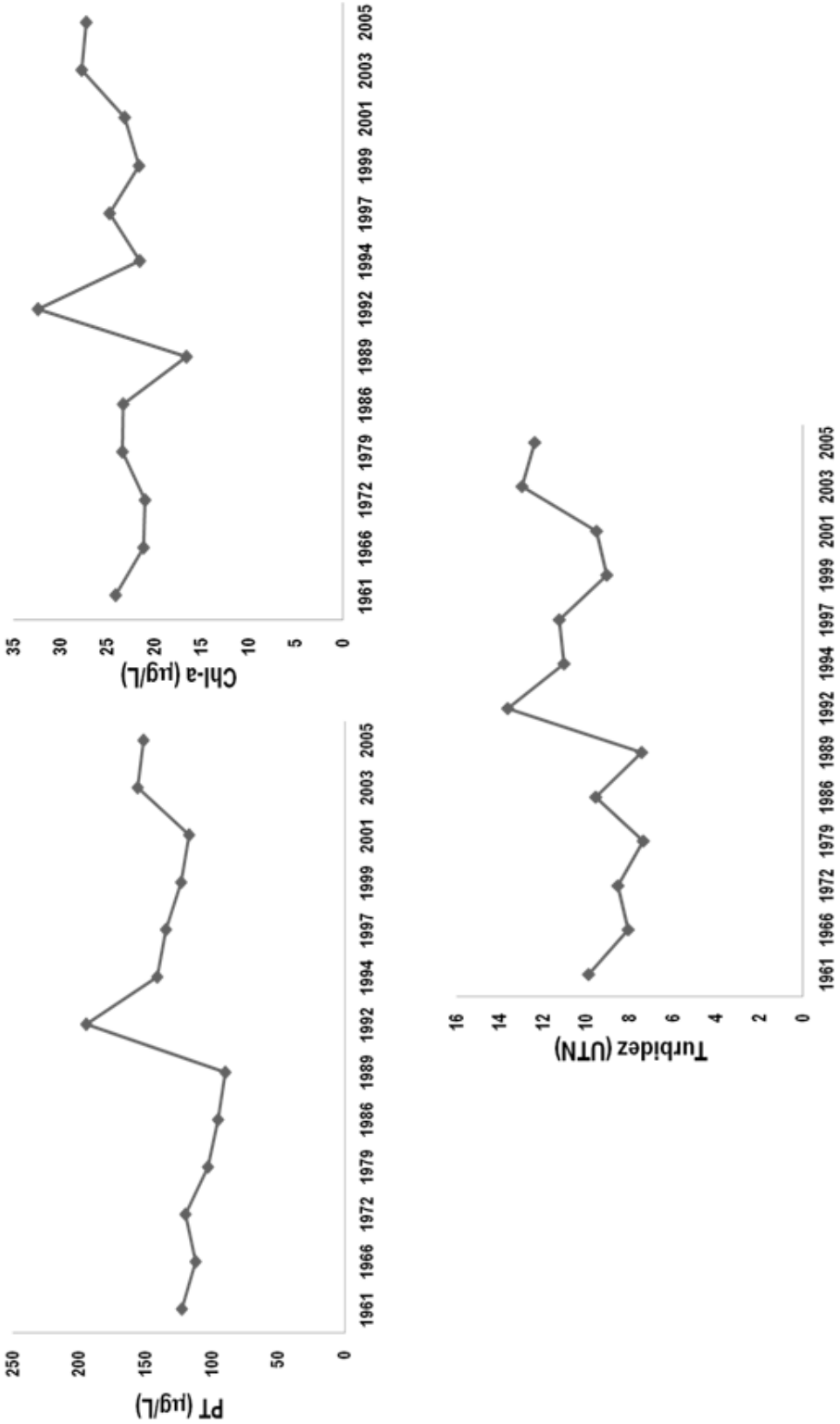


Figura 61. Variación de los niveles de variables ambientales en la laguna Enmedio en función de las abundancias de cladóceros y Macrófitos.

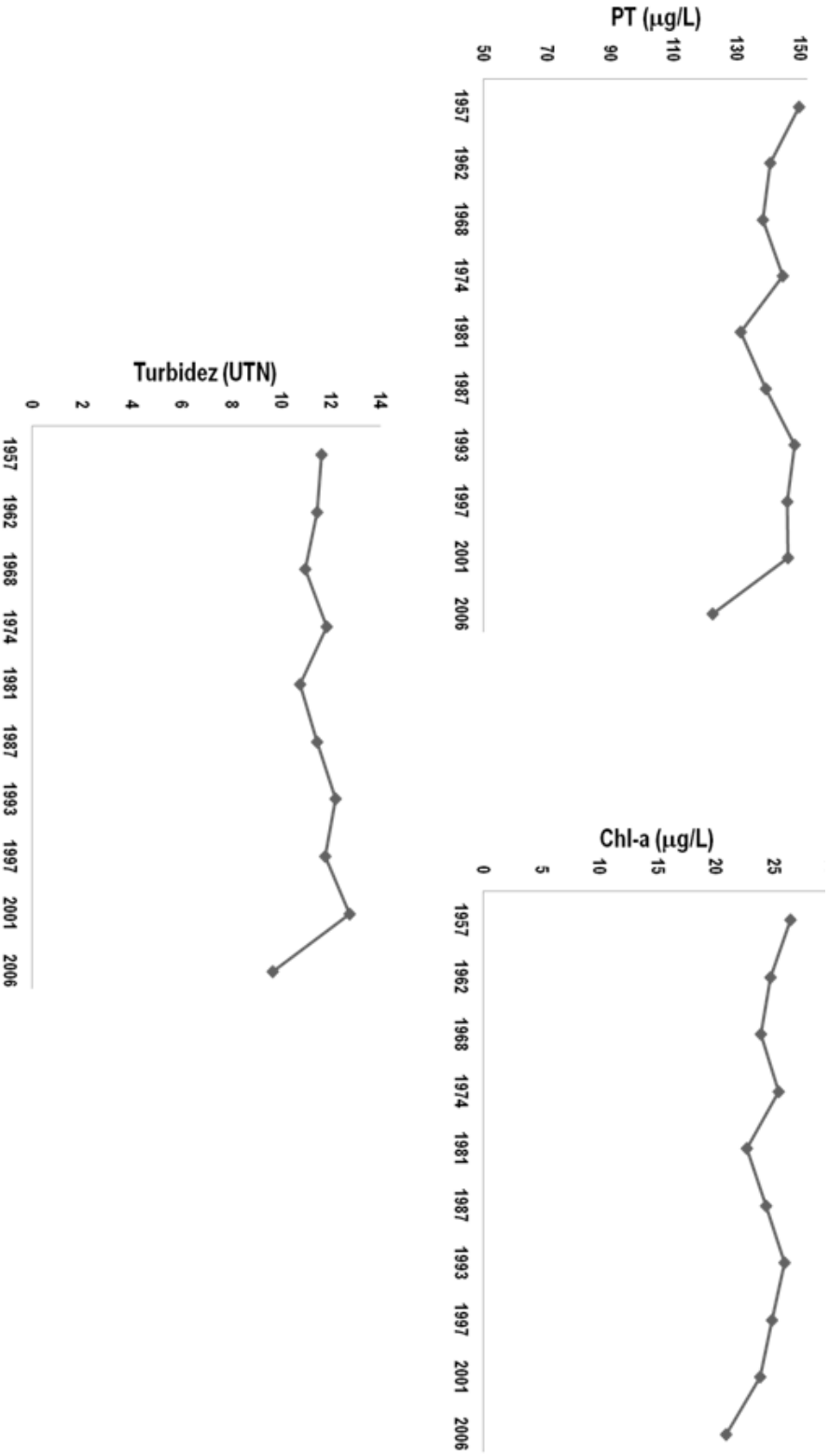


Figura 62. Variación de los niveles de variables ambientales en la laguna Sentiz en función de las abundancias de cladóceros y Macrófitos.

Sentiz

Los valores deducidos de las funciones de transferencia muestran un mantenimiento de los valores de fósforo total, clorofila *a* y turbidez en prácticamente todo el perfil (Figura 61). A pesar de esta estabilidad, se apreciaron ligeras variaciones tanto en las concentraciones de fósforo total, clorofila *a* como en la turbidez. Las tres variables presentaron en general un continuo ciclo de descensos y aumentos de sus valores. Los descensos de clorofila a, fósforo total y turbidez se produjeron prácticamente en los mismos años (Figura 61). El primer descenso se observó desde 1957 hasta 1968. Posteriormente, en 1974, se observó el primer ascenso en las concentraciones de dichas variables, si bien, en 1981 volvieron a descender. A partir de este año, se observó el segundo aumento en los valores de fósforo total, clorofila *a* y turbidez y que se continuó hasta 1993 en el caso de la clorofila *a* y fósforo total y hasta 2001 en el caso de la turbidez. En los últimos años registrados en el perfil la tendencia de estas variables ambientales es hacia un nuevo descenso (Figura 61).

DISCUSIÓN

Características generales de las lagunas Enmedio y Sentiz

Al igual que afirmó Goulden (1969) en sus estudios paleolimnológicos, tanto en Enmedio como en Sentiz, la diversidad, riqueza y abundancia de cladóceros y de macrófitos aumentaron desde los centímetros más profundos a los más superficiales del perfil de sedimento. Ambas lagunas estuvieron dominadas a lo largo de todo su perfil por *Chydorus sphaericus*, y aunque su presencia en la mayor parte de estudios paleolimnológicos estuvo asociada a un elevado grado de eutrofización (Szeroczynska, 1991; Manca *et al*., 2007), a un aumento de la actividad humana (Sarmaja-Korjonen & Hyvärinen, 2002) o a un importante desarrollo de algas (Manca & Comoli, 1995), su presencia en las lagunas estudiadas probablemente estuvo más relacionada con su capacidad de invadir todo tipo de hábitat (Alonso, 1996) y con su tolerancia a situaciones de estrés (Whiteside, 1970; Amoros & Jacquet, 1987; Mezquita & Miracle, 1997).

