



Universidad de León
Dpto. de Biodiversidad y Gestión Ambiental



**PAPEL ECOLÓGICO DE LOS MACRÓFITOS EN
LAGOS Y LAGUNAS DE MONTAÑA Y FACTORES
DETERMINANTES DE SUS COMUNIDADES**

Gemma Núñez Labra

León, 2015



Universidad de León

Dpto. de Biodiversidad y Gestión Ambiental

Área de Ecología

**PAPEL ECOLÓGICO DE LOS
MACRÓFITOS EN LAGOS Y LAGUNAS
DE MONTAÑA Y FACTORES
DETERMINANES DE LA COMPOSICIÓN
DE SUS COMUNIDADES**

Tesis Doctoral presentada por **Gemma Núñez Labra**

Realizada bajo la dirección de las Doctoras Camino Fernández Aláez, Margarita Fernández Aláez y Cristina Trigal Domínguez.

León, 2015

A mis padres y a Laura

A Rubén

Agradecimientos

Esta tesis no habría sido posible sin la colaboración de muchas personas, por lo que ha llegado el momento de mostrar mi gratitud ante tal ayuda.

En primer lugar, agradezco a mis directoras, Camino, Marga y Cristina, la confianza depositada en mí para la realización de este trabajo y su indispensable colaboración a lo largo del mismo. Agradezco especialmente a Camino y a Marga su trato cercano, su amabilidad y su disponibilidad para atenderme en todo lo que he necesitado a lo largo de todos estos años.

Quiero también dar las gracias a todos los compañeros de Departamento que he tenido, pero especialmente a Bea, Carlos y Rocío, con los que he pasado muchas horas y buenos momentos, tanto dentro como fuera de la Universidad. Agradezco especialmente a Bea su incomparable compañía y apoyo ante todo lo que he necesitado; de esta experiencia me llevo una gran amiga. Gracias también a Jose, por su desinteresada colaboración en la elaboración de mapas siempre que lo he necesitado, a Cinthya, por su colaboración en los muestreos, y a Anna y a Irena, por brindarme una sonrisa y animarme a continuar siempre que he pasado un rato con vosotras.

Muchas han sido las personas que me han transmitido sus conocimientos y cuya colaboración ha sido indispensable en este trabajo. Agradezco la ayuda de Laura y el Dr. Javier Martínez Abaigar en la determinación de briófitos; a Celia que me introdujo en el apasionante mundo del zooplancton; a la Dr. Felisa Santiago Ibarlucea por la determinación de los carófitos; al Dr. Francisco García Criado por haber mostrado su disponibilidad en la resolución de diferentes cuestiones planteadas a lo largo de esta tesis; a Héctor y Merce, por su colaboración en la preparación de los muestreos y en las determinaciones analíticas en el laboratorio. Muchas gracias también a todos aquellos que participaron en la recogida de muestras, pero especialmente, gracias a Fernando, Nuria y Noemí, por su ayuda en los muestreos y determinaciones del zooplancton.

Por supuesto, el apoyo de mis amigos ha sido indispensable a lo largo de estos años. Muchas gracias a todos, pero quiero mencionar especialmente a Nuria, Mike, Vilo, Marta y Vijande, por seguir manteniendo una amistad que comenzó en la Facultad; a Cris (esta vez no podrás sorprenderme como lo hiciste en mi tesina, pero siempre serás un ejemplo de lucha para mí. No te olvido.), a Sandra, Jéssica, Patricia y Tatiana, por haber estado a mi lado desde siempre. También, gracias a Paola, con la que he compartido el intenso final de nuestras tesis, a Cristina, a Alicia y a Marta, por ser unas grandes amigas.

Gracias a mis compañeros del IES Senda Galiana, por sus ánimos en la recta final.

Por supuesto, gracias a mis padres, porque sin su ayuda esta tesis no podría haber sido posible. Además, quiero agradecerlos todo el esfuerzo que habéis realizado durante toda la vida para que a vuestras hijas nunca nos haya faltado de nada. Gracias. Y a Laura, gracias por

apoyarme en todo y por ser una gran amiga, además de mi hermana. Esta tesis va dedicada a vosotros.

Y por último, gracias a Rubén, a quién también dedico este trabajo. Sin duda, eres la persona que más ha sufrido conmigo los momentos más duros de esta tesis. Gracias por saber escucharme, por entenderme, por apoyarme y por animarme a seguir adelante siempre. Y gracias por quererme como lo haces. Esta tesis también es en parte tuya. No puedo olvidarme de Luna, porque la mayor parte de las letras que aquí quedan recogidas han sido escritas con ella sentada a mi lado.

Tesis financiada por una beca de la Universidad de León y el proyecto del Ministerio de Educación “Bases científicas para la definición del estado ecológico de lagos y lagunas de montaña de la cuenca del Duero, establecimiento de indicadores de calidad y condiciones de referencia” (CGL2006-03927/BOS).

ÍNDICE

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN.....	1
CAPÍTULO 2. ÁREA DE ESTUDIO.....	29
CAPÍTULO 3. METODOLOGÍA.....	41
CAPÍTULO 4. CARACTERIZACIÓN DE LA VEGETACIÓN MACRÓFITA DE LOS LAGOS Y LAGUNAS DE MONTAÑA DEL CUADRANTE NOROCCIDENTAL DE LA PENÍNSULA IBÉRICA.....	51
CAPÍTULO 5. IMPORTANCIA RELATIVA DE LAS VARIABLES AMBIENTALES SOBRE LA COMUNIDAD DE MACRÓFITOS EN LAGOS Y LAGUNAS DE MONTAÑA EN FUNCIÓN DE LA ESCALA ESPACIAL.....	97
CAPÍTULO 6. TIPOLOGÍA DE LAGOS Y LAGUNAS DE MONTAÑA DE REFERENCIA DEL CUADRANTE NOROCCIDENTAL DE LA PENÍNSULA IBÉRICA.....	125
CAPÍTULO 7. EL PAPEL DE LOS MACRÓFITOS EN EL ESTABLECIMIENTO DE MICROHÁBITATS Y SU INFLUENCIA SOBRE LAS COMUNIDADES DE ZOOPLANCTON.....	169
CONCLUSIONES.....	253
ANEXO.....	259

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN

ÍNDICE

1. DEFINICIÓN DE MACRÓFITO.....	5
Grupos funcionales de macrófitos.....	10
2. PAPEL DE LOS MACRÓFITOS EN LOS ECOSISTEMAS ACUÁTICOS.....	12
3. LA DIRECTIVA MARCO DEL AGUA.....	13
Papel de los macrófitos como bioindicadores.....	16
4. LOS LAGOS DE MONTAÑA EN LA PENÍNSULA IBÉRICA.....	17
5. OBJETIVOS.....	20
BIBLIOGRAFÍA.....	22

1. Definición de macrófito. Clasificación

Con el término *macrófito* se designa la macroflora que habita los ecosistemas acuáticos y que puede pertenecer a diferentes grupos taxonómicos, como son las angiospermas, pteridófitos, briófitos y carófitos. Numerosas líneas de evidencia indican que las plantas acuáticas se originaron en la tierra. La adaptación y especialización al hábitat acuático han sido alcanzadas por solo unas pocas angiospermas (<1%) y pteridófitos (<2%), así como por algunos briófitos y carófitos. Consecuentemente, la riqueza de especies de plantas en los hábitats acuáticos es relativamente baja comparada con ésta en la mayoría de las comunidades terrestres (Wetzel, 2001).

Se han propuesto numerosos sistemas de clasificación de los macrófitos acuáticos. De forma general, se pueden dividir en *plantas acuáticas en sentido estricto* y *plantas marginales o emergentes* (Cirujano & Medina, 2002).

a) Plantas acuáticas en sentido estricto. Se consideran plantas acuáticas en sentido estricto aquellas plantas que completan su ciclo biológico cuando todas sus partes se encuentran sumergidas o flotando en la superficie del agua (den Hartog & Segal, 1964). Esta definición se considera sinónima de *hidrófito*.

Aunque esta definición se considera una de las más precisas, debe ser matizada, puesto que algunas especies de este grupo son capaces de vivir sobre suelos húmedos, no estrictamente acuáticos, y originan formas terrestres. Esto es lo que ocurre con la mayor parte de las especies acuáticas de los géneros *Ranunculus* y *Callitriche*.

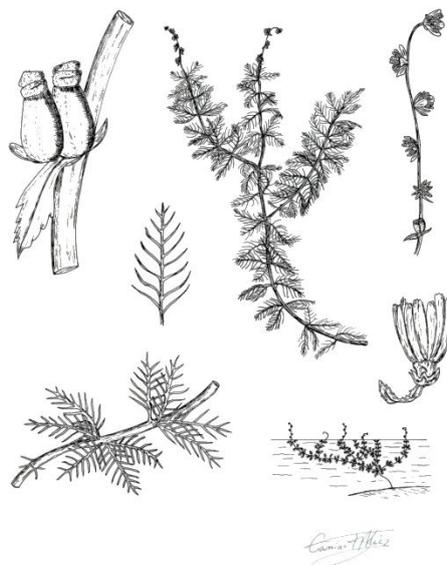


Figura 1.1. *Myriophyllum alterniflorum*

b) Plantas marginales o emergentes. Las plantas marginales o emergentes son aquellas ligadas al medio acuático que, aunque pueden pasar una parte de su ciclo biológico sumergidas, finalmente producen tallos, hojas y flores emergentes. Es decir, la parte inferior puede estar inmersa en el agua, pero el resto está en contacto con el aire. Por tanto, el grado de dependencia de estas plantas y sus adaptaciones al medio acuático son menos importantes que las que se observan en los hidrófitos. A estas plantas también se les denomina *emergentes*, *marginales*, *higrófitos* o *helófitos*. Suelen ser plantas que se sitúan en los bordes de las zonas húmedas o en zonas de aguas someras, poco profundas, ya que necesitan períodos de inundación más o menos prolongados para crecer adecuadamente. El tiempo que dura esta inundación, la profundidad del agua y la naturaleza del sustrato seleccionan la presencia de las plantas emergentes. Algunas son muy estrictas en cuanto al tipo de zonas húmedas en las que viven, pero en general son menos sensibles a la naturaleza de las aguas que los macrófitos acuáticos.

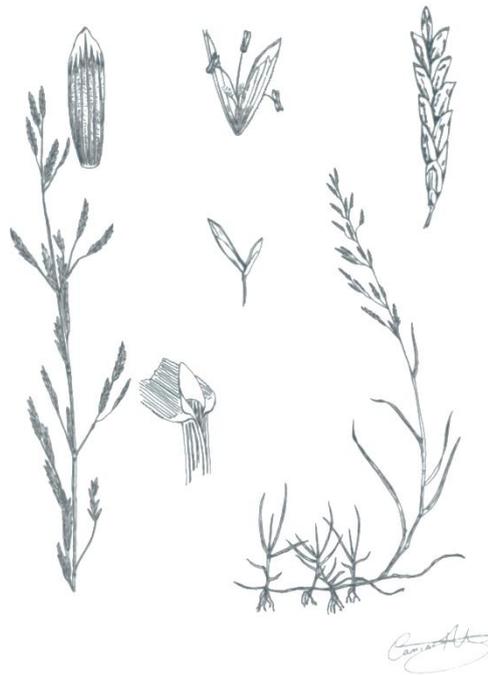


Figura 1.2. *Glyceria fluitans*

Otras clasificaciones responden al tipo de hojas e inflorescencias, si estos órganos son emergentes, sumergidos o flotan en el agua, la forma de relacionarse con el sustrato o la importancia de la emergencia o sumersión (Arber, 1920; Luther, 1949; den Hartog & Segal, 1964). Sin embargo, los macrófitos acuáticos han sido comúnmente clasificados en cuatro *morfotipos o formas de vida* (Sculthorpe, 1967):

1. Macrófitos emergentes. Estas plantas aparecen en suelos saturados de agua o sumergidos, desde la zona en que la capa freática se encuentra a unos 0,5 m por debajo de la superficie del suelo hasta donde el sedimento queda cubierto aproximadamente por 1,5 m. de agua. Se trata principalmente de plantas perennes que presentan rizomas o cormos. En las especies con heterofilia (dos tipos de hojas), las hojas adultas aéreas son precedidas por hojas sumergidas y/o flotantes. Aunque pueden pasar parte de su ciclo biológico sumergidas, si no producen órganos reproductores aéreos no son fértiles.

Se engloban dentro de este grupo especies como *Juncus squarrosus*, *Ranunculus flammula*, *Glyceria fluitans* o *Carex rostrata*.

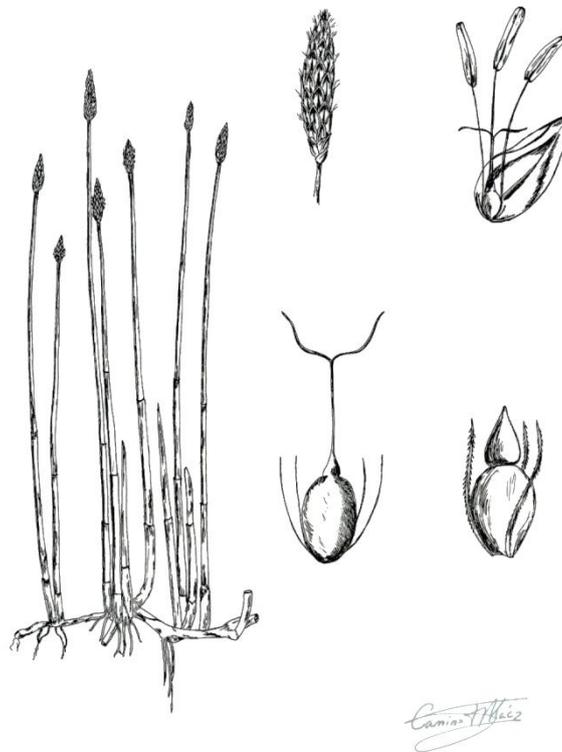


Figura 1.3. *Eleocharis palustris*

2. Macrófitos de hojas flotantes. Estas plantas acuáticas son principalmente angiospermas que se encuentran enraizadas en sedimentos sumergidos, desde profundidades de aproximadamente 0,5 m. hasta los 3 m. En las especies con heterofilia las hojas sumergidas preceden o acompañan a las flotantes. Los órganos reproductores son flotantes o aéreos y las hojas flotantes se asientan sobre pecíolos largos y flexibles (p. ej. *Nuphar* y *Nymphaea*) o sobre pecíolos cortos que salen de largos tallos ascendentes (p. ej. *Potamogeton natans*).



Figura 1.4. *Potamogeton natans*

3. Macrófitos sumergidos. Comprenden algunos pteridófitos (p. ej. *Isoetes velatum*), numerosos musgos (p. ej. *Fontinalis antypiretica*) y carófitos (p. ej. *Chara fragilis*) y muchas angiospermas (p. ej. *Myriophyllum alterniflorum*). Se encuentran en todos los niveles de la zona fótica, pero las angiospermas vasculares sólo viven hasta aproximadamente 10 m. Sus hojas son muy variadas, desde estrechamente divididas hasta muy anchas. Los órganos reproductores son aéreos, flotantes o sumergidos.

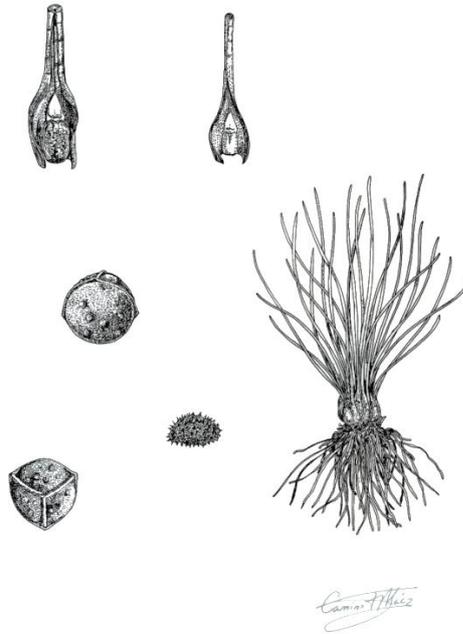


Figura 1.5. *Isoetes* sp.

4. Macrófitos flotantes libres. Constituyen un grupo muy variado cuya característica típica es no estar enraizados en el sustrato, viviendo libres en el agua. Presentan formas y hábitos diversos: desde plantas de gran tamaño con rosetas de hojas aéreas y/o flotantes y con raíces sumergidas bien desarrolladas (p. ej. *Stratiotes*) a pequeñas plantas que flotan en la superficie, con muy pocas raíces o ninguna (p. ej. *Lemnaceae*). Los órganos reproductores son flotantes o aéreos (p. ej. *Utricularia*), pero muy rara vez están sumergidos (p. ej. *Ceratophyllum*).

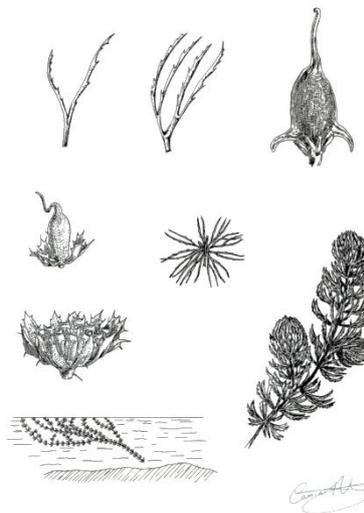


Figura 1.6. *Ceratophyllum demersum*

❖ *Grupos funcionales de macrófitos*

Los ecologistas se han sentido a menudo insatisfechos con los enfoques taxonómicos, puesto que no siempre y necesariamente reflejan las funciones ecológicas percibidas (Solbrig, 1993). Por ello, los tipos o grupos funcionales de macrófitos han sido propuestos como una alternativa ecológica a las entidades taxonómicas tradicionales.