Tanto Enmedio como Sentiz se caracterizaron por presentar principalmente especies de cladóceros quidóridos, asociados a ambientes litorales, y escasa presencia de formas planctónicas como *Daphnia* sp., lo que está justificada por la escasa profundidad de ambas.

Aparte de su carácter somero, ambas lagunas comparten un ligero contenido de nutrientes, escasa conductividad, un predominio de aguas claras y cierto desarrollo de la zona litoral y de vegetación macrófita. Aunque en las dos lagunas se observaron taxones asociados a aguas eutróficas como *Alona rectangula* (Szeroczynska, 1991, Szeroczynska & Gasiorowski, 2002; Brodersen *et al*., 1997; Stansfield, *et al*., 1989; Korhola, 1992), *Chyodorus sphaericus* o *Alona guttata* (Szeroczynska, 1991), la presencia de otros taxones típicos de ambientes oligotróficos- mesotróficos conduce a pensar que el contenido en nutrientes en ambas lagunas a lo largo de su historia no ha sido elevado. La laguna de Enmedio presentó un mayor número de especies asociadas a ambientes oligo-mesotróficos que Sentiz, como *Chydorus piger* (Brodersen *et al*., 1997; Amsinck *et al*., 2006; Bos & Cumming, 2003), *Alona affinis* (Amsinck *et al*., 2006) o *Acroperus harpae* (Brodersen *et al*., 1997, Bos & Cumming, 2003; Sarmaja-Korjonen *et al*, 2003). Aunque en Sentiz también se observaron especies de ambientes con escasa concentración de nutrientes, ésta presentó un mayor número de especies asociadas a ambientes eutróficos como *Pleuroxus aduncus* (Szeroczynska, 1991) o *Alona quadrangularis* (Amsinck *et al*., 2006)

En ambas lagunas se observaron taxones litorales asociados a un desarrollo de la vegetación como *Graptoleberis testudinaria* (Whiteside, 1970; Whiteside & Swindoll, 1988; Alonso, 1996; Korhola & Rautio, 2002; Amsinck *et al*., 2003, 2006), o *Alonella nana* (Whiteside, 1970; Whiteside & Swindoll, 1988; Manca & Comoli, 1996; Korhola & Rautio, 2002; Amsinck *et al*, 2003, 2006), indicando por tanto, que, en general, se trata de lagunas con escasa turbidez en sus aguas.

A pesar de tener una comunidad de restos de cladóceros y macrófitos bastante similar, la situación geográfica y las características ambientales observadas en las dos lagunas marcaron la diferencia en la composición de cladóceros y macrófitos del sedimento. La mayor altitud de Enmedio, implicó que en el sedimento de esta laguna existiera una mayor presencia de restos de cladóceros asociados a elevadas altitudes, más tolerantes a bajas temperaturas y menor productividad que en el sedimento de Sentiz. *Alona affinis*, que junto con *Chydorus sphaericus* dominaron el perfil de Enmedio, fue asociada por varios autores a elevadas altitudes (Hofmann, 1987; Sarmaja-Korjonen *et al*., 2003; Stefanova *et al*., 2003) e incluso Miracle (1982) y Mezquita & Miracle (1997) indicaron que ambas especies fueron las más abundantes en las lagunas de montaña de España. Además, especies asociadas a climas más fríos como *Acroperus harpae*, *Alonella excisa* y *Alona affinis* (Harmsworth, 1968) estuvieron ausentes a lo largo del sedimento de Sentiz y fueron abundantes en Enmedio. En cambio, en Sentiz existió una mayor presencia de *Graptoleberis testudinaria*, típica de ambientes cálidos (Balaga *et al*., 2002), o de *Camptocercus rectirostris*, clasificada como especie termófila (Sarmaja-Korjonen *et al*., 2003). También el mayor predominio de *Eurycercus lamellatus* en Enmedio y la presencia de *Chydorus piger* y *Pleuroxus aduncus* en Sentiz fueron consecuencia de las diferencias altitudinales entre ambas lagunas, ya que, tanto *Chydorus piger* como *Pleuroxus aduncus* están asociadas a climas cálidos (Szeroczynska; 1991; Hofmann, 1996; Lotter *et al*., 2000) y *Eurycercus lamellatus* es considerada como tolerante a climas fríos (Harmsworth, 1968; Korhola *et al*., 2005).

Otro factor a tener en cuenta en la presencia o ausencia de los cladóceros es el pH (Hofmann, 1987; Korhola, 1992; Birks *et al*., 2001; Korhola *et al*., 2005). El carácter más ácido de Enmedio respecto a Sentiz, trajo consigo la presencia de restos de cladóceros asociados a ambientes más ácidos como *Alonella excisa* y *Chyodorus piger* (Sandoy & Nilssen, 1986; Manca & Comoli, 1995; Duigan & Birks, 2000; Sarmaja-Korjonen *et al*., 2003; Chen *et al*., 2010) que estuvieron ausentes en Sentiz. Krause-Dellin & Steinberg (1986) clasificaron a los cladóceros en función de sus preferencias en cuanto al pH del agua y en vista de su clasificación, taxones ausentes en el sedimento de Enmedio y presentes en Sentiz como *Camptocercus rectirostris*, *Alona quadrangularis* y algunas especies del género *Pleuroxus*, se asociaron a ambientes con pH superior a 7.

Respecto al estudio de restos de macrófitos, la abundancia y riqueza de los mismos no fueron elevadas en ninguna de las dos lagunas. Esto pudo ser debido, fundamentalmente, a que el punto de la laguna donde se tomó el corer en ambos casos estuvo sometido a fuertes fluctuaciones del nivel del agua. Tanto Rørslett (1985, 1989) como Hill *et al*., (1998) encontraron bajas diversidades de macrófitos en aquellas lagunas sometidas a importantes fluctuaciones del agua en Noruega y Canadá, respectivamente. Esto fue debido a que cambios continuos en la profundidad pudieron producir exclusión competitiva de especies sensibles a la desecación, estimulando, por otro lado, la germinación de otras especies (Bonis & Grillas, 2002; Solheim *et al*., 2006).

La gran dominancia de *Nitella* sp. sobre el resto de plantas acuáticas en los dos perfiles, pudo ser debido a que las lagunas con variaciones en sus niveles de agua dan una oportunidad al establecimiento de especies que producen gran cantidad de propágulos, tales como las oosporas (Wade,1990).

Ambas lagunas pueden ser consideradas a lo largo de su historia como oligo- mesotróficas, así lo atestigua el tipo de vegetación macrófita que se encontró en su sedimento. En ambas se anotó la presencia tanto de *Isoetes* sp., asociado a baja cantidad de clorofila *a*, escasa alcalinidad y conductividad (Heegaard *et al*., 2001) y típica de ambientes distróficos-oligotróficos (Seddon, 1977; Palmer *et al*., 1992; Heegaard *et al*., 2001) como de *Juncus* sp. asociado también a ambientes oligo-mesotrófico (Birks, 2000).

Pero no sólo se encontraron claras diferencias entre los cores de las lagunas sino que dentro de un mismo corer fue posible detectar alteraciones producidas a lo largo de la historia de los dos sistemas palustres. Tanto la laguna Sentiz como Enmedio mostraron cambios durante las últimas décadas provocados, fundamentalmente, por los cambios producidos en el nivel del agua asociados a los periodos de sequía de los últimos años.

Laguna Enmedio

Se trata de una laguna de reciente formación (principios de la década de los 60) como indicaron los resultados de la datación y el contenido de peso seco y materia orgánica. Por debajo de los 14 cm el fuerte grado de compactación del sedimento se tradujo en un elevado peso seco y por consiguiente un nulo contenido de agua. Esto condujo a pensar que estas muestras se corresponden con el suelo previo a la formación de la laguna. La ausencia de restos de macrófitos por debajo de los 14 cm también podría estar apoyando este hecho, ya que a pesar de que se encontraron restos de cladóceros a lo largo de todo el perfil esto puede ser debido a que muchos de ellos son capaces de desarrollarse en aguas muy temporales (Alonso, 1996). Por otro lado, la ausencia de agua en los centímetros más profundos también podría estar indicando un origen artificial de la laguna o bien que su formación se produjo por aportes de lluvia y no por acuíferos subterráneos.

De acuerdo con el estudio de los restos biológicos, fue posible distinguir cuatro etapas. La primera de ellas fue una etapa muy breve caracterizada por un contenido relativamente bajo de materia orgánica (LOI), ausencia de restos de macrófitos y una comunidad de cladóceros constituida por especies típicas de las comunidades pioneras de lagos y lagunas del norte de Europa como *Alona affinis* y *Alonella nana* (Hofmann, 1987, 2001; Korhola, 1992; Szeroczynska, 1991; Sarmaja-Korjonen *et al*., 2003). En esta primera etapa también estuvo presente *Chydorus sphaericus*, considerado por diversos autores como el colonizador más temprano de nuevos ambientes en formación (Goulden, 1964; Harmsworth, 1968; Whiteside, 1970; Alonso, 1996).

Según Goulden (1964), los ecosistemas acuáticos presentan una primera etapa de colonización con un rápido aumento de riqueza de especies y abundancia, una segunda etapa con un aumento muy rápido de riqueza y diversidad, debido al descenso de dominancia de las especies comunes y una mayor frecuencia de las especies raras, además de la llegada de nuevas especies al ambiente ya establecido. En la última etapa, llamada de saturación, la laguna presenta el máximo número de especies que puede mantener. Sin embargo, en la laguna Enmedio, no se alcanzó la segunda etapa definida por Goulden (1964), ya que después de la primera etapa de colonización no se observaron restos de macrófitos, disminuyó el contenido en materia orgánica y se produjo un descenso en la riqueza, abundancia y diversidad de cladóceros. El descenso en la abundancia de cladóceros fue indicativo de algún tipo de perturbación (Manca & Comoli, 1995) que creó un ambiente desfavorable para el desarrollo y mantenimiento de una comunidad de cladóceros (Szeroczynska, 1991); además, sólo estuvo presente *Chydorus sphaericus*, especie dominante cuando las condiciones ambientales se alteran (Kultti *et al*., 2003).

Según Mezquita & Miracle (1997), los principales cambios en la comunidad de cladóceros dentro de un perfil de una laguna están relacionados con un cambio en el estado trófico o en la temperatura media y/o el nivel del agua que determina el mayor o menor desarrollo de la zona litoral. En la laguna Enmedio, la perturbación a la que se ha aludido anteriormente podría haber estado relacionada con alteraciones en el régimen hidrológico, ya que también se observó un descenso en el contenido de materia orgánica posiblemente debido a un brusco descenso en el nivel del agua (Simola *et al.,* 1987) o a un periodo de gran amplitud de las fluctuaciones estacionales del agua (Garcin *et al*., 2007). Además estos cambios en el hidroperiodo también pueden ocasionar una ausencia de restos de macrófitos durante largo periodo de tiempo (Hansel-Welch *et al.,* 2003).

Por otro lado, la hipótesis de un descenso en el nivel del agua se apoyó en los resultados de Garrido del Pozo *et al*., (2006) quien detectó durante el periodo 1961-1992 hasta siete periodos secos en la Cuenca del Duero y dos de ellos con más de 34 meses de duración.

La siguiente etapa abarcó desde 1992 hasta 2005 y en ella se observó un primer periodo de recuperación, ya que se produjo un aumento del nivel del agua como indicó la aparición de especies pioneras de cladóceros desaparecidas durante el periodo anterior, acompañadas de *Daphnia*, taxón pionero en otras lagunas estudiadas (Velle *et al*., 2005) e indicador de aumento del nivel del agua. Durante esta etapa se produjo la aparición de restos de *Nitella*, género considerado pionero (Hansel-Welch *et al*., 2003), ya que tiene una fácil dispersión mediante sus oosporas (Wade, 1990) y es tolerante tanto al frío como a las sequías (Proctor, 1975). Además, la aparición de vegetación alteró las condiciones abióticas con el aumento de la estabilidad y claridad de las aguas (Van der Berg e*t al*., 1998) y una consolidación del sedimento. Así lo demostró, durante esta etapa, la existencia de varias especies de cladóceros asociados a una vegetación desarrollada, escaso nivel de nutrientes y a aguas claras tales como *Alonella exigua*, *Acroperus harpae* o *Graptoleberis testudinaria*. Además, las funciones de

transferencia reflejaron un aumento en los niveles de nutrientes que pudieron permitir un desarrollo de la vegetación, ya que este aumento no fue superior a 350 mg/L, valor por encima del cual la cantidad de macrófitos empieza a descender a favor del fitoplancton (Del Pozo *et al*., 2010)

Durante los últimos años de esta etapa (2003-2005), Enmedio pudo estar condicionada por un cambio en las condiciones meteorológicas, lo que produjo un nuevo descenso en el nivel del agua, reflejado en la desaparición de *Daphnia* grupo *pulex* en los centímetros más superficiales y el mayor desarrollo o la aparición de taxones asociados a ambientes más típicos de lagunas temporales como *Alona rectangula* (Alonso & Comelles, 1984; Mezquita & Miracle, 1997), *Ephemeroporus* sp., (Alonso, 1996) o a lagunas poco profundas como *Alonella excisa* (Sarmaja- Korjonen *et al*., 2003) y *Chydorus piger* (Amsinck *et al*., 2006). Además, durante este periodo se produjo un descenso de los taxones asociados a climas más fríos como *Alona affinis* (De Costa, 1968; Keen, 1976; Mezquita & Miracle, 1997; Sarmaja-Korjonen *et al*., 2003) y una mayor dominancia de taxones asociados a temperaturas más altas como *Graptoleberis testudinaria* (Ramdani *et al*., 2001; Sarmaja-Korjonen *et al*., 2003), *Alona rectangula* (Mezquita & Miracle, 1997; Sarmaja-Korjonen *et al*., 2003) y *Alonella excisa* (Ramdani *et al*., 2001). Los niveles de precipitación y de temperatura media anuales medidos en esta zona apoyaron la teoría del cambio en la comunidad de cladóceros debido a cambios climáticos, ya que el periodo entre los años 2003- 2005, durante los que se produjo un descenso en la abundancia de cladóceros, fue el más seco desde 1974. Aunque las condiciones ambientales durante estos años fueron más secas que las observadas entre 1966 y 1992, se apreció un menor impacto sobre la comunidad biológica, debido probablemente a que los sistemas son más susceptibles de alterarse mientras se están formando que cuando ya son ecosistemas establecidos y maduros.

Por otra parte, es posible que el descenso de profundidad haya traído consigo variación en las concentraciones de PT y NT (Talling, 2001), especialmente en periodos de sequía y en la región mediterránea (Quintana *et al*., 1998; Beklioglu *et al*., 2007). El aumento de nutrientes durante esta época estuvo reflejado en el descenso de los restos de *Isoetes* (Roelofs, 1983) y en el aumento de materia orgánica (Manca *et al*., 2007). Aunque existen estudios que indican que los carófitos están afectados por los niveles de nutrientes (Ozimek & Kowalczewski, 1984), en esta última etapa de Enmedio no se observó un descenso en su abundancia, probablemente debido a que los nutrientes tienen un efecto indirecto sobre los carófitos, a través del incremento de la turbidez, de modo que los carófitos que se desarrollan en ambientes someros, como Enmedio, pueden sobrevivir en un amplio rango de nutrientes (Henricsson, 1976; Blindow, 1988; Blindow, 1992; Carpenter *et al.,*2001; Del Pozo *et al*., 2010). A pesar de que la mayoría de los estudios señalen una asociación entre el incremento de nutrientes y el aumento de la abundancia de cladóceros planctónicos y el descenso de quidóridos (Whiteside & Swindoll, 1988), en la laguna Enmedio esta relación no se observó debido, probablemente, al descenso del nivel del agua con el consiguiente descenso de las formas planctónicas.

Laguna Sentiz

Los resultados obtenidos del estudio del contenido de peso seco y datación nos indicaron que esta laguna se pudo formar a finales de los años 50. El escaso contenido en materia orgánica y el elevado grado de compactación del sedimento por debajo del centímetro 20 (datado como 1957) nos indicó que se corresponde al suelo anterior a la existencia de la laguna. Por otro lado, el escaso contenido en agua por debajo de estos centímetros podría señalar que la laguna no se mantiene por aportes de agua subterránea y que tal vez se formó por acumulación de agua con una previa manipulación del hombre como pudo ser una sobreexcavación.

De los restos encontrados en el corer de sedimento se puede concluir que esta laguna no presentó alteraciones importantes en los últimos 60 años, mantuvo una comunidad bastante estable tanto de cladóceros como de macrófitos de modo que los cambios que experimentó en la abundancia, diversidad o riqueza de ambos grupos biológicos, se debió fundamentalmente a fluctuaciones en el nivel del agua.

En base a los restos encontrados se puede concluir que entre 1957 y 1993 la laguna Sentiz se caracterizó por una baja productividad reflejada en el escaso contenido de materia orgánica y por la escasa riqueza y diversidad de cladóceros como consecuencia, probablemente, de cambios en las condiciones ambientales (Bennike *et al.,* 1999; Amsinck *et al.,* 2003). Durante este periodo dominaron las especies de ambientes de aguas turbias como *Alona rectangula* (Hofmann, 2001; Alonso, 1996); *Chydorus sphaericus* (Hofmann, 2001) y *Graptoleberis testudinaria*. Esta última especie es considerada por algunos autores, típica de aguas claras (Hofmann, 1987; Alonso, 1996), aunque según Duigan (1992) también puede desarrollarse en ambientes de aguas turbias. La turbidez pudiera haber estado provocada por un incremento en el nivel de nutriente, con el consiguiente desarrollo del fitoplancton, o bien porque en las lagunas de reciente formación, en las que tienen fluctuaciones en el nivel del agua y en aquellas que reciben partículas a través del viento (Whiteside & Swindoll, 1988) existe gran cantidad de tripton (partículas inorgánicas en suspensión) que conduce a un descenso de la claridad del agua. En esta laguna lo más probable es que la turbidez durante esta época fuera producto de las partículas en suspensión por fluctuaciones en el nivel del agua, como lo indicó la presencia de *Isoetes* sp., ya que este género está asociado a ambientes de escasa eutrofización (Spence, *et al*., 1979; Birks, 2000; Solheim *et al.*, 2006) y a situaciones de estrés como las bruscas fluctuaciones del nivel del agua (Farmer & Spence, 1986; Rørslett, 1989; Birks, 2000).

Por otra parte, la presencia de emergentes como *Juncus* sp. (Eide *et al*., 2006) pudo ser la consecuencia de un periodo de aguas más someras durante esta época. Además, durante este periodo se produjeron 7 sequías con una duración de entre 11 y 34 meses (Garrido del Pozo *et al*., 2006)

La aparición de *Daphnia* y *Eurycercus lamellatus*, asociado a ambientes de aguas profundas (Amsinck *et al.*, 2006) indicaron que durante la siguiente etapa (1993-2001) se produjo un ligero aumento del nivel del

agua, que también quedó en manifiesto a través de los valores de peso seco durante esa etapa, ya que fueron los valores más bajos de peso seco de todo el corer de sedimento y a través del mantenimiento de sumergidos como *Nitella* sp. Durante esta etapa también se produjo un mayor desarrollo de la vegetación que se deduce de la presencia de taxones como *Alonella nana* (Alonso, 1991; Mezquita & Miracle, 1997), *Eurycercus lamellatus* (Smirnov, 1962; Alonso, 1991; 1996) y *Camptocercus rectirostris* (Whiteside *et al*., 1978; Manca & Comoli, 1995).