El término *tipo o grupo funcional de plantas* se define como "un grupo de especies que muestran una respuesta similar al ambiente y tienen efectos similares en el funcionamiento del ecosistema" (Gitay & Noble, 1997). Este enfoque asume que las características de una comunidad pueden ser mejor entendidas y gestionadas si las especies son agrupadas en clases que poseen características similares o se comportan de forma similar (Solbrig, 1993). Esto permite a los investigadores centrarse en un grupo pequeño de rasgos funcionales compartidos por las especies de plantas sin tener que estudiar cada especie en detalle (Liao & Wang, 2010). Además, los grupos de plantas definidos funcionalmente tienden a ocupar secciones discretas de gradientes medioambientales. Así, mediante la identificación de los miembros del grupo podemos usar su presencia para predecir la existencia de rangos predefinidos de dichos gradientes (Ali *et al.*, 1999).

El conjunto de formas de vida presentes en un ambiente concreto es el resultado estructural que les permite combatir eficientemente con las propiedades adversas y ventajosas del mismo (den Hartog & van der Velde, 1988). Por ejemplo, las plantas con hojas finamente divididas cuentan con ciertas ventajas en las aguas corrientes por razones mecánicas, y, además, debido a una mayor superficie foliar, se facilitan los procesos de intercambio entre las hojas y el ambiente que las rodea sin tener que aumentar la superficie fotosintéticamente activa. Por tanto, el tipo de plantas presentes está condicionado por una serie de factores externos, así como por propiedades intrínsecas de las mismas. Entre los factores externos que pueden considerarse como altamente determinantes se encuentran la disponibilidad y forma de carbono inorgánico, la disponibilidad y distribución espacial de los nutrientes y el régimen de luz. Entre las propiedades intrínsecas más importantes se encuentran la o las formas de carbono inorgánico que pueden utilizar en la fotosíntesis, el modo y el lugar de donde toman sus nutrientes, si pueden almacenar excedentes, los medios de transporte interno en la planta, los mecanismos fotosintéticos utilizados (C_3 , C_4 , CAM) y su forma de hacer frente a la anaerobiosis (den Hartog & van der Velde, 1988).

Los criterios seleccionados para el establecimiento de grupos funcionales de macrófitos han sido múltiples. Entre ellos se encuentran los rasgos morfológicos de las plantas (como la biomasa de las hojas sumergidas o la longitud total de las raíces) (Ali *et al.*, 1999; Ali, 2003); la forma de crecimiento (leguminosas, gramíneas, herbáceas, etc.) (Capon & Brock, 2006; Olofsson, 2006; McLaren, 2006); la respuesta del banco de semillas (Araki & Washitani, 2000); o la historia vital de la planta (Seabloom *et al.*, 2001).

Para la realización de este trabajo, se seleccionó como criterio determinante de los grupos funcionales de macrófitos la disponibilidad de carbono inorgánico, puesto que se ha establecido que condiciona muchas particularidades de la ecología de los macrófitos (Margalef, 1983). Existe una diferencia clara entre las plantas que pueden absorber y utilizar iones bicarbonato y las que sólo utilizan el carbónico, dentro del agua, con la posibilidad, en uno u otro caso, de tener acceso al CO₂ de la atmósfera (plantas con partes emergentes) (Margalef, 1983). De una parte, existe un grupo de plantas que se encuentran beneficiadas en aguas de alta reserva alcalina, con disponibilidad importante de bicarbonato, como por ejemplo las especies del género *Chara* y fanerógamas como *Myriophyllum spicatum* o *Potamogeton lucens*. Estas plantas crecen rápidamente en agua alcalina, habitualmente no tienen acceso al CO₂ atmosférico y con frecuencia depositan carbonato cálcico sobre sus tejidos como consecuencia de la asimilación del bicarbonato. Por otro lado, las plantas que no son capaces de utilizar el bicarbonato sólo pueden competir favorablemente en aguas donde la relación $[(\text{CO}_2) + \text{H}_2\text{CO}_3] / \text{HCO}_3^-$ es más alta, lo que quiere decir un pH más bajo, en equilibrio. Dependen, prioritariamente, del carbónico especies como las del género *Isoetes*, *Myriophyllum verticillatum*, briófitos y, en general, todas las plantas que están más próximas a su origen terrestre y viven más o menos sumergidas. Para estas plantas, el acceso a la reserva atmosférica constituye un factor positivo en su competencia con especies que pueden utilizar el bicarbonato. Dichas especies, y en general todas las que usan CO₂ atmosférico, tienden a mostrar un grado menor de incrustación mineral en sus partes sumergidas (Margalef, 1983).

De este modo, se considera el CO₂ atmosférico como la fuente principal de carbono inorgánico para las especies emergentes y las de hojas flotantes (Brix, 1990). Si estas últimas, además, de hojas flotantes tienen hojas sumergidas, pueden tomar bicarbonato procedente del agua (Sand-Jensen *et al.*, 1982; Hyldgaard & Brix, 2011). Las angiospermas sumergidas, las algas y los briófitos acuáticos obtienen el carbono necesario para la fotosíntesis del agua. Los dos primeros grupos tienen el bicarbonato como fuente de carbono, mientras que los briófitos solo son capaces de utilizar CO₂

libre del agua (Wetzel, 2001). Por su parte, los isoétidos obtienen el carbono a partir del CO₂ del sedimento, fundamentalmente (Boston *et al.*, 1987; Raven *et al.*, 1988; Madsen *et al.*, 2002).

2. Papel de los macrófitos en los ecosistemas acuáticos

Los macrófitos de agua dulce son el punto pivote de interacción entre peces, invertebrados, aves acuáticas, plancton, bacterias y química, tanto del agua como del sedimento, en los lagos. Por tanto, las alteraciones de la comunidad de plantas acuáticas van a tener efectos acumulativos en todo el ecosistema del lago (Carpenter & Lodge, 1986; Wilcox & Meeker, 1992; Jeppesen *et al.*, 1998).

Junto con las microalgas, las plantas acuáticas son responsables de la **producción primaria** de los lagos (Wetzel, 1992; Krause-Jensen & Sand-Jensen, 1998). La dominancia de unas u otras determina dos posibles estados estables alternativos: uno denominado "claro", de alta transparencia del agua, baja biomasa fitoplanctónica y predominio de macrófitos sumergidos, y otro "turbio", de baja transparencia del agua, elevada biomasa fitoplanctónica y sin macrófitos sumergidos (Scheffer & Jeppesen, 1998).

Además, muchas especies tienen en los lechos de macrófitos su **hábitat o fuente de recursos fundamental**. Las **aves acuáticas** dependen de los macrófitos para obtener alimento y como hábitat (Schmidt *et al.*, 2005), así como los **peces**, que los utilizan como sustrato para la deposición de huevos, como refugio y áreas de depredación de otros animales más pequeños (Schriver *et al.*, 1995). Proporcionan también un refugio espacial para el zooplancton frente a depredadores (Timms & Moss, 1984) y están habitados por invertebrados asociados a plantas, así como por comunidades específicas de perifiton, constituido por un tapiz filamentoso de cianobacterias y algas de varios tipos al que se adhieren a su vez bacterias y pequeños animales (Persson & Eklov, 1995; Casado & Montes, 1995).

Las comunidades de plantas juegan un papel vital dentro de las comunidades lacustres, ya que **mejoran la calidad del agua** eliminando nutrientes que, de lo contrario, podrían estar disponibles para las algas ocasionando "blooms " (Engel, 1985). Por otra parte, el efecto de sombra que producen los macrófitos, especialmente de hojas flotantes, puede reducir de forma indirecta la abundancia de fitoplancton (Wetzel, 1975; Ozimek *et al.*, 1990). Además, algunas especies de macrófitos

sumergidos **pueden producir sustancias alelopáticas que afectan al fitoplancton y al perifiton** (Wium-Andersen et al., 1982; Jasser, 1995), y quizás también a niveles tróficos superiores (Lauridsen & Lodge, 1996; Burks et al., 2000).

Los macrófitos no solo pueden mejorar la calidad del agua mediante la captación de nutrientes, sino que **disminuyen la erosión del litoral**, previenen de **flujos de nutrientes** desde la tierra adyacente al agua abierta e influyen en la **calidad y cantidad de sedimento** (Spence, 1982; Barko & Smart, 1983; Wetzel, 1990).

Los macrófitos son organismos de vida relativamente larga en comparación con el fitoplancton y los invertebrados, lo que unido a su escasa movilidad hace que estén intrínsecamente vinculados a las condiciones medioambientales del sedimento y del agua que les rodea (Penning et al., 1998). Por ejemplo, la vegetación acuática refleja el estado nutricional de su hábitat inmediato mediante presencia/ausencia y abundancia (Suominen, 1968; Uotila, 1971). Como la mayoría de los organismos sésiles, los macrófitos reaccionan lentamente a cambios en la condición trófica del ecosistema por lo que pueden ser utilizados como indicadores a largo plazo, por lo que han sido ampliamente usados para **revelar la calidad del agua o las características del hábitat** (Arts et al., 1990; Melzer, 1999).

No obstante, la **importancia relativa de los diferentes aspectos mencionados no se manifiesta de igual forma en todos los sistemas lacustres** y depende de aspectos tales como el clima, la morfología del lago o la composición y densidad de la comunidad de plantas (Moss et al., 1997; Scheffer, 1998).

3. La Directiva Marco del Agua

La Directiva Marco del Agua (DMA) fue aprobada en diciembre del año 2000 con el fin de proteger y mejorar la calidad de todos los recursos hídricos (European Union, 2000). Esta Directiva propone un modelo de gestión del agua innovador, al transformar el concepto de calidad del agua en la medida del *estado ecológico*, definido como "una expresión de la calidad, de la estructura y del funcionamiento del ecosistema acuático". Su objetivo fundamental es alcanzar al menos un estado ecológico "bueno" de todas las masas de agua en el año 2015.

La DMA introduce los elementos ecológicos y biológicos en la gestión de las aguas, previamente basada en elementos físico-químicos. Los ecosistemas (ríos, lagos, acuíferos, zonas costeras) pasan a ser el centro de las decisiones de gestión y son divididos en unidades menores en las cuales hay posibilidades de alcanzar los objetivos propuestos en la DMA. Estas unidades menores corresponden a las masas de agua, que se convierten así en las unidades de gestión y clasificación.

Previamente al establecimiento del estado ecológico, la DMA requiere disponer de una clasificación de los hábitats acuáticos en tipos o ecotipos, utilizando uno de los dos sistemas (A o B) recogidos en el Anexo II de la Directiva (EC 2003). En el caso de las masas de agua superficial de la categoría lagos, se entiende por *tipo* un grupo de lagos que, en condición de referencia, tienen una composición o abundancia única de flora y fauna que está relacionada con una combinación determinada de factores medioambientales para ese grupo. El Sistema A es una tipología fija en la que están establecidos los parámetros y los valores de sus barreras (Tabla 1.1). Si se sigue este sistema, se clasificarán primero las masas de agua en regiones ecológicas (Figura 1.7) y a continuación en tipos, según los descriptores establecidos. El Sistema B permite una mayor flexibilidad en cuanto a los parámetros empleados y a sus barreras. En este sistema se clasificarán las masas de agua utilizando los valores correspondientes a una serie de descriptores obligatorios y a los descriptores optativos que se considere oportuno (Tabla 1.2). La premisa para el uso de este sistema es que debe garantizar el mismo grado de diferenciación que se debería alcanzar si se utilizase el sistema A.

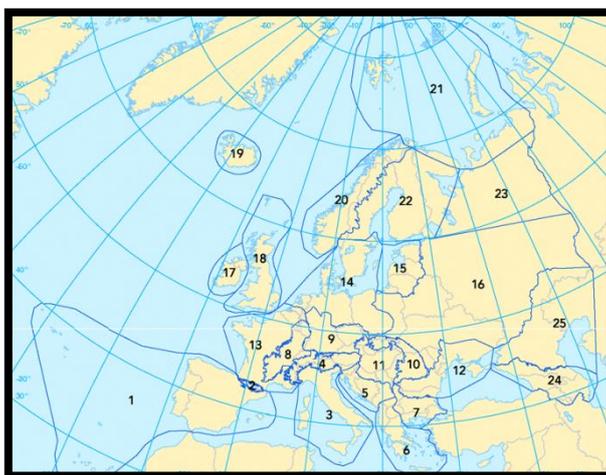


Figura 1.7. Regiones ecológicas. (1: Región ibérico-macaronésica; 2: Pirineos; 3: Italia, Córcega y Malta; 4: Alpes; 5: Balcanes occidentales dináricos; 6: Balcanes occidentales helénicos; 7: Balcanes orientales; 8: Tierras altas occidentales; 9: Tierras altas centrales; 10: Cárpatos; 11: Tierras bajas húngaras; 12: Provincia del Ponto; 13: Llanuras occidentales; 14: Llanuras centrales; 15: Provincia báltica; 16: Llanuras orientales; 17: Irlanda e Irlanda del Norte; 18: Gran Bretaña; 19: Islandia; 20: Tierras altas boreales; 21: Tundra; 22: Escudo fennoscandinavo; 23: Taiga; 24: Cáucaso; 25: Depresión del Caspio).

Tabla 1.1. Sistema A de clasificación de las masas de agua superficial, categoría lagos.

SISTEMA A	
TIPOLOGÍA FIJADA	Descriptores
REGIÓN ECOLÓGICA	Regiones ecológicas que figuran en el mapa A del Anexo XI
TIPOS	<p>Tipología en función de la altitud</p> <p style="padding-left: 40px;">Alta > 800 m Media 200 a 800 m Tierras bajas < 200 m</p> <p>Tipología según profundidad medida como profundidad media</p> <p style="padding-left: 40px;">< 3 m 3 m a 15 m > 15 m</p> <p>Tipología según el tamaño medido como superficie del lago</p> <p style="padding-left: 40px;">0.5 a 1 km² 1 a 10 km² 10 a 100 km² > 100 km²</p> <p>Geología</p> <p style="padding-left: 40px;">Calcáreo Silíceo Orgánico</p>

Tabla 1.2. Sistema B de clasificación de las masas de agua superficial de la categoría lagos.

SISTEMA B	
CARACTERIZACIÓN ALTERNATIVA	Factores físicos y químicos que determinan las características del lago y, por ende, la estructura y composición de la comunidad biológica
FACTORES OBLIGATORIOS	<p>Altitud</p> <p>Latitud</p> <p>Longitud</p> <p>Profundidad</p> <p>Geología</p> <p>Tamaño</p>
FACTORES OPTATIVOS	<p>Profundidad media del agua</p> <p>Forma del lago</p> <p>Tiempo de permanencia</p> <p>Temperatura media del aire</p> <p>Oscilación de la temperatura del aire</p> <p>Régimen de mezcla y estratificación del agua</p> <p>Capacidad de neutralización de ácidos</p> <p>Estado natural de los nutrientes</p> <p>Composición media del sustrato</p> <p>Fluctuación del nivel del agua</p>

Además, para establecer el estado ecológico es necesario definir los elementos de calidad o indicadores (elementos del medio que presenten una respuesta a las presiones) que van a ser utilizados. Existen tres tipos de elementos indicadores: hidromorfológicos, físico-químicos y biológicos. En la Tabla 1.3 se recogen los elementos indicadores de calidad en lagos, entre los que se encuentran la composición y abundancia de las comunidades de macrófitos.

Tabla 1.3. Elementos indicadores de calidad en lagos.

ELEMENTOS INDICADORES DE CALIDAD EN LAGOS	
<i>HIDROMORFOLÓGICOS</i>	Tiempo de residencia Conexión con aguas subterráneas Profundidad del lago Estructura y tipo de sustrato del fondo Estructura de la orilla
<i>FÍSICOS Y QUÍMICOS</i>	Transparencia Temperatura Oxígeno Salinidad Acidificación Nutrientes Contaminantes específicos
<i>BIOLÓGICOS</i>	Composición, abundancia y biomasa de fitoplancton Composición y abundancia de plantas y otras especies de flora acuática Composición y abundancia de la fauna de macroinvertebrados Composición, abundancia y estructura por edades de la fauna piscícola

Una vez establecidos los tipos y los elementos indicadores de calidad, se deben encontrar para cada uno de ellos las condiciones de referencia, las cuales permiten conocer el objetivo de calidad ecológica a mantener o restablecer (EC, 2003). A partir de índices que comparan las condiciones actuales del sistema acuático y las de referencia se establecen cinco clases de estado ecológico (muy bueno, bueno, moderado, deficiente y malo), las cuales aparecen definidas en el Anexo V.1.2. de la DMA.

❖ ***Papel de los macrófitos como bioindicadores***

Los bioindicadores son organismos o grupos de organismos que se emplean para conocer las cualidades de los ecosistemas, ya que están estrechamente relacionados con unas determinadas condiciones ambientales. Su presencia y abundancia informan sobre la integridad de los ecosistemas y su estado de

conservación. Su uso está cada vez más extendido en las tareas de gestión del medio ambiente, ya que proporcionan una gran cantidad de información de forma rápida y con un coste bastante bajo. (García et al., 2009).

Debido a que las plantas acuáticas son muy sensibles a los cambios que se producen en los medios en los que viven (salinidad, pH, temperatura, turbidez, nutrientes, etc.) se pueden utilizar como bioindicadores para un diagnóstico de la calidad ambiental o del estado de salud de los ecosistemas acuáticos. La presencia de determinadas especies, y su abundancia, o la ausencia de otras que esperábamos encontrar, nos informan con una precisión considerable de cómo se encuentran los hábitats y constituyen el punto de partida para desarrollar análisis posteriores, más complejos, que identificarán con exactitud los problemas concretos que se dan en los ecosistemas. (García et al., 2009).

En el marco de la aplicación de la DMA, los macrófitos se consideran útiles para la detección y seguimiento de las **presiones físico-químicas** que produzcan *reducción de la transparencia del agua, variación de la mineralización (conductividad y salinidad) o eutrofia*. Los macrófitos también son sensibles a las **presiones hidromorfológicas** que produzcan *variaciones del régimen de caudal, continuidad del río y características morfológicas del lecho en ríos; variación del nivel del agua en lagos o cambios en la duración del período de inundación en humedales; o variación de las características morfológicas del vaso en lagos*.