Se puede asumir que la laguna se caracterizó por un estado trófico intermedio, ya que junto con especies indicadoras de ambientes euróficos como *Ranunculus* sp. (Spink & Murphy, 1997; Lumbreras *et al*., 2009), *Pleuroxus aduncus* (Jeppesen *et al*., 2001), *Alona rectangula* (Szeroczynska, 1991; Korhola, 1992, Manca & Comoli, 1995; Brodersen *et al.,* 1998) y el incremento de *Chydorus sphaericus*, se encontraron otras como *Alonella nana* o *Eurycercus lamellatus*, asociadas a bajos contenidos de nutrientes. Además, la existencia de restos de *Ranunculus* sp. pudo deberse a su capacidad de prosperar en ambientes que alternan periodos de inundación con periodos de sequía (Den Hartog & Segal, 1964; Lumbreras *et al*., 2009)

Varios factores indicaron la existencia de un fuerte descenso del nivel del agua en la última etapa (2001-2006), entre ellos, la aparición de emergentes, el descenso continuado de los taxones existentes en las etapas anteriores con *Isoetes* sp., *Chara* sp. y *Nitella* sp. hasta su completa desaparición en 2001. Además el aumento de diversidad tan marcado que se produjo entre 1997 y 2001, años previos a la completa desecación, también indicó un proceso continuado del descenso del nivel del agua (Toivonen, 1985) como consecuencia de una mayor zona litoral expuesta y un descenso en la dominancia de macrófitos sumergidos, ya que dependen de los nutrientes presentes en la columna de agua (Tracy *et al*., 2003). Por otro lado, el consiguiente aumento de la turbidez con el continuo descenso del nivel del agua quedó reflejado con la desaparición de *Chara* sp., especialmente conocida por su intolerancia a las aguas turbias (Blindow, 1992; Van der Berg *et al*., 1998 Hansel-Welch *et al*., 2003). Por otro lado, es posible que durante esta última etapa, además de un descenso del nivel agua, se produjera un aumento del nivel de nutrientes de la laguna, ya que durante los últimos años se produjo un descenso en los restos de *Eurycercus lamallatus*, *Alonella nana* y la desaparición de *Camptocercus rectirostris* acompañados de un incremento de los restos de *Pleuroxus aduncus* y la aparición de *Alona quadrangularis.*

BIBLIOGRAFÍA

Aarnes, I., Kühl, N. & Birks, H. H. 2012. Quantitative climate reconstruction from late-glacial and early Holocene plant macrofossils in western Norway using the probability density function approach. Review of Paleobotany and Palynology, 170: 27-39.

Alonso, M. 1991. Review of Iberian Cladocera with remarks on ecology and biogeography. Hydrobiologia, 225 (1): 37-43.

Alonso, M. 1996. Crustacea, Branchiopoda. En: Fauna Ibérica, vol.7. Ramos, M.A. et al. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid. 486 pp.

Alonso, M. & Comelles, M. 1984. A preliminary grouping of the small epicontinental water bodies in Spain and distribution of crustaceans and Charophytes. Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie, 22: 1699–1703.

Ammann, B. 2000. Biotic responses to rapid climatic changes: Introduction to a multidisciplinary study of the Younger Dryas and minor oscillations on an altitudinal transect in the Swiiss Alps. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 159: 191-201.

Amoros, C. & Jaquet, C. 1987. The dead-arm evolution of river systems: Acomparison between the information provided by living Copepoda and Cladocera populations and by Bosminidae and Chydoridae remains, Hydrobiologia 145: 333-341.

Amsinck, S. L., Jeppesen, E. & Ryves, D. 2003. Cladoceran stratigraphy in two shallow brackish lakes with special reference to changes in salinity, macrophyte abundance and fish predation. Journal of Paleolimnology, 29: 495–507.

Amsinck, S. L, Strzelczak, A., Bjerring, R., Landkildehus, F., Lauridsen, T. L., Christoffersen, K. & Jeppesen, E. 2006. Lake depth rather than fish planktivory determines cladoceran community structure in Faroese lakes—evidence from contemporary data and sediments. Freshwater Biology, 51:2124–42.

Anderson, N. J. & Renberg, I. 1992. A palaeolimnological assessment of diatom production responses to lake acidification. Environmental Pollution, 78: 113-119.

Anderson, N. J. & Battarbee, R. W. 1994. Aquatic community persistence and variability: a palaeolimnological perspective. Aquatic Ecology: Scale, Pattern and Process (eds P. S. Giller, A. G. Hildrew and D. Raffelli). Blackwell Scientific Publications, Oxford, 23-259.

Anderson, N. J., Odgaard, B. V., Segerström, U. & Renberg, I. 1996. Climate-lake interactions recorded in varved sediments from a Swedish boreal forest lake. Global Change Biology, 2: 399-403.

Anderson, N. J. & Bennike, O. 1997. Holocene lake sediments in West Greenland and their palaeoclimatic and palaeoecological implications. Geology of Greenland Survey Bulletin, 176: 89–94.

Anderson, N. F., Brodersen, K. P., Ryves, D. B., McGowan, S., Johansson, L. S., Jeppesen, E. & Leng, M. J. 2008. Climate versus inlake processes as controls on the development of community structure in a Low-Arctic lake (south-west Greenland). Ecosystems, 11:307–324.

Appleby, P. G. 1997. The use of ^{210}Pb and ^{137}Cs as tracers in modelling transport processes in lake catchment systems. Studies in Environmental Science, 68: 441-448.

Appleby, P. G. & Oldfield, F. 1978. The calculation of lead-210 dates assuming a constant rate of supply of unsupported 210Pb to the sediment. Catena, 5:1-18.

Balaga, K., Szeroczynska, K., Taras, H. & Magierski, J. 2002. Natural and anthropogenic conditioning of the development of Lake Perespilno (Lublin Polesie) in the Holocene. Limnological Review, 2: 15–27.

Battarbee, R. W. 1984. Spatial variations in the water quality of Lough Erne, Northern Ireland, on the basis of surface sediment diatom analysis. Freshwater Biology, 14: 539-545.

Battarbee, R. W. 2000. Palaeolimnological approaches to climate change, with special regard to biological record. Quaternary Science Reviews, 19: 107–124.

Beklioglu, M., Romo, S., Kagalou, I., Quintana, X. & Becares, E. 2007. State of the art in the functioning of shallow Mediterranean lakes: Workshop conclusions. Hydrobiologia, 584:317–326.

Bennike, O., Björck, S., Böcher, J., Hansen, L., Heinemeier, J. & Wohlfahrt, B. 1999. Early Holocene plant and animal remains from North-East Greenland. Journal of Biogeography, 26: 667 – 677.

Bennike, O., Sarmaja- Korjonen, K. & Seppänen, A. 2004. Reinvestigation of the classic late- glacial Bolling So sequence, Denmark: chronology, macrofossils, Cladocera and chydorid ephippia. Journal of Quaternary Science, 19: 465-478.

Bennion, H. 1995. Surface-sediment diatom assemblages in shallow, artificial, enriched ponds, and implications for reconstructing trophic status. Diatom Research, 10: 1-19.

Betancourt, J. L, Rylander, K. R, Penalba, C. & McVickar, J. L. 2001. Late Quaternary vegetation history of Rough Canyon, sout.-central New Mexico, USA. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 165: 71-95.

Birks, H. H. 2000. Aquatic macrophyte vegetation development in Kråkenes Lake, western Norway, during the late-glacial and early Holocene. Journal of Paleolimnology 23, 7-19.

Birks, H. H. 2003. The importance of plan macrofossils in the reconstruction of Lateglacial vegetation and climate: examples from Scotland, western Norway, and Minnesota, USA. Quaternary Science Review, 22: 453-473.

Birks, H. H., Battarbee, R. W. & Birks, H. J. B. 2000. The development of the aquatic ecosystem at Krakenes Lake, western Norway, during the late-glacial and early-Holocene: a synthesis. Journal of Paleolimnology, 23: 91- 114.

Birks, H. H., Peglar, S. M., Boomer, I., Flower, R. J. & Ramdani, M. 2001. Palaeolimnological responses of nine North African lakes in the CASSARINA project to recent environmental changes and human impact detected by plant macrofossil, pollen, and faunal analyses. Aquatic Ecology, 35: 405-430.

Blindow, I., 1988. Phosphorus toxicity in *Chara*. Aquatic Botany, 32: 393–395.

Blindow, I., 1992. Decline of charophytes during eutrophication; a comparison to angiosperms. Freshwater Biology, 28: 9–14.

Blenckner, T. 2001. “Climate Related Impacts on a Lake : From Physics to Biology”. Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology, Sweden, 674 pp.

Blenckner, T. 2005. A conceptual model of climate-related effects on lake ecosystems. Hydrobiologia, 533: 1-14.

Bonis, A. & Grillas, P. 2002. Deposition, germination and spatio-temporal patterns of charophyte propagule banks: a review. Aquatic Botany, 72: 235–248.

Bos, D. G., Cumming, B. F. & Smol, J. P. 1999. *Cladocera* and *Anostraca* from the Interior Plateau of British Columbia, Canada, as paleolimnological indicators of salinity and lake level. Hydrobiologia, 392: 129–141.

Bos, D. G. & Cumming, B. G. 2003. Sedimentary cladoceran remains and their relationship to nutrients and other limnological variables in 53 lakes from British Columbia, Canada. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 60: 1177–1189

Bradbury, P. J., Colman, S. M. & Reynolds, R. L. 2004. The History of Recent Limnological Changes and Human Impact on Upper Klamath Lake, Oregon. Journal of Paleolimnology, 31: 151-165

Bridgwater, N. D., Holmes, J. A. & O'Hara, S. L. 1999. Complex controls on the trace-element chemistry of non-marine ostracods: an example from Lake Patzcuaro, central Mexico. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 148: 117-131

Brodersen, K. P. & Lindegaard, C. 1997. Significance of subfossil chironomid remains in classification of shallow lakes. Hydrobiologia, 342-343: 125-132

Brodersen, K. P., Whiteside, M. C. & Lindegaard, C. 1998. Recosntruction of trophic state in Danish lakes using subfossil chydorid (Cladocera) assemblages. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 55: 1093-1103.

Carpenter,S. R., Cole, J. J., Hodgson, J. R., Kitchell ,J. F., Pace, M. L, Bade, D., Cottingham, K. L., Essington, T. E., Houser, J. N. & Schindler, D. E. 2001. Trophic cascades, nutrients, and lake productivity: whole-lake experiments. Ecological Monographs, 71:163–86.

Carter, C. E. 2001. On the use of instar information in the analysis of subfossil chironomid data. Journal of Paleolimnology, 25: 493-501.

Chen, G., Dalton, C. & Taylor, D. 2010. Cladocera as indicators of trophic state in Irish lakes. Journal of Paleolimnology, 44: 465–481.

Coops, H., Beklioglu, M. & Crisman, T. L. 2003. The role of water-level fluctuations in shallow lake ecosystems: Workshop conclusions. Hydrobiologia, 506-509: 23–27.

De Costa, J. 1968. Species diversity of chydorid fossil communities in the Mississippi Valley. Hydrobiologia, 32: 497-512.

Del Pozo, R., Fernández-Aláez, C. & Fernández-Aláez, M. 2010. An assessment of macrophyte community metrics in the determination of the ecological condition and total phosphorus concentration of Mediterranean ponds. Aquatic Botany, 92: 55–62.

Den Hartog, C. & Segal, S. 1964. A new classification of the water-plant communities. Acta Botanica Neerlandica, 13: 367-393.

Dieffenbacher-Krall, A. C. & Halteman, W. A. 2000. The relationship of modern plant remains to water depth in alkaline lakes in New England, USA. Journal of Paleolimnology, 24: 213-229.

Digerfeldt, G. 1986. Studies on past lake-level fluctuations. In: Berglund, B.E. (Ed.), Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology. Wiley, New York, 127-144.

Dokulil, M. T., Jagsch, A., George, D. G., Anneville, O., Jankowski, T., Wahl, B., Lenhart, B., Blenckner, T. & Teubner, K. 2006. Twenty years of spatially coherent deepwater warming in lakes across Europe related to the North Atlantic Oscillation. Limnology and Oceanography, 51: 2787-2793.

Douglas, M. S. V & Smol, J. P. 1994. Limnology of high arctic ponds (Cape Herschel, Ellesmere Island, N.W.T.): Archiv für Hydrobiologie, 131: 401-434.

Duigan, C. 1992. The ecology and distribution of the littoral freshwater Chydoridae Branchiopoda, Anomopoda of Ireland, with taxonomic comments on some species. Hydrobiologia, 241: 1-70.

Duigan, C. A. & Birks, H. H. 2000. The late-glacial and early-Holocene palaeoecology of cladoceran microfossil assemblages at Kråkenes, western Norway, with a quantitative reconstruction of temperature changes. Journal of Paleolimnology, 23: 67-76.

Eide, W., Birks, H. H., Bigelow, N. H., Peglar, S. M. & Birks, H. J. B. 2006. Holocene forest development along the Setesdal valley, southern Norway, reconstructed from macrofossil and pollen evidence. Vegetation History and Archaeobotany, 15: 65–85.

Farmer, A. M. & Spence, D. H. N. 1986. The growth strategies and distribution of isoetids in Scottish freshwater lochs. Aquatic Botany, 26: 247–258.

Fernández-Aláez, M., Fernández-Aláez, C., García-Criado, F. & Trigal-Domínguez, C. 2004. La influencia del régimen hídrico sobre las comunidades de macrófitos de lagunas someras de la Depresión del Duero. Ecosistemas, 13: 52-62.

Frey, D. G. 1964. Remains of animals in Quaternary lake and bog sediments and their interpretation. Archiv fur Hydrobiologie, Beiheft Ergebnisse der Limnologie, 2: 1-114.

García, A. 1996 Charophyta y Ostracoda asociados de cuatro localidades holocenas de Argentina: Evidencias paleoambientales. Ameghiniana, 33: 409-42.

García, A. 1999. Quaternary Charophyta from Salina del Bebedero, Argentina: their relation with extant taxa and paleolimnological significance. Journal of Paleolimnology, 21: 307-323.

García, A. & Chivas, A. R. 2004. Quaternary and extant euryhaline *amprothamnium* Groves (Charales) from Australia: yrogonite morphology and paleolimnological significance. Journal of Paleolimnology, 31: 321-341.

García Antón, M., Gil Romera, G., Páges, J .L. & Alonso Millán, A. 2006. The Holocene pollen record in the Villaviciosa estuary (Asturias, North Spain). Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 237: 280-292.

Garcin, Y., Williamson, D., Bergonzini, L., Radakovitch, O., Vincens, A., Buchet, G., Guiot, J., Brewer, S., Mathé, P. E. & Majule, A., 2007. Solar and anthropogenic imprints on Lake Masoko (southern Tanzania) during the last 500 years. Journal of Paleolimnology, 37: 475–490.

Garrido del Pozo, N., Mora García, M., Ortíz de Galisteo, J. P. & Buendía Moya, G. 2006. Las sequías climáticas de la cuenca del Duero. C.M.T en Castilla y León. http://www.unizar.es/fnca/duero/docu/p209.pdf.

Giorgi, F. & Hewitson, B. C. 2001. Regional climate information – evaluation and projections. In Climate Change 2001: The Scientific Basis. C, Houghton JT, Ding Y, Griggs DJ, Noguer M, van der Linden PJ, Dia X, Maskell K, Johnson CA (Eds). Cambridge University Press: Cambridge.

Goulden, C. E. 1964. The history of the cladoceran fauna of Esthwaite Water (England) and its limnological significance. Archiv für Hydrobiologie, 60: 1–52.

Goulden, C. E. 1969. Developmental phases of the Biocoenosis. Zoology, 62: 1066-1073.

Guilizzoni, P., Marchetto, A., Lami, A., Brauer, A., Vigliotti, L., Musazzi, S., Langone, L., Manca, M., Lucchini, F., Clanchi, N., Dinelli, E. & Mordenti, A. 2006. Records of environmental and climatic changes during the late Holocene from Svalbard: Palaeolimnology of Kongressvatnet. Journal of Paleolimnology, 36: 325-351.

Hang, T., Kalm, V., Kihno, K. & Milkevičius, M. 2008. Pollen, diatom and plant macrofossil assemblages indicate a low water level phase of Lake Peipsi at the beginning of the Holocene. Journal of Paleolimnology, 199: 13-21.

Hannon, G. E. & Gaillard, M. J. 1997. The plant-macrofossil record of past lake-level changes. Journal of Paleolimnology, 18: 15-28.

Hansel-Welch, N., Butler, M. G., Carlson, T. J. & Hanson, M. A. 2003.Changes in macrophyte community structure in Lake Christina (Minnesota), a large shallow lake, following biomanipulation. Aquatic Botany, 75: 323–37.

Harmsworth, R. V. 1968. The developmental history of Blelham Tarn (England) as shown by animal microfossils, with special reference to the Cladocera. Ecological Monographs, 38: 223–241.

Harrison, S. P. & Digerfelt, G. 1993. European lakes as palaeohydrological and palaeoclimatic indicators. Quaternary Science Reviews, 12: 233–248.

Heegaard, E., Birks, H. H., Gibson, C. E., Smith, S. J. & Wolfe-Murphy, S. 2001: Species-environmental relationships of aquatic macrophytes in Northern Ireland. Aquatic Botany, 70: 175–223.

Heinrichs, M., Walker, I. R. & Mathewes, R. W. 2001. Chironomid-based paleosalinity records in southern British Columbia, Canada: a comparison of transfer functions. Journal of Paleolimnology, 26: 147-159.

Heiri, O. 2004. Within-lake variability of subfossil chironomid assemblages in shallow Norwegian lakes. Journal of Paleolimnology, 32: 67-84.

Heiri, O. & Millet, L. 2005. Reconstruction of Late Glaciar summer temperatures from chironomid assemblages in Lac Lautrey (Jure, France). Journal of Quaternary Science, 20: 33-44

Henricsson, M. 1976. Nutritional studies of *Charaglobularis* Thuill., *Chara zeylanica* Willd., and *Chara haitensis* Turpin. Thesis, Uppsala, Sweden, 51 pp.

Hill, N. M., Keddy, P. A. & Wisheu, I. C. 1998. A hydrological model for predicting the effects of dams on the shoreline vegetation of lakes and reservoirs. Environmental Management, 22: 723–736.

Hofmann, W. 1987. Cladocera in space and time: analysis of lake sediments. Hydrobiologia, 145: 315-321.

Hofmann, W. 1996. Empirical relationships between cladoceran fauna and trophic state in thirteen northern German lakes: analysis of surficial sediments. Hydrobiologia, 318: 195-201.

Hofmann W. 2000. Response of the chydorid faunas to rapid climatic changes in four alpine lakes at different altitudes. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 159: 281–292.

Hofmann, W. 2001. Late-Glacial/Holocene succession of the chironomid and cladoceran fauna of the Soppensee (Central Switzerland). Journal of Paleolimnology, 25: 411-420.

Holmes, J. A., Patrick, A., Fothergill, P. A., Street-Perrott, F. A. & Perrott, L. A. 1998. A high-resolution Holocene ostracod record from the Sahel zone of Northeastern Nigeria. Journal of Paleolimnology, 20: 369-380.