A pesar de todo lo expuesto, la información relativa a macrófitos acuáticos como bioindicadores en los ecosistemas acuáticos de nuestro país es escasa y fragmentaria. Las experiencias con indicadores basados en macrófitos, especialmente hidrófitos, se limitan en muchos casos al ámbito de la investigación y éstos todavía no se han incluido en las redes de control de calidad gestionadas por la Administración.

4. Lagos de montaña en la Península Ibérica

Los únicos lagos naturales que existen en la Península Ibérica se encuentran entre las cubetas glaciares de alta montaña, de ahí el interés de su estudio, ya que constituyen el único ejemplo de procesos limnológicos clave, que sólo se registran en ecosistemas acuáticos de estas características. En nuestro país los sistemas lacustres profundos son relativamente escasos; sin embargo, asociadas a la morfología glaciaria

son mucho más abundantes lagunas someras, e incluso turberas y prados encharcados (Casado & Montes, 1995).

Debido a los continuos procesos de erosión y transporte en la alta montaña, el destino de todas las cubetas es irse rellenando progresivamente. A medida que la profundidad y el volumen disminuyen, aumenta la proporción del área respecto al volumen, y, por tanto, las relaciones e intercambios de la masa de agua con su entorno físico se hacen cada vez más importantes. El sistema va perdiendo sus características de lago para transformarse en un humedal. Los sedimentos y los aportes exteriores van enriqueciendo el agua en sales y nutrientes, y lo que antes eran aguas puras y claras, sin apenas alimento ni, por tanto, organismos, comienzan a hacerse más turbias y verdosas al aumentar el fitoplancton y, en general, la producción del sistema. Se trata de un proceso natural, asociado a la colmatación, de tránsito de condiciones oligotróficas, es decir, con muy pocos nutrientes, hacia una incipiente eutrofia, es decir, una abundancia de nutrientes. El problema es que este proceso, que se desarrolla lentamente a lo largo de cientos y miles de años, puede ser acelerado bruscamente por la intervención humana (Casado y Montes, 1995).

En cualquier caso, los ecosistemas acuáticos de montaña presentan características ecológicas muy especiales creadas por las duras condiciones climáticas, soportando condiciones extremas de luz y temperatura y permaneciendo cubiertos de hielo durante el invierno; hecho que condiciona enormemente la dinámica de la radiación, hidrología, nutrientes y comunidades de organismos (Hutchinson, 1975; Catalán, 1987; Bretschko, 1995).

En general, son sistemas de aguas frías, transparentes, poco mineralizadas, de baja alcalinidad, saturadas en oxígeno, muy pobres en nutrientes y sometidas a un ciclo anual muy marcado. El régimen hidrológico, con abundancia de precipitaciones, es característicamente abierto y superficial, con continuas entradas y salidas que mantienen una rápida renovación del agua. Sin embargo, si la cubeta se asienta sobre rocas calizas y, sobre todo, si en su génesis han intervenido procesos kársticos, como ocurre en la Cordillera Cantábrica, la masa de agua tiene, además, entradas y salidas en relación con el acuífero kárstico, y una tasa de renovación más baja. En estos casos, el contenido en sales, fundamentalmente carbonato cálcico, puede ser más alto, así como la reserva alcalina aumenta considerablemente, y su pH tiende a ser algo básico (Casado & Montes, 1995).

Precisamente, la baja alcalinidad determina otra característica de estos medios: su poca capacidad para tamponar o neutralizar cambios en la acidez de las aguas, con lo

que el pH puede oscilar considerablemente (de 5 a 8) en respuesta a distintos factores y a sus cambios en los ciclos diarios y estacionales del sistema. Por esta razón, presentan una fragilidad máxima ante impactos externos, como la lluvia ácida. La escasez de nutrientes, principalmente de fósforo, cuya falta limita la producción del fitoplancton y en general del sistema, y la ausencia de cantidades importantes de materiales finos en suspensión mantienen una gran transparencia en las aguas, que es lo que les da su color característico (Casado & Montes, 1995). La producción fitoplanctónica es generalmente escasa (Fott *et al.*, 1999; Simona *et al.*, 1999), así como el número de especies, que además tiende a disminuir con la altitud (Lukavský, 1994; Nauwerck, 1994).

Los núcleos montañosos se disponen alejados unos de otros por la geografía peninsular, lo que plantea interesantes problemas biogeográficos de colonización y aislamiento en las poblaciones de los organismos acuáticos. La distribución de los lagos y lagunas sigue un gradiente latitudinal norte-sur, y otro altitudinal, reflejo de las cotas latitudinales y altitudinales de acción de los hielos glaciares: las cubetas lacustres son menos abundantes hacia el sur, donde además quedan restringidas a mayores altitudes (Pascual *et al.*, 2000). El mayor desarrollo glaciar se produjo en los sistemas montañosos del norte de la Península, especialmente en Pirineos, así como en el Sistema Central, norte de la Cordillera Ibérica y Sierra Nevada (Gutiérrez-Elorza, 1994). En Sierra Nevada la mayoría de los lagos se encuentran entre los 2800 m. y los 3050 m. de altitud (Morales-Baquero *et al.*, 1992), mientras que en las montañas septentrionales podemos encontrar cubetas lacustres glaciares a partir de 1000 m., como es el caso del Lago de Sanabria (Sierra Segundera) o los lagos Enol y La Ercina (Cordillera Cantábrica).

En general, el estado de conservación de los ecosistemas acuáticos de montaña en España es aceptable (Fernández-Sañudo *et al.*, 2000), aunque han sufrido y sufren diversos impactos. Las principales alteraciones se derivan del represamiento para aprovechamiento hidroeléctrico o para riego y la influencia de la ganadería. También son impactos destacables la creación de cotos de pesca (Antón, 2000), la introducción de especies piscícolas alóctonas (Almodóvar & Elvira, 2000; Granados *et al.*, 2000), y actualmente la presión turística, especialmente en espacios naturales protegidos (Fernández-Sañudo *et al.*, 2000).

5. Objetivos

Los objetivos que se abordarán a lo largo de los diferentes capítulos de esta tesis son los siguientes:

- ❖ Caracterizar la vegetación macrófita, a nivel específico y de grupos funcionales, de 39 lagos y lagunas situados en diferentes sistemas montañosos del cuadrante noroccidental de la Península Ibérica. **(Capítulo 4)**
- ❖ Estudiar la influencia de la temporalidad y las variables asociadas a ésta sobre la composición y estructura de las comunidades de macrófitos, en términos de riqueza, diversidad y cobertura. **(Capítulo 4)**
- ❖ Identificar las características ambientales más determinantes de la comunidad de macrófitos en los sistemas temporales y en los permanentes. **(Capítulo 4)**
- ❖ Evaluar la importancia relativa de las variables medioambientales a tres escalas diferentes (variables locales, de cuenca y de localización) en los patrones de distribución de los macrófitos, tanto a nivel taxonómico como a nivel de grupos funcionales. **(Capítulo 5)**
- ❖ Evaluar la variabilidad natural de las comunidades de macrófitos en una serie de lagos y lagunas de montaña que se consideran en condición de referencia, con objeto de desarrollar una tipología que sea biológicamente relevante. **(Capítulo 6)**
- ❖ En función de los resultados obtenidos en la tipología, evaluar si las tipologías previas elaboradas en España son apropiadas para estratificar la variación en la distribución natural de los macrófitos en los sistemas acuáticos de montaña. **(Capítulo 6)**
- ❖ Examinar la validez de los grupos funcionales de macrófitos en el establecimiento de tipologías como alternativa al enfoque taxonómico. **(Capítulo 6)**
- ❖ Comparar el papel de las diferentes formas de crecimiento de los macrófitos (especies emergentes, hidrófitos de hojas flotantes e hidrófitos sumergidos) y

del agua libre de vegetación en la creación de hábitats diferenciados en cuanto a sus características ambientales, incluyendo hidroquímica y variables asociadas al desarrollo del perifiton, en dos lagos de montaña de la provincia de León; el lago Isoba y la laguna Grande de Babia. **(Capítulo 7)**

- ❖ Valorar la influencia de las diferentes formas de crecimiento de los macrófitos sobre la composición y estructura de la comunidad del zooplancton. **(Capítulo 7)**

BIBLIOGRAFÍA

Ali, M.M., Murphy, K.J., Abernethy, V.J. (1999). *Macrophyte functional variables versus species assemblages as predictors of trophic status in flowing waters.* Hydrobiologia, 415: 131-138.

Ali, M. M. (2003). *Plant functional types in Lake Nubia in relation to physicogeographic factors.* Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters, 33(4): 305-315.

Almodóvar, A., Elvira, B. (2000). *Clasificación y conservación de los lagos de alta montaña de España según su ictiofauna.* En: Granados, I. y Toro, M. (eds.). Conservación de lagos y humedales de alta montaña de la Península Ibérica. Colección de Estudios, nº63, Madrid. Ediciones de la Universidad Autónoma de Madrid, p.: 201-206.

Antón, F.J. (2000). *Diagnóstico y propuesta de conservación de las lagunas de Valdelaguna y Neila (Burgos).* En: Granados, I. y Toro, M. (eds.). Conservación de lagos y humedales de alta montaña de la Península Ibérica. Colección de Estudios, nº63, Madrid. Ediciones de la Universidad Autónoma de Madrid, p.: 259-274.

Araki, S., Washitani, I. (2000). *Seed dormancy/germination traits of seven Persicaria species and their implication in soil seed-bank strategy.* Ecological Research 15(1): 33-46.

Arber, A. (1920). *Water Plants. A study of Aquatic Angiosperms.* Cambridge University Press, Cambridge. 436 pp.

Arts, G.H.P., Roelofs, J.G.M., De Lyon, M.J.H. (1990). *Differential tolerances among soft-water macrophyte species to acidification.* Canadian Journal of Botany, 68: 2127-2134.

Barko, J.W., Smart, R.M. (1983). *Effects of organic matter additions to sediment on the growth of aquatic plants.* J. Ecol., 71: 161-176.

Boston, H.L., Adams, M.S., Pienkowski, T.P. (1987). *Utilization of sediment CO₂ by selected North American isoetids.* Ann. Bot., 60: 485-494.

Bretschko, G. (1995). *Opportunities for high alpine research, the Lake "Vorderer Finstertaler See" as an example (Küthai, Tirol, 2237 m.a.s.l.).* Limnologica, 25(2): 105-108.

Brix, H. (1990). *Uptake and photosynthetic utilization of sediment-derived carbon by *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel.* Aquatic Botany, 38: 377-389.

Burks, R.L., Jeppesen, E., Lodge, D.M. (2000). *Macrophyte and fish chemicals suppress *Daphnia* growth and alter life-history traits.* Oikos, 88: 139-148.

Capon, S.J., Brock, M.A. (2006). *Flood variability, soil seed bank dynamics and vegetation resilience in a desert floodplain.* Freshwater Biology, 51: 206-223.

- Carpenter, S.R., Lodge, D.M. (1986).** *Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes.* Aquatic Botany, 26: 341-370.
- Casado de Otaola, S., Montes del Olmo, C. (1995).** *Guía de los lagos y humedales de España.* J.M. Reyero Editor. 255 pp.
- Catalán, J. (1987).** *Limnologia de l'estany Redó (Pirineu Central).* Tesis doctoral. Universitat de Barcelona. Departament d'Ecologia. 229 pp.
- Cirujano, S., Medina, L. (2002).** *Plantas acuáticas de las lagunas y humedales de Castilla-La Mancha.* Real Jardín Botánico, CSIC, Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha, España.
- den Hartog, C., Segal, S. (1964).** *A new classification of the water plants communities.* Acta Botanica Neerlandica, 13: 367-393.
- den Hartog, C., van der Velde, G. (1988).** *Structural aspects of aquatic plant communities.* In: Symoens J.J. (ed.). Vegetation of inland waters. Handbook of vegetation science, vol. 15(1). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 113-153.
- EC, 2003.** *WFD CIS Guidance Document N° 10. River and lakes - Typology, reference conditions and classification systems.* Office for Official Publications of the European Communities. Luxembourg, 87 pp.
- Engel, S. (1985).** *Aquatic community interactions of submerged macrophytes.* Wisconsin Department of Natural Resources Tech. Bulletin N° 156. 79 pp.
- European Union (2000).** *Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council of 23 October 2000 establishing a framework for communities in the field of water policy.* Official Journal of the European Communities L 327/1, 22-12-2000.
- Fernández-Sañudo, P., García, J., Pérez, M.E., Pascual, M.L., Hidalgo, J., Rodríguez, A., Montes, C. (2000).** *La protección y conservación de los lagos y lagunas de alta montaña en la España Peninsular.* En: Granados, I. y Toro, M. (eds.). Conservación de lagos y humedales de alta montaña de la Península Ibérica. Colección de Estudios, n°63. Ediciones de la Universidad Autónoma de Madrid. pp.: 33-49.
- Fott, J., Blažo, M., Stuchlík, E., Strunecký, O. (1999).** *Phytoplankton in three Tatra Mountain lakes of different acidification status.* In: Straškrabová, V., Callieri, C. & Fott, J. (eds.). Pelagic food web in mountain lakes. Mountain Lakes Research Program. Journal of Limnology, 58(2): 107-116.
- García, P., Fernández, R., Cirujano, S. (2009).** *Habitantes del agua. Macrófitos.* Agencia andaluza del agua. Conserjería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía.

- Gitay, H., Noble, I.R. (1997).** *What are functional types and how should we seek them?* In: Smith, T.M., Shugart, H.H., Woodward, F.I. (eds.). *Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 3-19.
- Granados, I., Toro, M., Navalón, L. (2000).** *Control de impactos ambientales y restauración del medio en la laguna de Peñalara y su cuenca (Sierra de Guadarrama, Madrid)*. En: Granados, I. y Toro, M. (eds.). *Conservación de lagos y humedales de alta montaña de la Península Ibérica*. Colección de Estudios, nº63. Ediciones de la Universidad Autónoma de Madrid. pp.: 235-246.
- Gutiérrez-Elorza, M. (1994).** *Introducción a la geomorfología española*. En: Gutiérrez-Elorza, M. (Coord.). *Geomorfología de España*. Madrid. Editorial Rueda, pp.: 1-24.
- Hutchinson, G.E. (1975).** *A Treatise on Limnology, Vol. III: Limnological Botany*. Willey, New York.
- Hyldgaard, B., Brix, H. (2011).** *Plasticity in carbon acquisition of the heterophyllous Luronium natans: an endangered freshwater species in Europe*. *Aquatic Botany*, 94: 127-133.
- Jasser, I. (1995).** *The influence of macrophytes on a phytoplankton community in experimental conditions*. *Hydrobiologia*, 306: 21-32.
- Jeppesen, E., Lauridsen, T. L., Kairesalo, T., Perrow, M. R. (1998).** *Impact of submerged macrophytes on fish-zooplankton interactions in lakes*. In Jeppesen, E., Søndergaard, Ma., Søndergaard, Mo., Christoffersen, K. (eds.). *The structuring role of submerge macrophytes in lakes*, v. 131. Springer Verlag.
- Krause-Jensen, D., Sand-Jensen, K. (1998).** *Light attenuation and photosynthesis of aquatic plant communities*. *Limnology and Oceanography*, 43(3): 396-40.7
- Lauridsen, T.L., Lodge, D.M. (1996).** *Avoidance of Daphnia magna by fish and macrophytes chemical cues and predator-mediated use of macrophyte habitat*. *Limnology and Oceanography*, 41: 794-798.
- Liao, B.H., Wang, X.H. (2010).** *Plant functional group classifications and a generalized hierarchical framework of plant functional traits*. *Afr. J. Biotechnol.*, 9: 9208-9213.
- Lukavský, J. (1994).** *Algal flora of lakes in the High Tatra Mountains (Slovakia)*. In: Fott, J. (ed.). *Limnology of mountain lakes*. *Hydrobiologia*, 274: 65-74.
- Luther, H. (1949).** *Vorschlag zu einer ökologischen Grundeinteilung der Hydrophyten*. *Acta Botanica Fennica*, 44: 1-15.
- Madsen, T. V., Olesen, B., Bagger, J. (2002).** *Carbon acquisition and carbon dynamics by aquatic isoetids*. *Aquatic Botany*, 73: 351-371.

- Margalef, R. (1983).** *Algas del bentos y macrófitos*. En: Limnología. Ediciones Omega, S.A., Barcelona, pp. 405-478.
- McLaren, J.R. (2006).** *Effects of Plant Functional Group Identity on Ecosystem Processes*. Ecological Society of America 91st Annual Meeting Memphis, Tennessee.
- Melzer, A. (1999).** *Aquatic macrophytes as tools for lake management*. Hydrobiologia, 396: 181-190.
- Morales-Baquero, R., Carrillo, P., Cruz-Pizarro, L., Sánchez-Castillo, P. (1992).** *Southernmost high mountain lakes in Europe (Sierra Nevada) as reference sites for pollution and climate change monitoring*. Limnetica, 8: 39-47.
- Moss, B., Madgwick, J., Phillips, G. (1997).** *A Guide to the Restoration of Nutrient-Rich Shallow Lakes*. Broads Authority, Norwich, 180 pp.
- Nauwerck, A. (1994).** *A survey on water chemistry and plankton in high mountain lakes in northern Swedish Lapland*. In: Fott, J. (ed.). Limnology of mountain lakes. Hydrobiologia, 274: 91-100.
- Olofsson, J. (2006).** *Short- and long-term effects of changes in reindeer grazing pressure on tundra heath vegetation*. Journal of Ecology, 94: 431-440.
- Ozimek, T., Gulati, R.D., van Donk, E. (1990).** *Can macrophytes be useful in biomanipulation of lakes? The lake Zwemlust example*. Hydrobiologia 200/201: 399-407.
- Pascual, M.L., Rodríguez, A., Hidalgo, J., Borja, F., Díaz, F., Montes, C. (2000).** *Distribución y caracterización morfológica y morfométrica de lagos y humedales de alta montaña de la Península Ibérica*. Colección de Estudios, nº36. Madrid. Ediciones de la Universidad Autónoma de Madrid, pp.: 51-77.
- Penning, W.E., Dudley, B., Mjelde, M., Hellsten, S., Hanganu, J., Kolada, A., van den Berg, M., Poikane, S., Phillips, G., Willby, N., Ecke, F. (2008).** *Using aquatic macrophyte community indices to define the ecological status of European lakes*. Aquatic Ecology, 42: 253-264.
- Persson, L., Eklov, P. (1995).** *Prey refuges affecting interactions between piscivorous perch and juvenile perch and roach*. Ecology, 76: 70-81.
- Raven, J.A., Handley, L.L., Macfarlane, J.J., McInroy, S., McKenzie, L., Richards, J.H., Samuelsson, G. (1988).** *The role of CO₂ uptake by roots and CAM in acquisition of inorganic C by plants of the isoetid life-form: a review, with new data on Eriocaulon decangulare L.* New Phytologist, 108: 125-148.
- Sand-Jensen, K., Prahl, C., Stockholm, H. (1982).** *Oxygen release from roots of submerged aquatic macrophytes*. Oikos, 38: 349-354.