Jeppesen, E., Leavitt, P., de Meester, L. & Jensen, J. P. 2001. Functional ecology and paleolimnology: using cladoceran remains to reconstruct anthropogenic impact. Trends in Ecology and Evolution, 16: 191–198.

Keen, R. 1976. Population dynamics of the chydorid Cladocera of a southern Michigan marl lake . Hydrobiologia, 48: 269-276.

Korhola, A. 1992. *The Early Holocene hydrosere in a small acid hill-top basin studied using crustacean sedimentary remains*. Journal of Paleolimnology, 7: 1-22.

Korhola, A. & Rautio, M. 2002. Cladocera and other branchiopod crustaceans. Developments in Paleoenvironmental Research, 4: 5-41.

Korhola, A., Tikkanen, M. & Weckström, J. 2005. Quantification of Holocene lake-level changes in Finnish Lapland using a cladocera-lake depth transfer function. Journal of Paleolimnology, 34: 175–190.

Krause-Dellin, D. & Steinberg, C. 1986. Cladoceran remains as indicators of lake acidification. Hydrobiologia, 143: 129-134.

Kultti, S., Väliranta, M., Sarmaja-Korjonen, K., Solovieva, N., Virtanen, T., Kauppila, T. & Eronen, M. 2003. Palaeoecological evidence of changes in vegetation and climate during the Holocene in the pre-Polar Urals, northeast European Russia. Journal of Quaternary Science, 18: 503– 520.

Kumagai, Y., Ahn, Y. S. & Nakamura, F. 2008. Recent human impact on vegetation in Takkobu, northern Japan, reconstructed from fossil pollen in lake sediments. Journal of Forest Research, 13: 223-232.

Liu, X. Q., Shen, J., Wang, S. M., Yang, X., Tong, G. & Enlou, Z. 2002. A 16000-yer pollen record of Qinghai Lake and its paleoclimate and palaeoenvironment, Chinese Science Bulletin, 47: 1931-1936.

Lotter, A. F. & Birks, H. J. B. 1997. The separation of the in#uence of nutrients and climate on the varve time-series of Baldeggersee, Switzerland. Aquatic Sciences, 59: 362-375.

Lotter, A. F., Birks, H. J. B., Eicher, U., Hofmann, W., Schwander, J. & Wick, L. 2000. Younger Dryas and Allerød temperatures at Gerzensee (Switzerland) inferred from fossil pollen and cladoceran assemblages. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 159: 349–361.

Lumbreras, A., Olives, A., Quintana, J. R., Pardo, C. & Molina, J. A. 2009. Ecology of aquatic *Ranunculus* communities under the Mediterranean climate. Aquatic Botany, 90: 59-66.

Luoto, T. P., Nevalainen, L. & Sarmaja-Korjonen, K. 2008. Multiproxy evidence for the 'Little Ice Age' from Lake Hamptra¨sk, Southern Finland. Journal of Paleolimnology, 40: 1097–111.

Magnuson, J. J., Webster, K. E., Assel, R. A., Bowser, C. J., Dillon, P. J., Eaton, J. G., Evans, H. E., Fee, E. J., Hall, R. I., Mortsch, L. R., Schindler, D. W. & Quinn, F. H. 1997. Potential effects of climate changes on aquatic systems: laurentian great lakes and precambrian shield region. Hydrological Processes, 2: 825-871.

Manca, M. & Comoli, P. 1995. Temporal variations of fossil Cladocera in the sediments of Lake Orta (N. Italy) over the last 400 years. Journal of Paleolimnology, 14: 113-122.

Manca, M. & Comoli, P. 1996. Reconstructing population size structure in Cladocera by measuring their body remains. Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia, 54: 61-68.

Manca, M., Torretta, B., Comoli, P., Amsink, S. L. & Jeppesen, E. 2007. Major changes in trophic dynamics in large, deep sub-alpine Lake Maggiore from 1940's to 2002: a high resolution comparative palaeo-neolimnological study. Freshwater Biology, 52: 2256-2269.

Massaferro, J., Ribeiro Guevara, S., Rizzo, A. & Arribére, M. 2005. Short-term environmental changes in Lake Morenito (41ºS, 71ºW, Patagonia, Argentina) from the analysis of sib-fossil chironomids. Aquatic conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 15: 23-30.

Mezquita, F. & Miracle, M. R. 1997. Chydorid assemblages in the sedimentary sequence of Lake La Cruz (Spain) subject to water level changes. Hydrobiologia, 360: 277-285.

Miracle, M. R. 1982. Biogeography of the fresh-water zooplanktonic communities of Spain. Journal of Biogeography, 9: 455-467.

Mirosław-Grabowska, J. & Niska, M. 2007. Reconstruction of environmental conditions of Eemian palaeolake at Studzieniec (Central Poland) on the basis of stable isotope and Cladocera analices. Quaternary International, 162-163: 195-204.

Muñoz Sobrino, C., Ramil Rego, P. & Gómez-Orellana, L. 2004. Vegetation of the Lago Sanabria area (NW Iberia) since the end of the Pleistocene: a palaeoecological reconstruction on the basis of two new pollen sequences. Vegetation History and Archaeobotany, 13: 1-22.

Ozimek, T. & Kowalczewski, A. 1984. Long term changes in the submerged macrophytes in eutrophic Lake Mikolajskie (North Poland). Aquatic Botany, 19: 1-11.

Palmer, M. A., Bell, S. L & Butterfield, C., 1992. A botanical classification of standing waters in Britain: applications for conservation and monitoring. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 2: 125-143.

Panizzo, V. N., Mackay, A. W., Ssemmanda, I., Taylor, R., Rose, N. & Leng, M. J. 2008. A 140-year record of recent changes in aquatic productivity in a remote, tropical alpine lake in the Rwenzori Mountain National Park, Uganda. Journal of Paleolimnology, 40: 325-338.

Pérez-Obiol, R. & Juliá, R. 1994. Climatic changes on the Iberian Peninsula Recorded in a 30.000 yr pollen record from Lake Banyotes. Quaternary Research, 49: 183-196.

Peros, M. & Gajewski, K. 2009. Pollen-based reconstructions of late holocene climate from the central and western Canadian Arctic. Journal of Paleolimnology, 41(1): 161-175.

Proctor, V. W. 1975: The nature of charophyte species. Phycologia, 14 (2): 97-113.

Quintana, X. D., Moreno-Amich, R. & Comin, F. A. 1998. Nutrient and plankton dynamics in a Mediterranean salt marsh dominated by incidents of flooding. Part 1: differential confinement of nutrients. Journal of Plankton Research, 20: 2089-210.

Ramdani, M., Flower, R. J., Elkhiati, N., Birks, H. H., Kraïem, M. M. & Fathi, A. A. 2001. Zooplankton (Cladocera, Ostracoda), Chironomidae and other benthic faunal remains in sediment cores from nine North African wetland lakes: the CASSARINA Project. Aquatic Ecology, 36: 389–403.

Ramil-Rego, P., Muñoz-Sobrino, C., Rodríguez-Guitián, M. & Gómez-Orellana, L. 1998. Differences in the vegetation of the North Iberian Peninsula during the last 16,000 years. Plant Ecology, 138: 41-62.

Rautio, M., Sorvari, S. & Korhola, A. 2000. Diatom and crustacean zooplankton communities, their seasonal variability and representation in the sediments of subarctic Lake Saanajärvi. Journal of Limnology, 59: 81–96.

Real Decreto 139/2011, de 4 de febrero, para el desarrollo del Listado de Especies Silvestres en Régimen de Protección Especial y del Catálogo Español de Especies Amenazadas.

Reynolds, C. S. 1998. What factors influence the species composition of phytoplankton in lakes of different trophic status? Hydrobiologia, 369-370: 11–26.

Roelofs, J. G. M. 1983. Impact of acidification and eutrophication on macrophyte communities in soft waters in the Netherlands 1. Field observations. Aquatic Botany, 17: 139-155.

Romo, S., Villena, M. J., Sahuquillo, M., Soria, J. M., Alfonso, T., Vicente, E. & Miracle, M. R. 2005. Response of a shallow Mediterranean lake to nutrient diversion: does it follow similar patterns as northern shallow lakes? Freshwater Biology, 50: 1706–1717.

Rørslett, B. 1985. Death of submerged macrophytes: actual field observations and some implications. Aquatic Botany, 22: 7-19.

Rørslett, B., 1989. An integrated approach to hydropower impact assessment. II. Submerged macrophytes in some Norwegian hydro-electric lakes. Hydrobiologia, 175: 65–82.

Sandoy, S. & Nilssen, J. P. 1986. A geographical survey of littoral crustacea in Norway and their use in paleolimnology. Hydrobiologia, 143: 277-286.

Sarmaja-Korjonen, K. & Hyvärinen, H. 2002. Subfossil littoral Cladocera as indicators of brackish-water Littorina transgression of the Baltic Basin in a small lake in Finland. Boreas, 31: 356-361.

Sarmaja-Korjonen, K., Szeroczyńska, K. & Gasiorowski, M. 2003. Subfossil chydorid taxa and assemblages from lake sediments in Poland and Finland with species reference to climate. Studia Quaternaria, 20: 25–34.

Schindler, D. W., Bayley, S. E. & Parker. B. R. 1996. The effects of climatic warming on the properties of boreal lakes and streams at the Experimental Lakes Area, northwestern Ontario. Limnology and Oceanography, 41:1004-1017.

Schnell, O. A. 2001. The chyronomid (Diptera) subfossil record of Lille Hovvatn (Norway), with comparison with similar study in adjacent store Hovvant. Water, Air and Soil Pollution, 130: 817-824.

Seddon, B. 1977. Aquatic macrophytes as limnological indicators. Freshwater Biology, 2: 107-130.

Seppa, H. & Birks, H. J. B. 2002. Holocene climate reconstructions from the fennoscandian tree-line area based on pollen data from Toskaijavri. Quaternary Research, 572: 191–199.

Simola, H., Sandman, O. & Rtinkko, J. 1987. A clay horizon indicating the lowering o f Lake Höytiäiinen AD 1859: A pre-industrial marker leve l for northern Lake Saimaa. Aqua Fennica, 17: 51-57.

Smirnov, N. N. 1962. Eurycercus lamellatus (0 . F. Muller) (Chydoridae, Cladocera): Field observations and nutrition. Hydrobiologia, 20: 280-294.

Sohar, K. & Kalm, V. 2008. A 12.8-ka-long palaeoenvironmental record revealed by subfossil ostracod data from lacustrine freshwater tufa in Lake Sinijärv, northern Estonia, Journal of Paleolimnology, 40: 809–821.

Solheim, A. L., Phillips, G., Pietilainen, O., Solimini, A., Cardoso, A. C., Ptacnik, R., Carvalho, L., Lepistö, L., Tuomola, L., Brettum, P., Poikane, S., Andersen, T., Moe, J., Rekolainen, S., Penning, E., Mjelde, M., Hellsten, S., Hanganu, J., Dudley, B., Irvine, K., O'Toole, C., Donahue, I., Schartau, A. K., Sandin, L., Hesthagen, T. & Fiske, P. 2006. REBECCA D11 Dose-response relationships between biological and chemical elements in different lake types. Ed. Anne Lyche Solheim, JRC. 211 pp.

Sorvari, S. & Korhola, A. 1998. Recent diatom assemblage changes in subarctic lake SaanajaK rvi, N.W. Finnish Lapland, and their paleoenvironmental implications. Journal of Paleolimnology, 20: 205-215.

Spence, D. H. N., Barclay A. M. & Bodkin, P. C. 1979. Limnology and macrophyte vegetation of Loch Obisary, a deep brackish lake in the Outer Hebrides. Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, 78b: 123–138.

Spink, A. & Murphy, K. J. 1997. Distribution and environmental regulation of Batrachian *Ranunculus* in British rivers. Archiv für Hydrobiologie, 139: 509–525.

Stager, J. C. & Jonhson, T. C. 2000. A 12,400 14c yr Offshore Diatom Record From East Central Lake Victoria, East Africa. Journal of Paleolimnology, 23: 373-383.

Stansfield, J., Moss, B. & Irvine, K. 1989. The loss of submerged plants with eutrophication III. Potential role of organochlorine pesticides: a palaeoecological study. Freshwater Biology, 22: 109-134.

Stefanova, I., Ognjanova-Rumenova, N., Hofmann, W. & Ammann, B. 2003. Late Glacial and Holocene environmental history of the Pirin Mountains (SW Bulgaria): a paleolimnological study of Lake Dalgoto (2310 m). Journal of Paleolimnology, 30: 95–111.

Szeroczynska, K. 1991. Impact of prehistoric settlements on the Cladocera in the sediments of Lakes Suszek, Bledowo, and Skrzetuszewskie. Hydrobiologia, 225: 105-114.

Szeroczynska, K. & Gasiorowski, M. 2002. Palaeohydrological aspect of transformation of lakes into peat bogs during middle Holocene on the basis of Cladocera analysis in the northern Poland. Studia Quaternaria, 19: 55-60.

Talling, J. F. 2001. Environmental controls on the functioning of shallow tropical lakes. Hydrobiologia, 458: 1-8.

Thornthwaite, C. W. 1948. An approach toward a rational classification of climate. Geographical review, 38: 55-94.

Toivonen, H. 1985. Changes in the pleustic macrophyte flora of 54 small Finnish lakes in 30 years. Annales Botanici Fennici, 22: 37–44.

Tracy, M., Montante, J. M., Allenson, T. E. & Hough, R. A. 2003. Long-term responses of aquatic macrophyte diversity and community structure to variation in nitrogen loading. Aquatic Botany, 77: 43–5.

Väliranta, M., Kultti, S., Nyman, M. & Sarmaja-Korjonen, K. 2005. Holocene development of aquatic vegetation in shallow Lake Njargajavri, Finnish Lapland, with evidence of water-level fluctuations and drying. Journal of Paleolimnology, 34: 203-215.

Van den Berg, M. S., Coops, H., Meijer, M. L., Scheffer, M. & Simons, J. 1998. Clear water associated with a dense Chara vegetation in the shallow and turbid Lake Veluwemeer, The Netherlands. In E. Jeppesen, M. Sondergaard, M. Sondergaard, & K. Christoffersen (Eds.), The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Ecological studies, 131: 339–352.

Velle, G., Larsen, J., Eide, W., Peglar, S. M. & Birks, H. J. B. 2005. Holocene environmental history and climate at Råtåsjøen, a low-alpine lake in south-central Norway. Journal of Paleolimnology, 33: 129-153.

Wade, P. M. 1990. The colonisation of disturbed freshwater habitats by Characeae. Folia Geobotanica & Phytotaxonomica, 25: 275–278.

Watts, W. A. & Winter, T. C. 1966. Plant Macrofossils from Kirchner Marsh, Minnesota—A Paleoecological Study. Bulletin of The Geological Society of America, 77: 1339-1359.

Watts, W.A. 1978. Plant macrofossils and Quaternary Paleoecology. In: Walker, D., Guppy, J.C. (Eds.), Biology and Quaternary Environments. Australian Academy of Sciences, Canberra, 53–67.

Whiteside, M. C. 1970. Danish chydorid Cladocera: modern ecology and core studies. Ecological Monographs, 40: 78-118.

Whiteside, M. C., Williams, J. B. & White, C. P. 1978. Seasonal abundance and pattern of chydorid, cladocera in mud and vegetative habitats. Ecology, 59: 117–118.

Whiteside, M. C. & Swindoll, M. R. 1988. Guidelines and limitations to cladoceran paleoecological interpretations. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 62: 405–412.

Yll, R., Carrión, J. S., Pantaleón, J., Dupré, M., La Roca, N., Roure, J. M. & Pérez-Obiol, R. 2003. Palinología del Cuaternario reciente en la Laguna de Villena (Alicante, España). Anales de Biología, 25: 65-72.

Zhao Y, Sayer C. D., Birks H. H., Hughes, M. & Peglar, S. M. 2006. Spatial representation of aquatic vegetation by macrofossils and pollen in a small and shallow lake. Journal of Paleolimnology, 35:335–350.

Laguna Campanero (Slamanca)

CONCLUSIONES

1. La comparación de abundancias y/o riquezas entre los organismos de los ambientes planctónicos y los restos subfósiles de las lagunas estudiadas demuestra que, pese a su mayor temporalidad, las lagunas mediterráneas siguen el mismo patrón de las lagunas del norte de Europa, presentando una mayor abundancia y diversidad de taxones en los sedimentos superficiales que en el ambiente planctónico estudiado.

2. Las comunidades de restos de cladóceros de los tres ambientes estudiados, bentos, plancton y asociados a vegetación, demuestran tener relaciones ligeramente diferentes con las variables ambientales según dichos ambientes, aunque en general todos se ven claramente afectados por los incrementos en los niveles de eutrofización de las lagunas.

3. La abundancia de subfósiles de quironómidos y ostrácodos también se ve favorecida por la eutrofización mientras que las tecamebas están negativamente relacionadas con dicha variable.

4. Considerando el valor indicador de los restos subfósiles de cladóceros y macrófitos ha sido posible diferenciar dos tipos de lagunas en la Cuenca del Duero: lagunas con condiciones de oligotrofia caracterizadas por un buen desarrollo de cobertura vegetal y con aguas transparentes, en las que predominan cladóceros como *Eurycercus lamellatus*, *Graptoleberis testudinaria* y *Chydorus piger* y macrofósiles de *Utricularia*, *Isoetes*, *Myriophyllum* y *Juncus;* el otro grupo lo han formado lagunas eutróficas, con escasa vegetación y elevada turbidez, caracterizadas por la presencia de los géneros *Pleuroxus*, *Leydigia* sp. y *Dunhevedia crassa* junto con restos de *Ranunculus, Scirpus* o *Ceratophyllum*.

5. En términos generales, las especies de macrófitos que constituyen la vegetación actual han estado bien representadas en el sedimento de las lagunas de la cuenca del Duero, lo que resulta indicativo una cierta estabilidad en las condiciones físicas y químicas de estos sistemas en un periodo reciente. No obstante, la mayor representación de géneros como *Nitella* o *Chara* en el sedimento de algunas lagunas en comparación con las comunidades actuales se interpreta como un indicio de deterioro en las condiciones de las mismas, consecuencia de un incremento en el contenido de nutrientes y de turbidez.

6. Las funciones de transferencia señalan a *Potamogeton*, *Utricularia*, *Isoetes*, *Myriophyllum* y *Juncus* como taxones asociados a ambientes de escasa turbidez, débil mineralización y bajo nivel de eutrofización. Los subfósiles de *Ranunculus*, *Scirpus* o *Ceratophyllum* se asocian a mayores niveles de nutrientes y turbidez.

7. Del estudio del sedimento profundo de las lagunas Sentiz y Enmedio combinado con los resultados de las funciones de transferencia del sedimento superficial se desprende que, desde las décadas de los 50-60 hasta nuestros días ambas lagunas han mantenido características muy similares. Las dos lagunas se pueden calificar como sistemas sometidos a un cierto estrés hídrico, con escaso contenido en nutrientes, débil mineralización y predominio de aguas claras, en las que existe un cierto desarrollo de la zona litoral y la vegetación macrófita es abundante.

8. Las diferencias de altitud, manifestadas en las condiciones climáticas, así como en el grado de acidez entre las lagunas Enmedio y Sentiz se hicieron patentes en los restos subfósiles del sedimento profundo de ambas lagunas.