- Scheffer, M. (1998).** *Ecology of shallow lakes*. Chapman & Hall, London, UK.
- Scheffer, M., Jeppesen, E. (1998).** *Alternative stable states*. In: Jeppesen, E., Søndergaard, Ma., Søndergaard, Mo., Christoffersen, K. (eds.), *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*, pp: 397-406. Springer, New York.
- Schmidt, M. B., Gassner, H., Meyer, E. I. (2005).** *Distribution and biomass of an underfished vendace, Coregonus albula, population in a mesotrophic German reservoir*. *Fisheries Management and Ecology*, 12: 169-175.
- Schriver, P., Bøgestrand, J., Jeppesen, E., Søndergaard, M. (1995).** *Impact of submerged macrophytes on fish-zooplankton-phytoplankton interactions - large-scale enclosure experiments in a shallow eutrophic lake*. *Freshwater Biology*, 33: 255-270.
- Sculthorpe, C.D. (1967).** *The biology of aquatic vascular plants*. Edward Arnold, London.
- Seabloom, E.W., Moloney, K.A., van der Valk, A.G. (2001).** *Constraints on the establishment of plants along a fluctuating water-depth gradient*. *Ecology*, 82: 2216-2232.
- Simona, M., Barbieri, A., Veronesi, M., Malusardi, S., Straškrabová, V. (1999).** *Seasonal dynamics of plankton in a mountain lake in the southern Alps (Laghetto Inferiore, Switzerland)*. In: Straškrabová, V., Callieri, C. & Fott, J. (eds.). *Pelagic food web in mountain lakes*. MOUNTAIN LAKES RESEARCH PROGRAM. *Journal of Limnology*, 58(2): 169-178.
- Solbrig, O.T. (1993).** *Plant traits and adaptive strategies: Their role in ecosystem function*. In: Schulze E.-D., Mooney H.A. (eds.). *Biodiversity and Ecosystem Function*. Springer-Verlag, Heidelberg, pp. 97-116.
- Spence, D.H.N. (1982).** *The zonation of Plants in Freshwater Lakes*. *Advances Ecol. Res.*, 12: 37-125.
- Suominen, J. (1968).** *Changes in the aquatic macroflora of the polluted Lake Rautavesi, SW-Finland*. *Ann. Bot. Fenn.*, 5: 65-81.
- 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.
- Uotila, P. (1971).** *Distribution and ecological features of hydrophytes in the polluted Lake Vanajavesi, S-Finland*. *Ann. Bot. Fenn.*, 8: 257-295.
- Wetzel, R.G. (1975).** *Limnology*. W.B. Saunders Co., Philadelphia, 743 pp.
- Wetzel, R.G. (1990).** *Land-water interfaces: Metabolic and limnological regulators*. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 24: 6-24.

Wetzel, R.G. (1992). *Gradient-dominated ecosystems: Sources and regulatory functions of dissolved organic matter in freshwater ecosystems.* *Hydrobiologia*, 229: 181-198.

Wetzel, R.G. (2001). *Limnology. Lake and rivers ecosystems.* 3rd ed. San Diego: Academic Press.

Wilcox, D.A., Meeker, J.E. (1992). *Implications for faunal habitat related to altered macrophyte structure in regulated lakes in northern Minnesota.* *Wetlands*, 12: 192-203.

Wium-Andersen, S., Christophersen, C., Houen, G. (1982). *Allelopathic effects on phytoplankton by substances isolated from aquatic macrophytes (Charales).* *Oikos*, 39: 187-190.

CAPÍTULO 2. ÁREA DE ESTUDIO

ÍNDICE

1. CARACTERÍSTICAS DE LA ZONA DE ESTUDIO.....	33
2. SELECCIÓN DE LOS LAGOS Y LAGUNAS ESTUDIADOS.....	36
BIBLIOGRAFÍA.....	39

1. Características de las zonas de estudio

Los lagos y lagunas incluidos en este estudio se sitúan en los siguientes sistemas montañosos del cuadrante noroccidental de la Península Ibérica:

- **Sistema Central**

La Sierra de Gredos se localiza en el centro del Sistema Central, constituyendo su núcleo principal. Es un espacio natural relativamente amplio (86.235 hectáreas), protegido bajo la figura de Parque Regional desde el año 1996. Los glaciares pleistocénicos jugaron en este área un importante papel erosivo, originando tras su retirada diferentes lagunas de montaña. De las muestreadas, ocho se encuentran en esta sierra: **Cimera (AV-1)**, **Grande de Gredos (AV-3)**, **El Trampal 2(AV-4)**, **El Barco (AV-5)**, **Los Caballeros (AV-7)**, **Cuadrada (AV-8)**, **Cervunal (AV-9)** y **Bajera (AV-10)**. En cuanto a su composición litológica, la Sierra de Gredos está formada por rocas ígneas, principalmente granitos, granodioritas y granitos bióticos porfídicos.

- **Macizo Galaico-Leonés**

El macizo Galaico-Leonés es un sistema de sierras y montañas situadas en la comunidad autónoma de Galicia y en el noroeste de la comunidad autónoma de Castilla y León, en las provincias de Zamora y León, en el área conocida como Montes de León.

En la parte sur del complejo montañoso de Montes de León, concretamente en la Sierra Segundera, se enmarca el Parque Natural del Lago de Sanabria y alrededores, declarado en 1978, con una superficie de 22.365 hectáreas. El origen de este espacio natural se sitúa en las fases más frías del Cuaternario, cuando en Sanabria se establecieron las condiciones glaciares que afectaron notablemente al modelado de sus montañas. La retirada de las grandes acumulaciones de hielo y nieve dio lugar al Lago de Sanabria, considerado el mayor lago de origen glaciar de la Península Ibérica, así como a una serie de lagunas más pequeñas diseminadas por la sierra, que conjuntamente suponen uno de los grupos glaciares más importantes de la península. Doce de las lagunas muestreadas se enmarcan dentro de dicho conjunto glaciar: **Lacillo (ZA-3)**, **Cuadro (ZA-5)**, **Clara Grande (ZA-6)**, **Clara Pequeña (ZA-7)**, **La Roya (ZA-8)**, **Yegua (ZA-11)**, **Peces (ZA-13)**, **Camposagrado (ZA-13)**, **Castromil (ZA-14)**, **Aguas Cernidas (ZA-15)**, **Mancas(ZA-16)** y **Sotillo (ZA-17)**. En la composición litológica de Sanabria abundan los gneises, rocas de naturaleza siliclástica.

En la Sierra de la Cabrera, enmarcada en la provincia de León, se han estudiado otras dos lagunas, ambas bajo la figura de protección de Monumentos Naturales desde 1990: **La Baña (LE-7)** y **Truchillas (LE-11)**. En esta zona abundan las pizarras metamórficas. El primero de los lagos se encuentra emplazado y rodeado por pizarras, cuarcitas y areniscas, mientras que Truchillas se asienta sobre cuarcitas.

▪ **Cordillera Cantábrica**

Esta cordillera se extiende a lo largo de 480 km en dirección oeste-este desde el Macizo Galaico-Leonés hasta los Montes Vascos, por las comunidades autónomas de Castilla y León, Asturias y Cantabria. No obstante, geológicamente hablando se considera por un lado el macizo Astur-leonés, al occidente de la cadena montañosa, y lo que sería la cordillera en sentido estricto, que se extiende desde los Picos de Europa hasta las estribaciones de los Pirineos. Dentro de la Cordillera Cantábrica se muestrearon una serie de lagunas enmarcadas en diferentes zonas de la misma.

La comarca leonesa de Babia, declarada Reserva de la Biosfera por la UNESCO en 2004, se sitúa en la parte más occidental de la cordillera, dentro del Espacio Natural del Valle de San Emiliano, el cual comprende 55.200 hectáreas. Dentro de ella se muestrearon 4 lagunas de montaña de origen glaciar: lagunas de **Las Verdes (LE-1)**, **La Mata I (LE-3)** y **La Mata II (LE-4)** y la **Laguna Grande de Babia (LE-5)**. Estas tres últimas se reconocen como LIG (lugar de interés geológico). En este área se da una alternancia de materiales sedimentarios, pero con un fuerte predominio de los carbonatados (calizas y dolomías) sobre los siliclásticos. Las lagunas Grande de Babia y Las Verdes se asientan sobre una estrecha franja de lutitas, pero se encuentran rodeadas por calizas. Las lagunas de La Mata se encuentran ubicadas sobre areniscas y pizarras.

En la parte noreste de la provincia de León se localiza otro núcleo de muestreo, correspondiente con la cuenca del alto Porma (puerto de San Isidro). Aquí se muestrearon los sistemas lacustres **Ausente (LE-2)**, **Robledo (LE-8)** e **Isoba (LE-9)**. Las rocas sedimentarias predominantes son las siliclásticas, aunque algunos de los lagos se encuentran ampliamente rodeados por rocas carbonatadas, como es el caso de Isoba, emplazado sobre una estrecha franja de lutitas y areniscas. Por su parte, el lago Ausente se encuentra sobre cuarcitas y la laguna de Robledo sobre lutitas.

Más hacia el este y ya en la provincia de Asturias, se localizan los lagos **Enol (AS-1)** y **La Ercina (AS-2)**, enmarcados dentro del macizo occidental del Parque Nacional de Picos de Europa, el cual se extiende también por las provincias de Cantabria y León. El macizo occidental fue declarado Parque Nacional de la Montaña

de Covadonga en 1918, siendo el primer espacio protegido de nuestro país. Inicialmente comprendía 16.925 hectáreas, hasta que en 1995 se amplió su extensión hasta las 64.660 hectáreas. El sustrato rocoso, tanto del lecho lacustre como de la gran mayoría de la cuenca de drenaje, está caracterizado por el predominio de materiales carbonatados de carácter básico, dominado por calizas.

Dos de las lagunas muestreadas dentro de la Cordillera Cantábrica, el **Pozo de Las Lomas (PA-1)** y el **Pozo Curavacas (PA-3)**, se sitúan dentro del Parque Natural de Fuentes Carrionas y Fuente Cobre, en la Montaña Palentina, el cual ocupa una superficie de 78.360 hectáreas y fue declarado en el año 2000. En este área también existe una alternancia de litologías, pero en este caso predominan claramente las rocas siliclásticas. Los dos sistemas lacustres estudiados se sitúan sobre conglomerados cuarcíticos. Destaca la presencia de una intrusión (rareza en el ámbito cantábrico) de rocas ígneas en las cuencas de recepción de los mismos.

▪ **Sistema Ibérico**

Dentro del Sistema Ibérico se seleccionaron lagunas localizadas en tres áreas relativamente cercanas: la Sierra de Neila, los Picos de Urbión y la Sierra de Cebollera; ubicadas entre las provincias de Burgos, Soria y La Rioja.

La Sierra de Neila es un pequeño conjunto montañoso situado en el extremo sureste de la provincia de Burgos, que se levanta entre los Picos de Urbión y la extensa Sierra de la Demanda. Forma parte del Parque Natural de las Lagunas Glaciares de Neila, declarado en el año 2008 y que ocupa 6.290 hectáreas. **Las Pardillas (BU-1)** y la **Laguna Negra de Neila (BU-5)** fueron las dos lagunas muestreadas en este área. Ambas están emplazadas sobre areniscas conglomeríticas y arcillas.

En el área de los Picos de Urbión, en Soria, se muestrearon tres lagunas: **Negra de Urbión (SO-2)**, **Larga (SO-3)** y **Helada (SO-4)**. Todas pertenecen al Parque Natural de la Laguna Negra y Circos Glaciares de Urbión, declarado en 2008 y que se extiende a lo largo de 4.617 hectáreas.

Por último, la Sierra de Cebollera, que da nombre al parque natural donde se enmarca (Parque Natural de Sierra Cebollera, declarado en 1995 y que ocupa 23.640 hectáreas entre la provincia castellano-leonesa de Soria y la comunidad autónoma de La Rioja), completa el área de estudio de esta tesis. En ella se muestreó una única laguna, **Cebollera (SO-5)**, en Soria.

Tanto las lagunas de la Sierra de Urbión como las de Cebollera se encuentran sobre litologías siliclásticas (calcarenitas, limonitas, conglomerados silíceos y cuarzoarenitas).

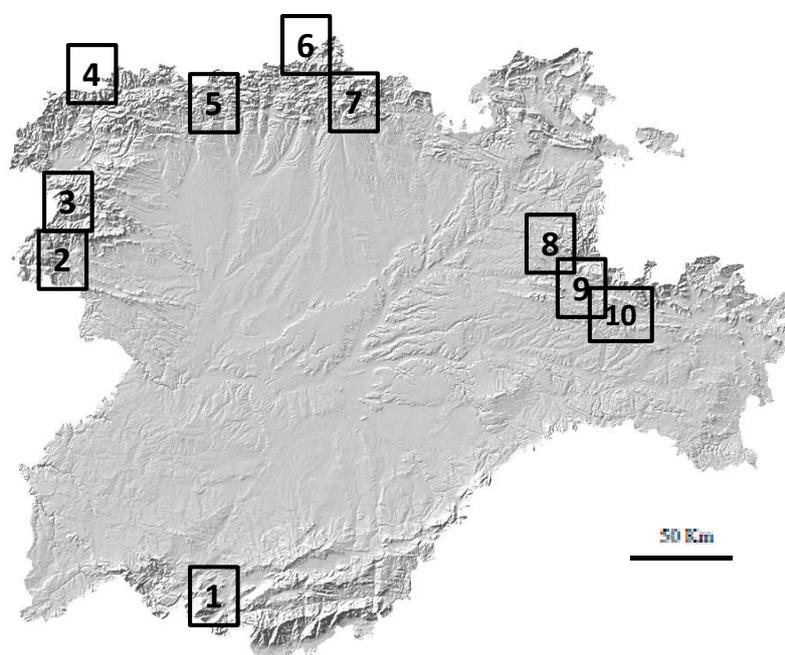


Figura 2.1. Zonas muestradas. 1: Gredos; 2: Sanabria; 3: La Cabrera; 4: Babia; 5: San Isidro; 6: Picos de Europa; 7: Fuentes Carrionas; 8: Neila; 9: Urbión; 10: Cebollera.

2. Selección de los lagos y lagunas estudiados

Para la selección de los sistemas lacustres incluidos en esta tesis se recogieron datos de lagos y lagunas incluidos dentro del proyecto "*Bases científicas para la definición del estado ecológico de los lagos y lagunas de montaña de la Cuenca del Duero. Establecimiento de indicadores de calidad y condiciones de referencia*", (CGL2006-03927/BOS) llevado a cabo por el Departamento de Biodiversidad y Gestión Ambiental de la Universidad de León.

El objetivo fundamental de dicho proyecto consistía en definir las condiciones de referencia para los distintos ecotipos de lagos de montaña establecidos en la tipología elaborada por el CEDEX. Se recurrió para ello a la elaboración de una red espacial de lugares mínimamente alterados que se validaron mediante los datos obtenidos por muestreo de los elementos de calidad establecidos por la Directiva Marco

del Agua. Se pretendía disponer de un conjunto de sistemas lacustres heterogéneo, para lo que se utilizaron los siguientes **criterios de selección de lagos y lagunas**:

- Lagos y lagunas distribuidos por toda la zona de estudio.
- Nivel de calidad de los sistemas desde muy bueno (localidades de referencia) hasta fuertemente degradado.
- Los sistemas alterados debían estar afectados, en la medida de lo posible, por impactos de diferente naturaleza, puesto que éstos pueden tener efectos diferentes sobre los elementos indicadores.
- Debían estar representados tanto sistemas permanentes como temporales.
- Se excluyeron enclaves excesivamente alejados. Igualmente, cuando existían varias localidades que se ajustaban a los requisitos demandados por los objetivos del proyecto, se optó por los más accesibles.

Una vez establecidos los criterios de selección, se utilizaron como **bases de datos** el Catálogo de Zonas Húmedas de Castilla y León y su ampliación (Decreto 194/1994, BOCyL 31 agosto de 1994; Decreto 125/2001, BOCyL 25 de abril de 2001) y el Inventario y Tipificación de las Zonas Húmedas de la España Peninsular realizado por la Dirección General de Obras Hidráulicas (1990).

La selección final de lagos y lagunas incluidos en el proyecto fue de (56). Todos estos enclaves fueron visitados y se excluyeron para la realización de esta tesis aquellos sistemas que carecían de macrófitos o que estaban altamente alterados (por ejemplo, sistemas muy turbios o eutróficos).

En estudios de este tipo, en ocasiones, resulta recomendable extender el área de estudio, con objeto de incluir ciertos tipos de lagunas escasamente representados en ella. En tales casos, la opción más recomendable es recurrir a localidades situadas en regiones próximas (U.S. EPA, 2002b). En relación a esto, en el año 2010 se realizó un estudio limnológico de los lagos Enol y Ercina, solicitado por el Ministerio de Medio Ambiente (Organismo Parques Nacionales). Con este motivo, se decidió incluir estas dos lagunas, localizadas en el Principado de Asturias, y que se caracterizan por situarse sobre sustrato calizo, aspecto escasamente representado en la Cuenca del Duero. Por ello, se realizaron los muestreos pertinentes en los lagos Enol y La Ercina.

En el **Anexo 1** aparecen detallados todos los sistemas lacustres incluidos en esta tesis, junto con sus características físico-químicas, morfométricas y de localización. Están recogidas también variables de la cuenca de los lagos y lagunas.

BIBLIOGRAFÍA

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 31-08-1994).

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 (BOCyL 25-04-2001).

Dirección General de Obras Hidráulicas (1990). *Estudio de las zonas húmedas de la España Peninsular. Inventario y Tipificación.*

CAPÍTULO 3. METODOLOGÍA

ÍNDICE

1. MUESTREO.....	45
1.1. Variables físico-químicas.....	45
1.2. Otras variables ambientales.....	46
1.3. Vegetación.....	46
2. DETERMINACIÓN ANALÍTICA.....	48
2.1. Variables físico-químicas del agua.....	48
3. DETERMINACIÓN TAXONÓMICA.....	49
3.1. Vegetación.....	49
BIBLIOGRAFÍA.....	50

1. Muestreo

El muestreo de los 39 lagos y lagunas estudiados se realizó en varias campañas durante los meses de junio y julio de 2007, 2008 y 2010. En dichas campañas se tomaron muestras de agua y macrófitos, además de efectuarse medidas de distintas características físico-químicas del agua y variables ambientales del lago. Adicionalmente, en el año 2009, en el lago Isoba y en la Laguna Grande de Babia se realizó un muestreo periódico, entre los meses de junio a octubre, en el que se recogieron datos de una serie de variables físico-químicas, así como muestras de perifiton y zooplancton, en los diferentes hábitats de los macrófitos dominantes y en las áreas sin vegetación. En el capítulo correspondiente a este estudio se detallará la metodología más específica.

1.1. Variables físico-químicas

En cada lago se realizaron transectos desde la orilla hasta el centro de la laguna, tomando muestras de agua aleatoriamente en zonas desprovistas de vegetación mediante un corer de 6 cm de diámetro y un metro de longitud. Éstas se integraron en una muestra final de agua para la determinación posterior en el laboratorio de la alcalinidad, nutrientes totales (nitrógeno y fósforo) y disueltos (nitrato y ortofosfato) y el contenido en clorofila *a* fitoplanctónica. A partir de la muestra integrada de agua se tomaron cuatro volúmenes de 250 ml para el análisis de los nutrientes. Las muestras utilizadas para la determinación de los nutrientes totales se fijaron en el campo con cloruro de mercurio (0,1 ml por cada 100 ml de muestra), mientras que las destinadas al análisis de los nutrientes disueltos fueron filtradas en el laboratorio a través de filtros Whatman de fibra de vidrio (GF/C) y, a continuación, fijadas con cloruro de mercurio. Todas estas muestras se mantuvieron refrigeradas a 4°C hasta su análisis.

Para el análisis de la alcalinidad y la clorofila *a* del fitoplancton se tomaron sendos botes de tapón de estrella de dos litros de la muestra integrada. La alcalinidad se determinó de forma inmediata en el laboratorio, mientras que en el caso de la clorofila *a* se filtró un volumen variable de agua a través de un filtro Whatman de fibra de vidrio (GF/F), que se mantuvo congelado hasta su análisis.

Las variables pH, conductividad, temperatura, concentración de oxígeno y porcentaje de saturación de oxígeno fueron determinadas por medición directa en el agua del lago o laguna, empleando para ello una sonda multiparamétrica (HACH Modelo HQ 40 d).

De forma exclusiva para realización del capítulo 7 se recogieron unos 200 ml de agua para la determinación del carbono orgánico disuelto (COD), los cuales se mantuvieron congelados hasta su análisis. También se filtraron 200 ml de agua a través de filtros GF/C para la determinación de los sólidos suspendidos totales (SST) y los sólidos suspendidos volátiles (SSV) del perifiton.

1.2. Otras variables ambientales

Las profundidades máxima y del disco de Secchi fueron determinadas por medición directa en el campo. Para determinar la primera se realizaron varias medidas a lo largo de una serie de transectos, mientras que para la profundidad del disco de Secchi se utilizó un disco de 20 cm de diámetro que se sumergió en el agua anotando la profundidad a la que dejaba de ser visible.

Además, se realizó una estimación aproximada de la pendiente de la zona litoral utilizando una escala de 1 a 4, donde 1 corresponde a pendientes muy suaves (casi plano), 2 a pendientes suaves (o alternancia de pendientes moderadas y muy suaves), 3 a alternancia de pendientes acusadas y menos acusadas (o pendientes más acusadas que 2, pero sin llegar a 4) y 4 a pendientes acusadas. También se realizó en el campo una estimación aproximada de la composición granulométrica del sustrato, en porcentaje de limo, arena y cantos.

Utilizando la aplicación SIGPAC se midió la superficie del lago y de su cuenca, se estimaron los usos del suelo de la cuenca (porcentaje de roca, matorral, bosque y pastizal) y las coordenadas geográficas de cada lago (latitud y longitud).

Los lagos y lagunas estudiados fueron divididos en función de su persistencia en temporales y permanentes, dependiendo de si se secan por completo o no durante el verano.

1.3. Vegetación

En las lagunas someras, la vegetación macrófita fue estudiada realizando transectos perpendiculares a la línea de mayor longitud de la laguna, que se iniciaron en la zona litoral y se extendían hasta donde la profundidad lo permitía, atravesando la laguna en aquellos casos que era posible. El número de transectos varió en función del área de la laguna, la heterogeneidad espacial de las comunidades de macrófitos y la accesibilidad. A lo largo de los transectos, se colocaron unidades de muestreo de 0,5 m.

x 0,5 m. de lado (*inventarios de la zona litoral*) situados a intervalos variables de 0 a 5 m., en función de la homogeneidad de la vegetación. En cada inventario o unidad de muestreo se cuantificó la cobertura de las especies que quedaban dentro del mismo, entendida como el porcentaje de inventario ocupado por cada una de ellas.

En los lagos profundos se procedió de igual forma que en los lagos someros cuando en la zona litoral existían cinturones de macrófitos litorales. Cuando no era posible la observación directa de los macrófitos debido a la profundidad, la cuantificación de la vegetación sumergida se realizó utilizando un gancho que se lanzaba desde una barca. Los puntos de muestreo en este caso se situaron aleatoriamente en zonas con diferente profundidad y en cada una de ellas se recogieron cuatro muestras (*inventarios de la zona profunda*). El número de puntos se fijó en función del tamaño del lago, empleando el siguiente criterio:

- ❖ **Lagos de menos de 1 ha.:** 5 puntos y 20 inventarios.
- ❖ **Lagos de entre 1 y 5 ha.:** 10 puntos y 40 inventarios.
- ❖ **Lagos de entre 5 y 10 ha.:** 15 puntos y 60 inventarios.
- ❖ **Lagos de más de 10 ha.:** 20 puntos y 80 inventarios.

En este caso, y con objeto de conseguir valores equivalentes a los del área litoral, se determinó que los valores de cobertura asignados a las especies recogidas en la zona profunda fuesen los siguientes:

- Si la especie era recogida en un inventario de los cuatro realizados en cada punto de muestreo: 25%
- Si era recogida en dos inventarios: 50%
- Si era recogida en tres inventarios: 75%
- Si era recogida en los cuatro inventarios: 100%

Para cuantificar la cobertura final de cada especie se sumaron las coberturas obtenidas de la misma en todos los inventarios en los que estuvo presente y se dividió entre el total de inventarios realizados en el conjunto del lago o laguna. Estos porcentajes fueron corregidos mediante la observación de fotografías (aéreas y digitales) y anotaciones tomadas en el campo, con objeto de que fueran lo más reales posible.

El muestreo fue complementado recorriendo la orilla del lago, con el objetivo de incluir especies que no se observaron en los transectos, y con una estimación visual del porcentaje de cobertura total de macrófitos.

Para algunos de los análisis realizados en esta tesis, los porcentajes finales fueron transformados en la siguiente escala de 1 a 5:

1= < 1% **2**= 1-2% **3**= 2-5% **4**= 5-30% **5**= > 30%

2. Determinación analítica

2.1. Variables físico-químicas del agua

En la siguiente tabla se recoge el protocolo de análisis seguido para cada una de las variables químicas (Tabla 3.1)

TABLA 3.1. Procedimiento de análisis de las diferentes variables estudiadas.

VARIABLE	PROCEDIMIENTO
ALCALINIDAD TOTAL	Método potenciométrico con corrección para alcalinidad baja. Ácido sulfúrico 0,02 N (APHA, 1989)
NITRATO	Método de reducción con cadmio, modificado. (APHA, 1989)
NITRÓGENO TOTAL	Oxidación ácida con persulfato y medición de nitrato mediante método de reducción con cadmio (Mackereth et al., 1987, modificado por B. Moss)
ORTOFOSFATO	Método colorimétrico del ácido ascórbico. (Murphy-Riley (1962) (APHA, 1989)
FÓSFORO TOTAL	Oxidación ácida con persulfato y medición de ortofosfato mediante método colorimétrico del ácido ascórbico (Murphy-Riley (1962), APHA, 1989)
CLOROFILA α	Extracción con etanol a 75°C y determinación posterior siguiendo el método espectrofotométrico (SFS 5772, ISO 10260, 1992).
CARBONO ORGÁNICO DISUELTO	Combustión en un analizador de carbono Shimadzu (TOC-5000).

Todas las determinaciones analíticas fueron realizadas en el laboratorio de Ecología de la Universidad de León.

3. Determinación taxonómica

3.1. Vegetación

Por lo general, los macrófitos fueron identificados a nivel de especie, salvo algunos casos en los que los ejemplares carecían de los elementos necesarios para su determinación, por lo que fueron identificados a nivel de género, al igual que algún briófito.

Para la identificación en el laboratorio de las especies vegetales se utilizaron las siguientes claves: Flora Europaea (Tutin et al., 1980); Flore descriptive et illustrée de la France de la Corse et des contrées limitrophes. Tome I, II, III (Coste, 1980); Flora Ibérica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares (Castroviejo et al., 1986-2001); Claves ilustradas de la Flora del País Vasco y territorios limítrofes (Aizpuru et al., 1999); Atlas clasificadorio de la Flora de España Peninsular y Balear. Volumen II (García-Rollán, 2001) y monografías específicas de algunos taxones.

BIBLIOGRAFÍA

Aizpuru, I., Aseginolaza, C., Uribe-Echebarría, P. M., Urrutia, P., Zorrakin, I. (1999). *Claves ilustradas de la Flora del País Vasco y Territorios Limítrofes*. Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco. Vitoria-Gasteiz.

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

Castroviejo, S. (coord.) (1986-2001). *Flora Ibérica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares*. Real Jardín Botánico, CSIC. Madrid.

Coste, H. (1980). Flore descriptive et illustrée de la France de la Corse et des contrées limitrophes. Tome I, II, III.

García-Rollán, M. (2001). *Atlas clasificatorio de la Flora de España Peninsular y Balear. Volumen II*. Ministerio de Medio Ambiente y de Medio Rural y Marino.

Mackereth, F. J. K., Heron, J., Talling, J. (1978). *Water analysis*. Cumbria, Reino Unido: Freshwater Biological Association, Scientific publication n^o 36.

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.

Tutin, T. G., Heywood, V. H., Burges, N. A., Moore, D. M., Valentine, D. H., Walters, S. M., Webbs, D. A. (eds.) (1980). *Flora Europaea*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.

CAPÍTULO 4. CARACTERIZACIÓN DE LA
VEGETACIÓN MACRÓFITA DE LOS LAGOS Y
LAGUNAS DE MONTAÑA DEL CUADRANTE
NOROCCIDENTAL DE LA PENÍNSULA IBÉRICA

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN.....	55
METODOLOGÍA.....	58
1. Macrófitos.....	58
2. Variables ambientales.....	58
3. Tratamiento de datos.....	59
RESULTADOS.....	61
1. Composición de las comunidades de macrófitos.....	61
2. Parámetros estructurales de las comunidades de macrófitos: Diferencias en función del régimen hídrico.....	66
2.1. LAGUNAS PERMANENTES.....	67
2.2. LAGUNAS TEMPORALES.....	75
3. Comparación entre las lagunas permanentes y las lagunas temporales.....	78
3.1. VARIABLES AMBIENTALES.....	78
3.2. COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE MACRÓFITOS	80
DISCUSIÓN.....	85
BIBLIOGRAFÍA.....	90

INTRODUCCIÓN

Los lagos de origen glacial exhiben una amplia variabilidad química y biológica que está fuertemente relacionada con los factores geomorfológicos, climáticos e hidrológicos derivados de la latitud y la altitud a la que las cuencas hidrográficas están situadas (Lami *et al.*, 1998; Kamenik *et al.*, 2000; Sommaruga & Psenner, 2001; Laurion *et al.*, 2002). En este sentido, la altitud está considerada como la variable más importante en la determinación de las condiciones de vida en las áreas de montaña. Factores como la cubierta de hielo y nieve y la temperatura del agua en las cuencas alpinas están controlados por la temperatura del aire, por lo que el clima es el principal factor en la determinación de los cambios en los ambientes alpinos (Whiteman, 2000). Además, los lagos situados a mayor altitud están, generalmente, mucho menos influenciados por la contaminación derivada de la agricultura y las aguas residuales, por lo que están entre los ambientes acuáticos más remotos e inalterados en Europa (Skjelkvåle & Wright, 1998).

En la Península Ibérica, prácticamente los únicos lagos propiamente dichos, entendidos como masas epicontinentales de aguas estancadas, permanentes y profundas, que aparecen como sistemas naturales, los encontramos entre las cubetas glaciares de alta montaña; de ahí su extraordinario interés como ejemplos de determinados aspectos limnológicos que solo se dan en masas de agua de estas características. Los lagos de montaña, junto con algunos ejemplos kársticos, son los únicos medios naturales donde estudiar procesos tan importantes en ecología acuática como la estratificación térmica a lo largo de un ciclo anual o la diferenciación de comunidades en los gradientes de orilla a centro y de superficie a fondo, que apenas aparecen en las formaciones de tipo humedal (Casado & Montes, 1995).

Asociadas a la morfología glaciar aparecen no sólo las masas de mayor tamaño y profundidad, sino también multitud de lagunas más someras, e incluso turberas y prados encharcados, cuya variedad está relacionada con una sucesión o cambio temporal. Todos estos medios acuáticos y los ambientes de alta montaña en que se sitúan constituyen auténticas islas de características ecológicas muy especiales y contrastadas con respecto a su entorno geográfico, marcadas por las condiciones extremas que impone la dureza del clima (Casado & Montes, 1995).

Las especies que habitan los sistemas acuáticos de montaña, en general, y debido a su carácter reciente en términos geológicos, son especies cosmopolitas o de amplia distribución en el hemisferio norte, aunque hay otras pautas geográficas, entre

las que destaca la boreoalpina (frecuente, sobre todo, en algunas especies del Pirineo y del Sistema Ibérico). Además, las comunidades tienden a diferenciarse en ambientes, de manera que las lagunas más someras se parecen a la zona litoral de los lagos en cuanto a sus organismos, y muestran también algunas semejanzas con otros medios acuáticos dulces y limpios de zonas más bajas (Casado & Montes, 1995).

Altitud, profundidad y temporalidad son factores ampliamente reconocidos como determinantes de la distribución de los macrófitos en los lagos de montaña (Andersson & Willén, 1999; Aldasoro & Toro, 2001; Jones *et al.*, 2003; Lacoul & Freedman, 2006). En los márgenes de los lagos más altos apenas hay algunos musgos, y los macrófitos litorales no pueden colonizar sus orillas escarpadas y pedregosas. A menor altitud se desarrolla una orla marginal dominada por juncos y *Carex*, generalmente, con *Sphagnum* y otros musgos, que en parte pueden ocupar la zona acuática en formaciones de tipo turbera. A continuación se dispone un primer cinturón de macrófitos sumergidos o con hojas flotantes que puede llegar a 4 o 5 metros de profundidad, diferenciándose subzonas. A mayor profundidad, la luz disminuye y sólo se instalan formaciones especializadas de algas carófitas, que pueden llegar por debajo de los 10 metros y tapizan el fondo de lagunas menos profundas (Casado & Montes, 1995).

En relación a la temporalidad, para los macrófitos que habitan las aguas temporales, la sequía es la principal limitación, lo que obliga a las especies a disponer de una serie de adaptaciones para su supervivencia, como por ejemplo, producción de esporas resistentes, semillas, partes vegetativas latentes y flexibilidad en los ciclos de vida (Williams, 1985; Brock, 1988; Grillas & Roché, 1997; Grillas *et al.*, 2004; Nicolet *et al.*, 2004; Cherry & Gough, 2006). La composición de la comunidad de macrófitos está determinada por el grado de temporalidad o fluctuación del nivel de agua de los lagos, existiendo dos comunidades principales: lagos permanentes con el nivel del agua estable o lagos someros con una fuerte fluctuación del nivel de agua (Aldasoro & Toro, 2001).

Con el propósito de resaltar la diversidad de la vegetación macrófita de los lagos y lagunas de montaña, así como las diferencias ambientales y de comunidad de macrófitos impuestas por el régimen hídrico, se ha estudiado la vegetación macrófita de 39 sistemas lacustres situados en diferentes sistemas montañosos del cuadrante noroccidental de la Península Ibérica. Para ello, se han comparado las lagunas temporales y permanentes en relación a las variables ambientales y la composición y estructura de las comunidades de macrófitos (en términos de riqueza, diversidad y cobertura), en las mismas. Además, se han identificado las características ambientales

más determinantes de la comunidad de macrófitos en el caso de los sistemas temporales y en el de los permanentes.