9. El análisis del sedimento profundo en la laguna Enmedio reveló la existencia de una serie de acontecimientos que han afectado a la laguna desde los años 60 hasta la actualidad. Existió una etapa de colonización, caracterizada por cladóceros típicos de comunidades pioneras, a la que siguió una perturbación, asociada probablemente a una alteración en su régimen hídrico, y un periodo de recuperación posterior, a principios de los años 90. El pasado más reciente de la laguna ha estado caracterizado por importantes fluctuaciones en el nivel del agua, que han determinado un incremento en los niveles de nutrientes.

10. En la laguna Sentiz el estudio del sedimento profundo puso de manifiesto la existencia de una cierta estabilidad en las características físicas y químicas de la laguna desde la década de los 50 hasta la actualidad. No obstante, se ha podido diferenciar una tendencia de aumento en el estado trófico, ya que durante los años 50 la escasa diversidad y riqueza de restos subfósiles reflejó una baja productividad en la laguna y más recientemente los cambios en el régimen hídrico, que han supuesto un descenso en el nivel del agua, han conducido a un incremento de la productividad.

11. A pesar de que la abundancia y riqueza de restos de macrófitos y cladóceros presentes en el en el sedimento de las lagunas de la cuenca del Duero han sido inferiores a las obtenidas en las lagunas del centro y norte de Europa se obtuvieron resultados muy similares a dichos estudios, ya que las especies identificadas en ambos estudios han presentado el mismo valor indicador. Sin embargo, los rangos de tolerancia a la temperatura, al estado trófico o a la profundidad establecidos por los restos subfósiles encontrados en las lagunas de la Cuenca del Duero han sido más amplios.

ANEXOS

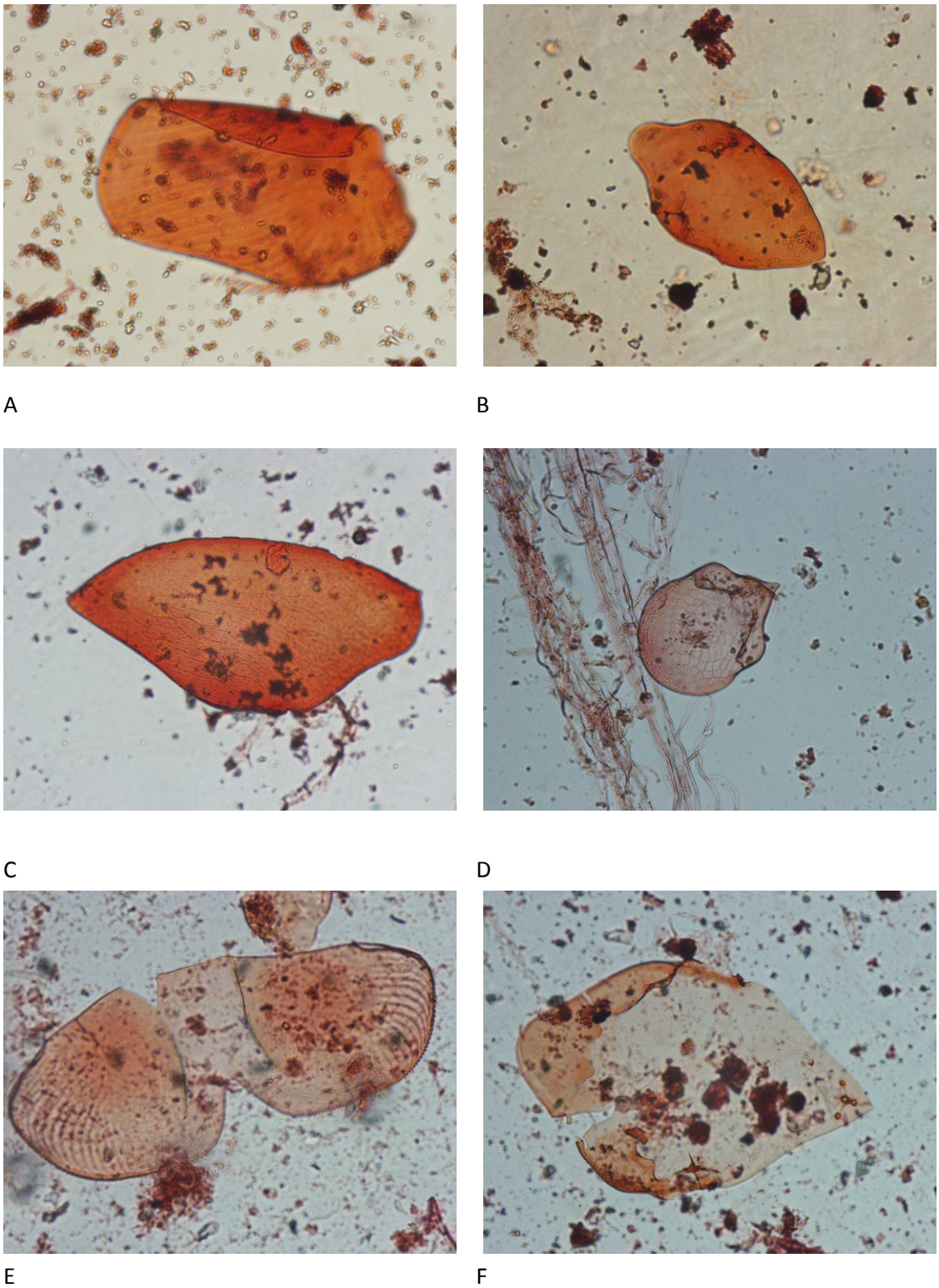


Foto 1. A. Caparazón de *Acroperus harpae*. B. Escudo cefálico de *Alona*. C. Escudo cefálico de *Camptocercus rectirostris*. D. Escudo cefálico de *Ephemeroporus* sp. E. Caparazón de *Pleuroxus letourneuxi*. F. Escudo cefálico de *Alona affinis*.

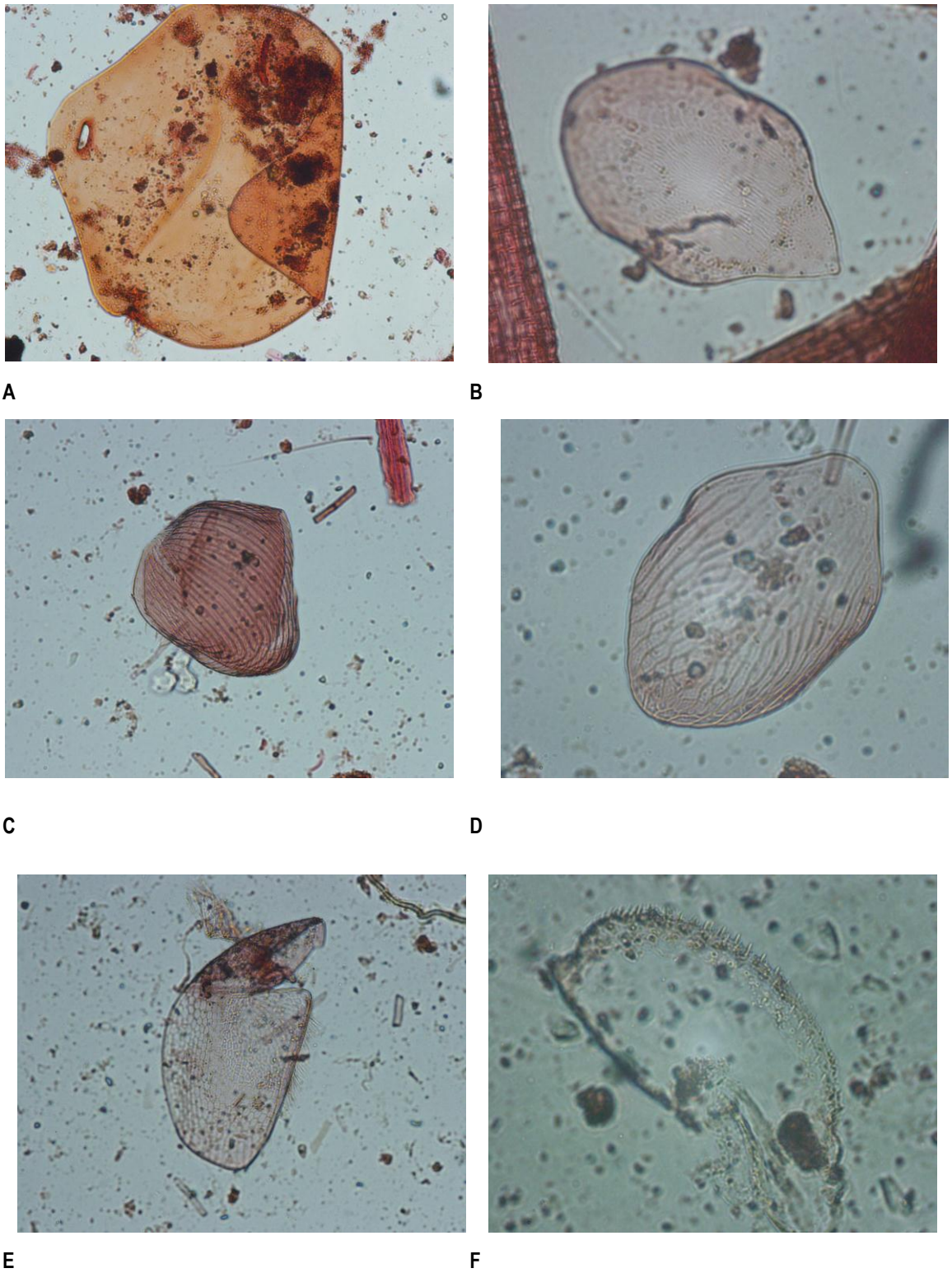


Foto 2. A. Escudo cefálico *Eurycercus lamellatus*. B. Escudo cefálico de *Alonella excisa* C. Caparazón *Alonella nana*. D. Escudo cefálico de *Alonella exígua.* E. *Graptoleberis testudinaria*. F. Postabdomen de *Leydigia* sp.