METODOLOGÍA

1. Macrófitos

Partiendo de los datos de presencia y cobertura (%) de las diferentes especies de macrófito, se cuantificaron las siguientes variables de la comunidad macrófita en cada sistema acuático:

- ❖ *Riqueza y cobertura total de macrófitos*
- ❖ *Riqueza y cobertura de helófitos*
- ❖ *Riqueza y cobertura total de hidrófitos*
- ❖ *Riqueza y cobertura de hidrófitos de hojas flotantes*
- ❖ *Riqueza y cobertura de hidrófitos sumergidos*
- ❖ *Riqueza y cobertura de carófitos*
- ❖ *Riqueza y cobertura de angiospermas sumergidas*
- ❖ *Riqueza y cobertura de isoétidos*
- ❖ *Riqueza y cobertura de briófitos*

2. Variables ambientales

Para la realización de este capítulo se tuvieron en cuenta las siguientes variables ambientales:

- **Variables químicas:** pH, conductividad, alcalinidad, nitrato, nitrógeno total, ortofosfato, fósforo total y clorofila *a* del fitoplancton.
- **Variables físicas y de sustrato:** superficie, profundidad, relación disco de Secchi/profundidad, pendiente del litoral, % limo, % arena y % cantos.
- **Variable de localización:** altitud.

3. Tratamiento de datos

En primer lugar, se calculó el índice de diversidad Shannon-Wiener para cada uno de los lagos y lagunas a partir de la siguiente expresión:

$$H' = - \sum_{i=1}^s p_i \log_2 p_i$$

s = número de especies

p_i = proporción de individuos de la especie *i* respecto al total de individuos (abundancia relativa de la especie *i* = n_i/N)

n_i = cobertura de la especie *i*

N = cobertura de todas las especies

Para comprobar la existencia de relaciones entre las variables ambientales y la comunidad de macrófitos, en términos de riqueza, diversidad y cobertura, se llevaron a cabo análisis de correlación. Previamente se comprobó la normalidad de cada variable a través del test de Kolmogorov-Smirnov. Cuando las variables seguían una distribución normal se utilizó el coeficiente de correlación de Pearson y para las que no cumplieron esa condición se transformaron utilizando la expresión $\text{Log}(x)$ o $\text{Log}(x+1)$. Para las variables que una vez transformadas seguían incumpliendo la normalidad, se utilizó el coeficiente de correlación de Spearman.

Para detectar posibles diferencias significativas tanto entre las variables ambientales, como entre la composición de especies y grupos funcionales presentes en las lagunas temporales y las permanentes, se realizaron una serie de análisis de varianza de una vía (ANOVA). Previamente, se comprobó la homogeneidad de la varianza mediante el test de Levene, así como la distribución normal de la variable. Para aquellas variables que no se normalizaban se realizaron ANOVA no paramétricos (Mann-Whitney \underline{U} test). Además, para visualizar las diferencias, se utilizaron gráficos de tipo box-plot de las variables en las que se detectó la existencia de diferencias significativas en el ANOVA, representando en ellos el valor medio y la desviación estándar de las mismas.

Por último, con objeto de determinar qué especies y grupos funcionales contribuyen más a la similitud entre grupos de lagunas (temporales por un lado, y permanentes por otro), así como a la disimilitud entre ambos tipos de sistemas se llevaron a cabo una serie de análisis SIMPER (SIMilarity of PERcentages analysis) con nivel de corte del 90%.

Los paquetes estadísticos utilizados fueron STATISTICA v.8 (Weiß, 2007) en el caso del ANOVA, box-plots, análisis de correlaciones y PRIMER v.5 (Clarke & Gorley, 2001) para el análisis SIMPER.

RESULTADOS

1. Composición de las comunidades de macrófitos

En los 39 lagos muestreados para la realización de este estudio se han identificado un total de 111 taxones, de los cuales 23 son taxones típicamente acuáticos, 44 emergentes y 44 taxones acompañantes, los cuales aparecen en las inmediaciones del sistema lacustre. Esta riqueza florística se diversifica en un número elevado de géneros, concretamente 65. Dentro de éstos, 26 géneros incluyen taxones emergentes, mientras que los hidrófitos pertenecen a 17 géneros diferentes.

Las plantas emergentes estuvieron presentes en todos los lagos estudiados, a excepción del lago Ausente, en la provincia de León. Las plantas acuáticas o hidrófitos, por su parte, se diferencian en macrófitos sumergidos (16 taxones) y macrófitos de hojas flotantes (7 taxones), y estuvieron presentes en el 92% y en el 82% de los sistemas palustres, respectivamente. Además de esta primera división, los hidrófitos sumergidos pueden ser asignados a diferentes grupos funcionales. De los 16 taxones registrados, 6 fueron angiospermas, 5 briófitos, 3 carófitos y 2 isoétidos. En la Figura 4.1 se muestra el número de lagos y lagunas en el que estuvo presente cada forma de crecimiento o grupo funcional.

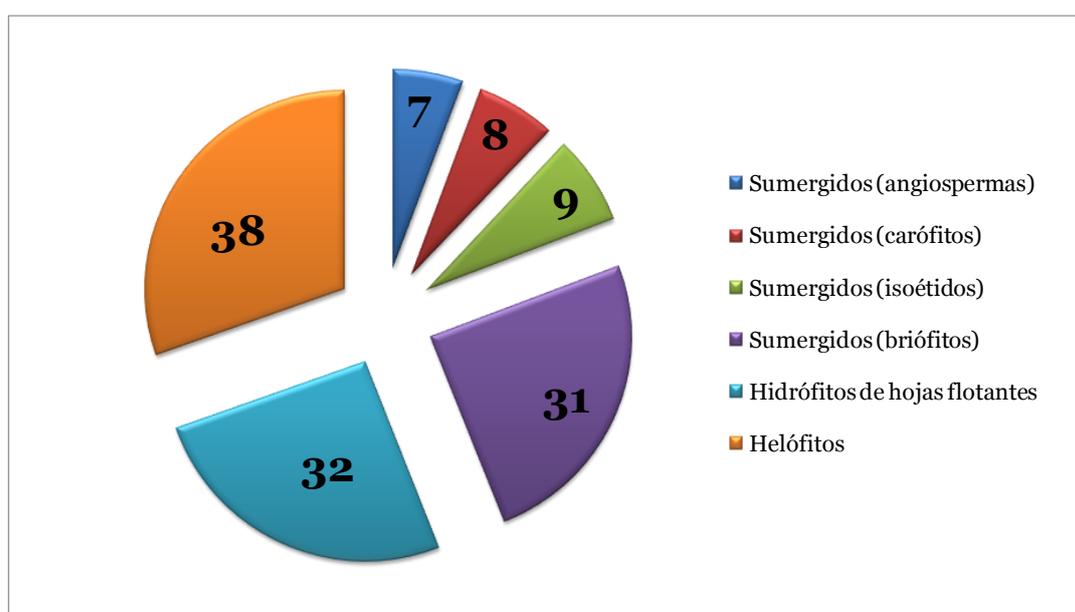


Figura 4.1. Número de lagos y lagunas en las que se registraron las distintas formas de crecimiento o grupos funcionales.

En la tabla 4.1 se recogen todos los taxones registrados en los lagos y lagunas incluidos en el estudio, junto con los valores de frecuencia de cada uno de ellos. La especie más frecuente en los lagos y lagunas estudiados fue *Carex nigra*, catalogada como especie acompañante y que estuvo presente en el 69% de los mismos. También fueron habituales los macrófitos emergentes *Juncus squarrosus* (62%), *Ranunculus flammula* (51%) y *Glyceria fluitans* (49%), así como los hidrófitos pertenecientes al género *Sphagnum* spp. (59%), *Ranunculus peltatus* (54%), *Warnstorfia exannulata* (46%) y *Callitriche brutia* (46%) (Tabla 4.1)

Tabla 4.1. Listado de taxones de macrófitos encontrados en los 39 lagos y lagunas del noroeste peninsular incluidos en este estudio. La forma de crecimiento de cada taxón se expresa como: HE = helófito; HF = hidrófito de hojas flotantes; SUM = hidrófito sumergido; ACOMP = taxón acompañante. En el caso de los hidrófitos sumergidos se han diferenciado también en los siguientes grupos funcionales: SUM [A] = angiosperma; SUM [B] = briófito; SUM [C] = carófito; SUM [I] = isoétido. Se indica la frecuencia del taxón en los lagos y lagunas estudiados.

TAXÓN		FORMA DE CRECIMIENTO	FRECUENCIA (%)
CHLOROPHYTA			
Characeae	<i>Chara fragilis</i> Desv.	SUM [C]	5,13
Characeae	<i>Chara vulgaris</i> L. var. <i>vulgaris</i>	SUM [C]	2,56
Characeae	<i>Nitella flexilis</i> (L.) Agardh	SUM [C]	12,82
BRIOPHYTA			
Amblystegiaceae	<i>Calliergon cordifolium</i> (Hedw.) Kindb.	ACOMP	2,56
Amblystegiaceae	<i>Calliergonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske	ACOMP	7,69
Amblystegiaceae	<i>Drepanocladus aduncus</i> (Hedw.) Warnst.	SUM [B]	5,13
Amblystegiaceae	<i>Hygrohypnum ochraceum</i> (Turn.) Loeske	ACOMP	5,13
Amblystegiaceae	<i>Pallustriella falcata</i> (Hedw.) Hedenäs	ACOMP	2,56
Amblystegiaceae	<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske	ACOMP	2,56
Amblystegiaceae	<i>Straminergon stramineum</i> (Dicks. ex Brid.) Hedenäs	ACOMP	2,56
Amblystegiaceae	<i>Warnstorfia exannulata</i> (Schimp.) Loeske	SUM [B]	46,15
Aulacomniaceae	<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwägr.	ACOMP	25,64
Bartramiaceae	<i>Philonotis</i> spp. Brid.	ACOMP	7,69
Brachytheciaceae	<i>Platyhypnidium riparioides</i> (Hedw.) Dixon	ACOMP	2,56
Bryaceae	<i>Bryum weigelii</i> Spreng.	ACOMP	2,56
Climaciaceae	<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) F. Weber & D. Mohr	ACOMP	2,56
Fontinalaceae	<i>Fontinalis antipyretica</i> Hedw.	SUM [B]	30,77

Tabla 4.1. (Continuación)

Fontinalaceae	<i>Fontinalis squamosa</i> Hedw.	SUM [B]	2,56
Grimmiaceae	<i>Racomitrium aciculare</i> (Hedw.) Brid.	ACOMP	2,56
Neckeraceae	<i>Neckera crispa</i> Hedw.	ACOMP	2,56
Polytrichaceae	<i>Polytrichum alpinum</i> Hedw.	ACOMP	10,26
Polytrichaceae	<i>Polytrichum commune</i> Hedw.	ACOMP	33,33
Polytrichaceae	<i>Polytrichum strictum</i> Menzies ex Brid.	ACOMP	5,13
Pottiaceae	<i>Didymodon</i> spp. (Hedw.)	ACOMP	2,56
Sphagnaceae	<i>Sphagnum</i> spp. L.	SUM [B]	58,97
PTERIDOPHYTA			
Equisetaceae	<i>Equisetum arvense</i> L.	HE	7,69
Equisetaceae	<i>Equisetum palustre</i> L.	HE	2,56
Isoetaceae	<i>Isoetes echinosporum</i> Durieu	SUM [I]	5,13
Isoetaceae	<i>Isoetes velatum</i> subsp. <i>asturicense</i>	SUM [I]	17,95
Plantaginaceae	<i>Littorella uniflora</i> (L.) Asch.	HE	12,82
SPERMATOPHYTA			
Alismataceae	<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	HE	2,56
Alismataceae	<i>Luronium natans</i> (L.) Raf.	HF	17,95
Boraginaceae	<i>Myosotis sicula</i> Guss.	HE	2,56
Callitrichaceae	<i>Callitriche brutia</i> Petagna	HF	46,15
Caryophyllaceae	<i>Lychnis flos-cuculi</i> L.	ACOMP	2,56
Compositae	<i>Senecio aquaticus</i> Hill	ACOMP	2,56
Cruciferae	<i>Rorippa nasturtium-aquaticum</i> (L.) Hayek	HE	2,56
Cruciferae	<i>Subularia aquatica</i> L.	SUM [A]	2,56
Cyperaceae	<i>Carex acutiformis</i> Ehrh.	HE	5,13
Cyperaceae	<i>Carex diandra</i> Schrank	ACOMP	2,56
Cyperaceae	<i>Carex distans</i> L.	ACOMP	2,56
Cyperaceae	<i>Carex divisa</i> Huds.	ACOMP	2,56
Cyperaceae	<i>Carex echinata</i> Murray	ACOMP	43,59
Cyperaceae	<i>Carex flacca</i> Schreb.	ACOMP	10,26
Cyperaceae	<i>Carex hirta</i> L.	ACOMP	2,56
Cyperaceae	<i>Carex leporina</i> L.	ACOMP	17,95
Cyperaceae	<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard	ACOMP	69,23
Cyperaceae	<i>Carex pilulifera</i> L.	ACOMP	2,56
Cyperaceae	<i>Carex rostrata</i> Stokes	HE	35,90
Cyperaceae	<i>Carex vesicaria</i> L.	HE	15,38
Cyperaceae	<i>Eleocharis mamillata</i> subsp. <i>austriaca</i> (Hayek) Strandh.	HE	2,56
Cyperaceae	<i>Eleocharis palustris</i> (L.) Roem. & Schult.	HE	15,38
Cyperaceae	<i>Eleocharis quinqueflora</i> (Hartmann) O. Schwarz	HE	7,69
Cyperaceae	<i>Eriophorum latifolium</i> Hoppe	ACOMP	2,56
Cyperaceae	<i>Isolepis fluitans</i> (L.) R. Br.	SUM [A]	2,56
Cyperaceae	<i>Isolepis setacea</i> (L.) R. Br.	HE	2,56
Cyperaceae	<i>Schoenoplectus lacustris</i> (L.) Palla.	HE	2,56
Gramineae	<i>Agrostis stolonifera</i> L.	ACOMP	10,26

Tabla 4.1. (Continuación)

Gramineae	<i>Alopecurus geniculatus</i> L.	HE	28,20
Gramineae	<i>Antinoria agrostidea</i> (DC.) Parl.	HE	33,33
Gramineae	<i>Antinoria agrostidea</i> subsp. <i>natans</i> (Hack.) Rivas Mart.	HE	5,13
Gramineae	<i>Deschampsia</i> spp. P. Beauv.	ACOMP	
Gramineae	<i>Glyceria declinata</i> Bréb.	HE	2,56
Gramineae	<i>Glyceria fluitans</i> (L.) R. Br.	HE	48,72
Gramineae	<i>Poa trivialis</i> L.	ACOMP	2,56
Haloragaceae	<i>Myriophyllum alterniflorum</i> DC.	SUM [A]	7,69
Haloragaceae	<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	SUM [A]	2,56
Juncaceae	<i>Juncus articulatus</i> L.	HE	12,82
Juncaceae	<i>Juncus bufonius</i> L.	HE	5,13
Juncaceae	<i>Juncus compressus</i> Jacq.	HE	2,56
Juncaceae	<i>Juncus effusus</i> L.	HE	38,46
Juncaceae	<i>Juncus heterophyllus</i> Dufour	HE	15,38
Juncaceae	<i>Juncus pygmaeus</i> Rich. ex Thuill.	HE	2,56
Juncaceae	<i>Juncus squarrosus</i> L.	HE	61,54
Juncaceae	<i>Luzula campestris</i> (L.) DC.	ACOMP	5,13
Juncaceae	<i>Luzula multiflora</i> (Ehrh.) Lej.	ACOMP	28,20
Labiatae	<i>Lycopus europaeus</i> L.	HE	2,56
Labiatae	<i>Mentha aquatica</i> L.	HE	5,13
Labiatae	<i>Mentha arvensis</i> L.	ACOMP	2,56
Labiatae	<i>Mentha longifolia</i> (L.) Huds.	ACOMP	2,56
Labiatae	<i>Mentha pulegium</i> L.	HE	2,56
Lythraceae	<i>Lythrum portula</i> (L.) D.A. Webb	HE	2,56
Menyanthaceae	<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	HE	5,13
Onagraceae	<i>Epilobium</i> sp. L.	HE	2,56
Polygonaceae	<i>Polygonum amphibium</i> L.	HF	5,13
Polygonaceae	<i>Rumex conglomeratus</i> Murray	ACOMP	2,56
Portulacaceae	<i>Montia fontana</i> L.	HE	2,56
Potamogetonaceae	<i>Groenlandia densa</i> (L.) Fourr.	SUM [A]	5,13
Potamogetonaceae	<i>Potamogeton natans</i> L.	HF	23,08
Potamogetonaceae	<i>Potamogeton polygonifolius</i> Pourr.	HF	2,56
Ranunculaceae	<i>Caltha palustris</i> L.	ACOMP	10,26
Ranunculaceae	<i>Ranunculus bulbosus</i> L.	ACOMP	12,82
Ranunculaceae	<i>Ranunculus flammula</i> L.	HE	51,28
Ranunculaceae	<i>Ranunculus longipes</i> Lange ex Cutanda	HE	2,56
Ranunculaceae	<i>Ranunculus peltatus</i> Schrank	HF	53,85
Ranunculaceae	<i>Ranunculus repens</i> L.	ACOMP	7,69
Ranunculaceae	<i>Ranunculus trichophyllus</i> Chaix	SUM [A]	2,56
Rosaceae	<i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch.	ACOMP	33,33
Rosaceae	<i>Potentilla palustris</i> (L.) Scop.	HE	2,56
Rosaceae	<i>Potentilla reptans</i> L.	ACOMP	2,56
Rubiaceae	<i>Galium palustre</i> L.	HE	15,38
Rubiaceae	<i>Galium saxatile</i> L.	ACOMP	7,69
Rubiaceae	<i>Galium uliginosum</i> L.	HE	2,56
Scrophulariaceae	<i>Veronica scutellata</i> L.	HE	23,08
Sparganiaceae	<i>Sparganium angustifolium</i> Michx.	HF	17,95

Tabla 4.1. (Continuación)

Sparganiaceae	<i>Sparganium erectum</i> L.	HE	2,56
Umbelliferae	<i>Apium</i> sp. L.	HE	2,56
Umbelliferae	<i>Apium inundantum</i> (L.) Rchb. fil.	HE	2,56
Umbelliferae	<i>Apium repens</i> (Jacq.) Lag.	HE	2,56
Umbelliferae	<i>Carum verticillatum</i> (L.) W.D.J. Koch	ACOMP	23,08
Violaceae	<i>Viola palustris</i> L.	HE	25,64

Entre los taxones registrados, cabe destacar la presencia de varias especies incluidas en la "Lista Roja 2008 de la flora vascular española" (Moreno, 2008), así como en su actualización del año 2010, y en la "Lista Roja de los briófitos amenazados de España" (Brugués & González Mancebo, 2014) por su grado de amenaza frente a la extinción. Las distintas categorías de amenaza propuestas por la Unión Mundial de la Naturaleza (UICN) en 2001, su definición y las especies registradas en los lagos y lagunas estudiados son las siguientes:

- ✓ En peligro crítico (CR): un taxón se encuentra en peligro crítico cuando se enfrenta a un riesgo extremadamente alto de extinción en estado silvestre.

Eleocharis mamillata* subespecie *austriaca

- ✓ En peligro (EN): cuando se enfrenta a un riesgo muy alto de extinción en estado silvestre.

Luronium natans

Carex diandra

- ✓ Vulnerable (VU): cuando se enfrenta a un riesgo alto de extinción en estado silvestre.

Isoetes velatum* subespecie *asturicense

Calliergon cordiflorum

- ✓ Casi amenazado (NT): cuando un taxón está próximo a satisfacer los criterios, o posiblemente los satisfaga en un futuro cercano, para pertenecer a alguna de las categorías anteriores.

Polytrichum commune

Racomitrium aciculare

2. Parámetros estructurales de las comunidades de macrófitos: Diferencias en función del régimen hídrico

Varios estudios han determinado que las lagunas permanentes y temporales presentan comunidades de macrófitos diferentes (Grillas, 1990; Bianco *et al.*, 2001; Della Bella *et al.*, 2008). Por ello, con objeto de analizar las características estructurales de la comunidad de macrófitos se han diferenciado los sistemas lacustres en función de su grado de temporalidad. De los 39 lagos y lagunas estudiados, 33 fueron sistemas permanentes y 6 temporales (Tabla 4.2).

Tabla 4.2. Relación de los lagos y lagunas incluidos en el estudio e hidroperiodo de los mismos.

LAGO/LAGUNA	TEMPORALIDAD	LAGO/LAGUNA	TEMPORALIDAD
AS-1: Enol	Permanente	LE-11: Truchillas	Permanente
AS-2: La Ercina	Permanente	PA-1: Las Lomas	Permanente
AV-1: Cimera	Permanente	PA-3: Pozo Curavacas	Permanente
AV-3: Grande de Gredos	Permanente	SO-2: Negra	Permanente
AV-4: Trampal 2	Permanente	SO-3: Larga	Permanente
AV-5: Barco	Permanente	SO-4: Helada	Permanente
AV-7: Los Caballeros	Permanente	SO-5: Cebollera	Permanente
AV-8: Cuadrada	Permanente	ZA-3: Lacillo	Permanente
AV-9: Cervunal	Temporal	ZA-5: Cuadro	Permanente
AV-10: Bajera	Permanente	ZA-6: Clara Grande	Permanente
BU-1: Pardillas 1	Temporal	ZA-7: Clara Pequeña	Permanente
BU-5: Negra	Permanente	ZA-8: La Roya	Permanente
LE-1: Las Verdes	Permanente	ZA-11: Yegua	Permanente
LE-2: Ausente	Permanente	ZA-12: Los Peces	Permanente
LE-3: La Mata 1	Temporal	ZA-13: Camposagrado	Permanente
LE-4: La Mata 2	Temporal	ZA-14: Castromil	Temporal
LE-5: Grande de Babia	Permanente	ZA-15: Aguas Cernidas	Permanente
LE-7: La Baña	Permanente	ZA-16: Mancas	Permanente
LE-8: Robledo	Temporal	ZA-17: Sotillo	Permanente
LE-9: Isoba	Permanente		

2.1. LAGUNAS PERMANENTES

2.1.1. RIQUEZA Y DIVERSIDAD

La riqueza media de macrófitos (emergentes e hidrófitos) en el conjunto de lagos y lagunas permanentes fue de 9 taxones, existiendo un rango de valores comprendido entre un único taxón en el lago Ausente (LE-2) y los 19 taxones de la laguna Grande de Babia (LE-5). No obstante, los valores más habituales se situaron por debajo de los 13 taxones y solamente igualaron o sobrepasaron este valor las lagunas Yegua (ZA-11), Camposagrado (ZA-13), Isoba (LE-9), Helada (SO-4), Aguas Cernidas (ZA-15), Mancas (ZA-16) y La Ercina (AS-2), además de la citada laguna Grande de Babia (LE-5) (Figura 4.2).

La vegetación emergente fue la más habitual en los sistemas lacustres, con un valor medio de 5 taxones. Los lagos con un mayor número de helófitos fueron, en general, aquellos que presentaban una mayor riqueza media, pero destacaron especialmente el lago La Ercina (AS-2), la laguna Grande de Babia (LE-5) y Mancas (ZA-16), con 14, 13 y 10 especies emergentes, respectivamente. En el extremo opuesto se situaron lagunas de alta montaña como el lago Ausente (LE-2), la laguna Cimera (AV-1) del complejo lagunar de Cinco Lagunas o las lagunas Trampal 2 (AV-4) y Cuadrada (AV-8), donde no se registraron helófitos o solamente una especie (Figura 4.2).

El número medio de taxones de hidrófitos por laguna fue de 4, con un rango entre 1 y 9 taxones. Destacaron especialmente Lacillo (ZA-3) y la laguna Helada (SO-4), con 8 y 9 taxones respectivamente, a diferencia de la laguna Cuadrada (AV-8), la laguna Negra de Soria (SO-2), Las Verdes (LE-1) y el lago Ausente (LE-2), donde se registró un único hidrófito. La riqueza media de la vegetación sumergida (2,2) fue muy semejante a la de los hidrófitos de hojas flotantes (1,8). Las diferencias de riqueza entre los grupos de hidrófitos sumergidos son mínimas, puesto que el máximo, que correspondió a los briófitos, fue solo de 3 taxones (Figura 4.3).

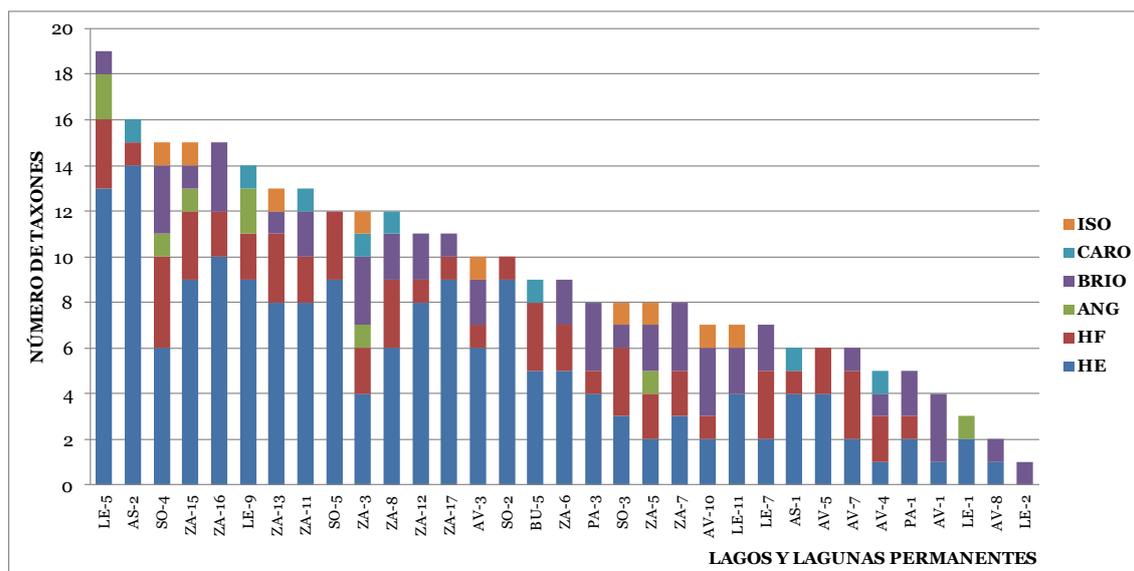


Figura 4.2. Valores de riqueza de los diferentes grupos funcionales en los lagos y lagunas permanentes estudiados. Abreviaturas: ISO = isoétidos; CARO = carófitos; BRIO = briófitos; ANG = angiospermas; HF = hidrófitos de hojas flotantes; HE = helófitos.

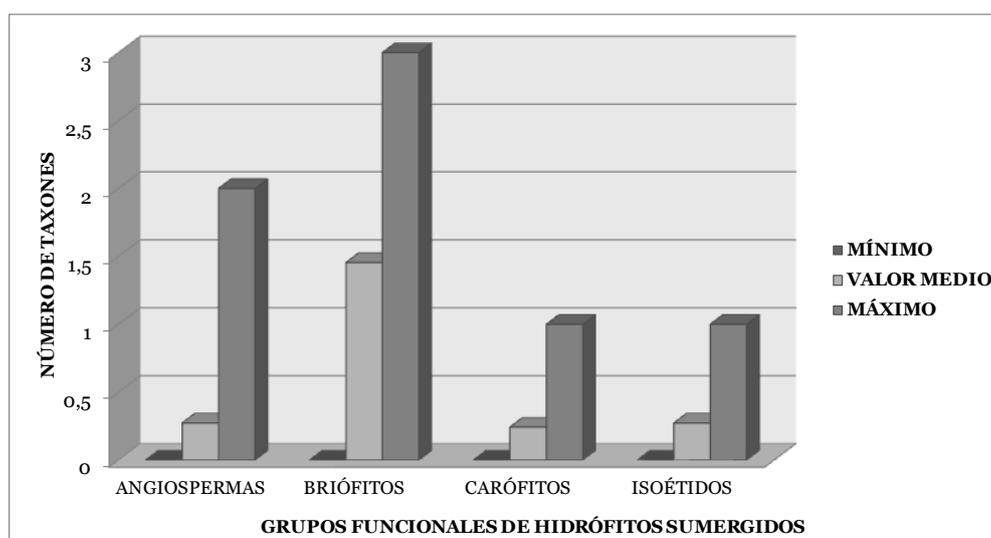


Figura 4.3. Valores medio, máximo y mínimo de riqueza de los diferentes grupos funcionales de hidrófitos sumergidos en los lagos y lagunas permanentes estudiados.

Los valores de diversidad de la comunidad macrofítica en los lagos y lagunas permanentes se situaron entre 0 y 3,1 bits, estando los valores más habituales entre 2 y 3 bits, y con un valor medio de 2,0 bits. Las lagunas Aguas Cernidas (ZA-15) y Mancas (ZA-16) destacaron por presentar las comunidades más diversas, con valores de diversidad superiores a 3 bits, seguidas por La Roya (ZA-8), Lacillo (ZA-3) y Sotillo

(ZA-17), también situadas en la provincia de Zamora. Sin embargo, el lago Ausente (LE-2), la laguna Cuadrada (AV-8), Truchillas (LE-11) y el lago Enol (AS-1), registraron la diversidad más baja, inferior a 1 bit (Figura 4.4)

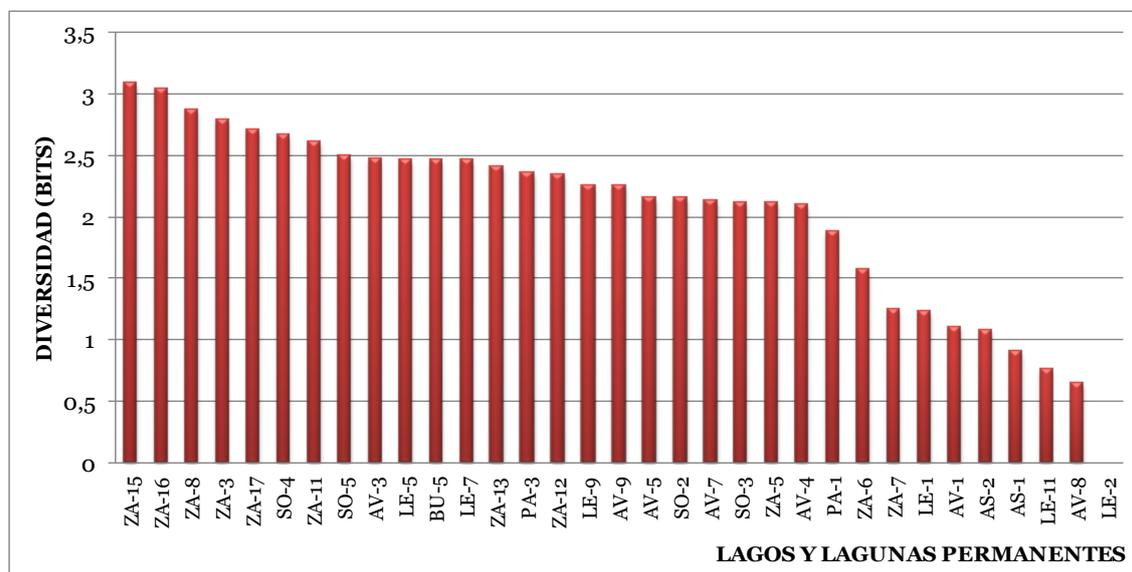


Figura 4.4. Valores de diversidad de macrófitos en los lagos y lagunas permanentes estudiados.

Influencia de las características ambientales sobre la riqueza y la diversidad de macrófitos

El análisis de las relaciones entre la riqueza total y la de los diferentes grupos funcionales con las variables ambientales puso de manifiesto la influencia positiva del estado trófico de los lagos, expresado por las concentraciones de clorofila *a* del fitoplancton y de fósforo total, sobre la riqueza de taxones y de los diferentes grupos funcionales. Otras variables, ligadas a la productividad del sistema, como la concentración de nitrógeno y la transparencia del agua expresada por la relación profundidad del disco de Secchi/profundidad máxima del lago afectaron significativamente a la riqueza total y de helófitos. Igualmente, el número de especies emergentes estuvo condicionado por el nivel de mineralización del agua, expresado por la conductividad, la alcalinidad y el pH. En cuanto a las variables morfológicas, solo el aumento de la pendiente de la zona litoral provocó una disminución significativa de la riqueza total de hidrófitos y del número de especies de hojas flotantes. La riqueza de los diferentes grupos funcionales de macrófitos fue indiferente a la composición granulométrica del sustrato. Además, se detectó un descenso del número total de

especies, y especialmente de helófitos, al aumentar la altitud a la que se sitúan los lagos y lagunas estudiados. (Tabla 4.3)

Al analizar de forma más pormenorizada el efecto de las características ambientales sobre los diferentes grupos funcionales de hidrófitos, se puso de manifiesto la importancia del grado de mineralización del agua y, en particular, de la alcalinidad de la misma. Por una parte, el aumento de sales disueltas no tuvo un efecto significativo sobre la riqueza de hidrófitos sumergidos, aunque favoreció la presencia de especies de angiospermas. Por otra parte, en las aguas más alcalinas se redujo la riqueza de especies sumergidas, lo que se debió, fundamentalmente, a la ausencia de briófitos; grupo funcional ligado a aguas de baja alcalinidad y, por tanto, poco mineralizadas. Aunque el grupo funcional de carófitos se caracteriza por estar presente en aguas alcalinas, este hecho quedó enmascarado en el total de hidrófitos sumergidos, debido a su limitada presencia en los lagos y lagunas estudiadas.

Al igual que la riqueza, la diversidad de macrófitos en los lagos permanentes estuvo relacionada significativamente con el estado trófico (fósforo total y clorofila *a* del fitoplancton). Sin embargo, fue independiente del tipo de sustrato y de las características morfométricas de los lagos y lagunas (Tabla 4.3).

Tabla 4.3. Correlaciones entre el índice de diversidad de Shannon-Wiener, la riqueza total, la riqueza de helófitos y la riqueza de hidrófitos y una serie de variables químicas, morfométricas y de tipo de sustrato. En la tabla aparecen los valores de *r* acompañados de su nivel de significación (*: $p < 0,001$; **: $p < 0,01$; *: $p < 0,05$).**

	Diversidad	Riqueza total	Riqueza helófitos	Riqueza total hidrófitos	Riqueza hojas flotantes
pH		0,3733 *	0,480 **		
Conductividad			0,4083 *		
Alcalinidad			0,4598 **		
Nitrato					
Nitrógeno Total		0,3467 *	0,3638 *		
Ortofosfato					
Fósforo Total	0,4776 **	0,5536 ***	0,4684 **	0,3587 *	0,5309 **
Clorofila <i>a</i> fitopl.	0,5084 **	0,6934 ***	0,6785 ***		0,5426 **
Superficie					
Profundidad					
% Limo					
% Arena					
% Cantos					
Secchi/Profundidad		- 0,3611 *	- 0,5202 *		
Pendiente litoral				- 0,4652 **	- 0,5320 **
Altitud		- 0,4121 *	- 0,5181 **		

Tabla 4.3. (Continuación)

	Riqueza total hidrófitos sumergidos	Riqueza carófitos	Riqueza angiospermas	Riqueza isoétidos	Riqueza briófitos
pH					- 0,4084 *
Conductividad			0,3804 *		- 0,4526 **
Alcalinidad	- 0,3599 *	0,4382 *			- 0,6592 ***
Nitrato					- 0,4776 **
Nitrógeno Total					
Ortofosfato					
Fósforo Total					
Clorofila <i>a</i>					
Superficie					
Profundidad					
% Limo		0,3487 *			
% Arena					
% Cantos					
Secchi/Profundidad					
Pendiente litoral			- 0,3720 *		
Altitud					

2.1.2. COBERTURA

El rango de cobertura de macrófitos en los lagos y lagunas permanentes fue muy amplio, desde lagunas en las que menos del 10% de su superficie estuvo cubierta por vegetación, o incluso fue casi inexistente, como en Las Lomas (PA-1), hasta lagunas como las de Isoba (LE-9) y Grande de Babia (LE-5), en las que los macrófitos cubrieron toda su superficie e incluso algunas especies crecían superpuestas, a diferentes niveles de profundidad (Figura 4.5). El valor medio de cobertura de macrófitos en este tipo de sistemas lacustres fue de 48%.

La cobertura de hidrófitos (32%) fue, por término medio, superior a la de los taxones emergentes (16%). No obstante, en el conjunto de sistemas acuáticos estudiados se observaron grandes diferencias en cuanto a la superficie cubierta tanto por vegetación emergente, como por hidrófitos. La laguna de Las Verdes (LE-1) presentó la mayor superficie cubierta por helófitos, con un porcentaje del 80%, seguida de la laguna Grande de Babia (LE-5), Clara Grande (ZA-6) y Yegua (ZA-11). En el extremo opuesto se situaron lagos como el Ausente, las lagunas Cimera (AV-1) y Bajera (AV-10) y Las Lomas (PA-1), donde o bien no se registraron helófitos, o bien su cobertura fue muy baja. En el caso de los hidrófitos, destacaron La Ercina (AS-2), Los Caballeros (AV-7) y La Baña (LE-7), con coberturas en torno al 80%. El menor desarrollo de hidrófitos se registró en Las Lomas (PA-1), Pozo Curavacas (PA-3),

Cimera (AV-1), Barco (AV-5), Lacillo (ZA-3), Los Peces (ZA-12) y Sotillo (ZA-17), con una cobertura inferior al 5% (Figura 4.5).

Dentro del grupo funcional de hidrófitos, los taxones sumergidos (21%) fueron más abundantes, por término medio, que aquellos con hojas flotantes (11%). No obstante, existió una importante variabilidad en el conjunto de los lagos y lagunas, ya que en algunas como Barco (AV-5), Negra de Soria (SO-2) o Cebollera (SO-5) tuvieron un desarrollo muy escaso de hidrófitos sumergidos o estuvieron ausentes, mientras que en la laguna Grande de Babia (LE-5) y Truchillas (LE-11) cubrieron algo más de la mitad de la superficie de la laguna e incluso en La Ercina (AS-2) crecieron en el 80% de su superficie. Igualmente, la cobertura de hidrófitos de hojas flotantes presentó un rango de variación considerable, desde lagunas en las que no se registró su presencia (Cimera, AV-1; Cuadrada, AV-8; Las Verdes, LE-1; Ausente, LE-2; y Truchillas, LE-11) hasta valores superiores al 50%, como en la laguna Larga (SO-3) y La Baña (LE-7) (Figura 4.5).

Dentro de los hidrófitos sumergidos, la mayor cobertura media correspondió a los briófitos (9%), mientras que la cobertura media del resto de hidrófitos sumergidos (angiospermas, carófitos e isoétidos) se situó en torno al 4% (Figura 4.6). Lagunas como Clara Pequeña (ZA-7) y Cuadrada (AV-8) destacaron por presentar en torno al 50% de su superficie cubierta por briófitos, mientras que los lagos Enol (AS-1) y La Ercina (AS-2) presentaron los valores de cobertura más altos de carófitos (40 y 80%, respectivamente). Las angiospermas sumergidas fueron especialmente abundantes en Isoba (LE-9) y Grande de Babia (LE-5) y los isoétidos en Truchillas (LE-11), con porcentajes superiores al 50% (Figura 4.5). La cobertura máxima en cuanto a los hidrófitos correspondió a los carófitos y el máximo más bajo a los briófitos. (Figura 4.6).

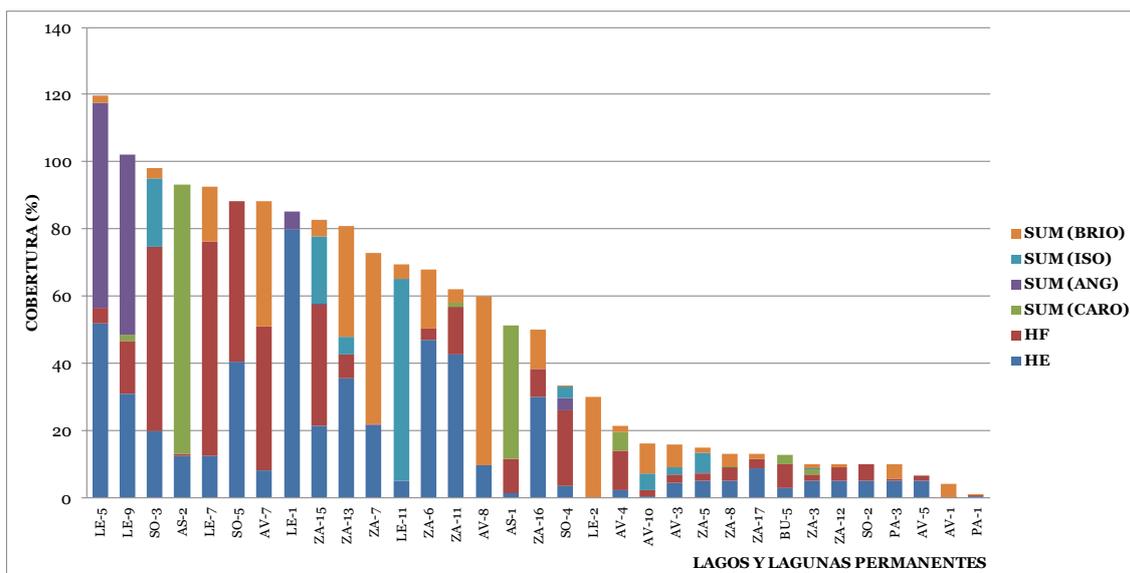


Figura 4.5. Porcentaje de cobertura de los distintos grupos funcionales en cada uno de los lagos y lagunas permanentes estudiados. Abreviaturas: SUM (BRIO) = briófitos; SUM (ISO) = isoétidos; SUM (ANG) = angiospermas; SUM (CARO) = carófitos; HF = hidrófitos de hojas flotantes; HE = helófitos.

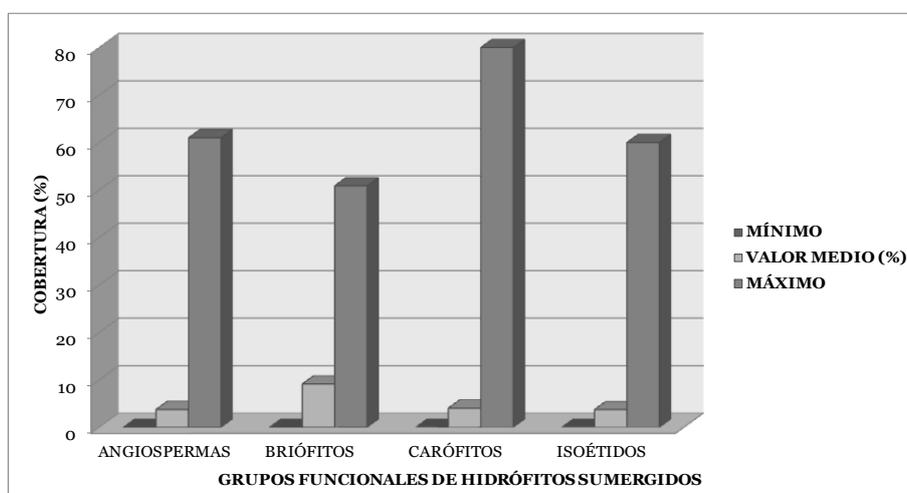


Figura 4.6. Valores medio, máximo y mínimo de cobertura de los diferentes grupos funcionales de hidrófitos sumergidos en los lagos y lagunas estudiados).

Influencia de las características ambientales sobre la cobertura de macrófitos

Los cambios en la cobertura de macrófitos estuvieron asociados fundamentalmente a la concentración de nutrientes, alcalinidad y conductividad, así

como a los valores de la pendiente de la zona litoral y a la altitud en la que están emplazados los sistemas lacustres.

El contenido total de nitrógeno y fósforo favoreció el desarrollo general de macrófitos, al igual que los valores más altos de conductividad. Esta última variable favoreció especialmente el desarrollo de hidrófitos sumergidos. Los nutrientes mencionados influyeron positivamente en la cobertura total de hidrófitos, favoreciendo el primero fundamentalmente a los hidrófitos sumergidos, mientras que el desarrollo de hidrófitos de hojas flotantes se relacionó con el contenido en fósforo total. El aumento de profundidad determinó una disminución de la cobertura de helófitos y las lagunas más grandes tuvieron un menor desarrollo de vegetación. Así mismo, la pendiente del litoral limitó el crecimiento de macrófitos, incluyendo helófitos e hidrófitos. Los lagos situados a mayor altitud mostraron los menores valores de cobertura total. Esta variable afectó fundamentalmente a la cobertura de hidrófitos sumergidos. Al analizar los grupos funcionales de hidrófitos sumergidos se pone de manifiesto de nuevo la importancia de la alcalinidad, la cual favorece el desarrollo de los carófitos, en detrimento de los briófitos (Tabla 4.4).

Tabla 4.4. Correlaciones entre la cobertura total de macrófitos, la cobertura de helófitos y la cobertura de hidrófitos y una serie de variables químicas, morfométricas y de tipo de sustrato. En la tabla aparecen los valores de r acompañados de su nivel de significación (*: $p < 0,001$; **: $p < 0,01$; *: $p < 0,05$).**

	Cobertura total	Cobertura helófitos	Cobertura total hidrófitos	Cobertura hidrófitos hojas flotantes	Cobertura total hidrófitos sumergidos
pH					
Conductividad	0,5083 **	0,3914 *	0,3923 *		0,5105 **
Alcalinidad					
Nitrato					
Nitrógeno Total	0,3574 *		0,4561 **		0,5049 **
Ortofosfato					
Fósforo Total	0,4710 **	0,3634 *	0,4431 **	0,4764 **	
Clorofila <i>a</i>	0,3509 *			0,3913 *	
Superficie	- 0,3536 *				
Profundidad		- 0,3645 *			
% Limo					
% Arena					
% Cantos					
Secchi/Profundidad					
Pendiente litoral	- 0,5407 **	- 0,4723 **	- 0,4423 **		
Altitud	- 0,3960 *		- 0,3487 *		- 0,4664 **

Tabla 4.4. (Continuación)

	Cobertura carófitos	Cobertura angiospermas	Cobertura isoétidos	Cobertura briófitos
pH				- 0,4189 *
Conductividad		0,3901 *		
Alcalinidad	0,4627 **			- 0,6601 ***
Nitrato				
Nitrógeno Total				
Ortofosfato				0,3918 *
Fósforo Total				
Clorofila <i>a</i>				
Superficie				- 0,4368 *
Profundidad				
% Limo				
% Arena				
% Cantos				
Secchi/Profundidad				
Pendiente litoral		- 0,3769 *		
Altitud				

2.2. LAGUNAS TEMPORALES

2.2.1. RIQUEZA Y DIVERSIDAD

La riqueza media de macrófitos en los sistemas palustres temporales fue de 8 taxones, con un rango de valores comprendido entre los 6 taxones de Cervunal (AV-9) y los 10 de Pardillas (BU-1).

En todos los sistemas lacustres temporales estudiados, la riqueza de taxones emergentes superó a la de hidrófitos, siendo los valores medios 5 y 2,5 taxones, respectivamente. Los lagos con un mayor número de helófitos fueron Robledo (LE-8) y La Mata 1 (LE-3), con 7 taxones mientras que en el caso de los hidrófitos, el mayor número de taxones se registró en Pardillas (BU-1), con 4 (Figura 4.7).

Dentro de los hidrófitos, los taxones de hojas flotantes y los sumergidos presentaron una riqueza media baja y similar en el conjunto de lagunas temporales (1,2 y 1,3 taxones, respectivamente). A diferencia de las especies de hojas flotantes, los hidrófitos sumergidos estuvieron presentes en las 6 lagunas, aunque correspondieron exclusivamente a un único grupo funcional, los briófitos, con un máximo de 2 taxones en Pardillas (BU-1) y La Mata 2 (LE-4) (Figura 4.7).

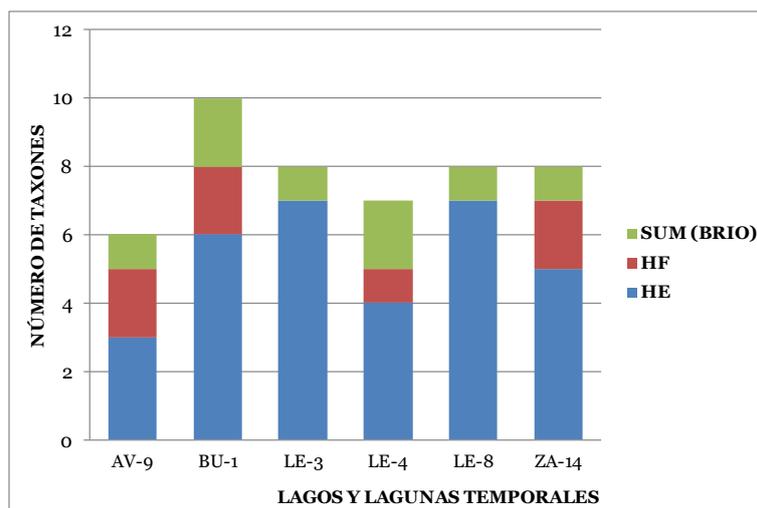


Figura 4.7. Valores de riqueza (número de taxones) de los diferentes grupos funcionales en los lagos y lagunas temporales estudiados.

La diversidad de macrófitos en las lagunas temporales, que presentó un valor medio de 1,8 bits, estuvo comprendida entre los 1,1 bits registrados en Robledo (LE-8) y los 2,3 bits del Cervunal (AV-9) (Figura 4.8).

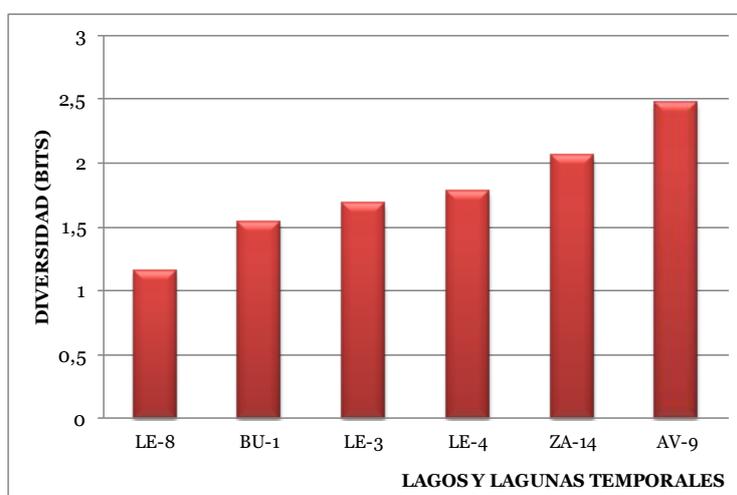


Figura 4.8. Valores de diversidad de macrófitos en los lagos y lagunas temporales estudiados.

Influencia de las características ambientales sobre la riqueza y diversidad de macrófitos

En términos generales, el número de taxones de los diferentes grupos funcionales de macrófitos no estuvo determinado por las variables ambientales

consideradas en el estudio. Solo la riqueza de hidrófitos de hojas flotantes estuvo relacionada positivamente con la altitud a la que se situaron los lagos y lagunas ($r=0,8867$; $p<0,05$). Por su parte, la diversidad únicamente estuvo correlacionada significativamente con el pH ($r=0,8484$, $p<0,05$).

2.2.2. COBERTURA

La cobertura de macrófitos en las lagunas temporales fue muy alta, con un valor medio de 121%. Los valores más bajos se registraron en las lagunas Castromil (ZA-14), Pardillas (BU-1) y La Mata 2 (LE-4), con una cobertura en torno al 99%, mientras que en el resto de las lagunas se superó ampliamente el 100% de cobertura, especialmente en La Mata 1 (LE-3), donde las diferentes especies presentaron un grado de superposición muy elevado, alcanzando un 175% de cobertura (Figura 4.9).

La cobertura de helófitos (82%) fue, por término medio, considerablemente superior a la de hidrófitos (39%). La Mata 1 (LE-3) presentó los valores más altos de ambos tipos funcionales, con un 92% de taxones emergentes y un 83% de hidrófitos. Las lagunas Pardillas (BU-1) y Robledo (LE-8) también destacaron por su elevada cobertura de helófitos. En el extremo opuesto se situó La Mata 2 (LE-4), con una cobertura de taxones emergentes del 60%. En el caso de los hidrófitos, además de la mencionada La Mata 1 (LE-3), destacaron La Mata 2 (LE-4) y, especialmente, Cervunal (AV-9), con una cobertura del 70%. El resto de lagunas presentaron coberturas de hidrófitos inferiores al 20% (Figura 4.9).

Dentro del grupo funcional de hidrófitos, los taxones sumergidos (cobertura media 27%) fueron más abundantes en todas las lagunas que los de hojas flotantes (cobertura media 12%). Estos últimos estuvieron ausentes en dos de las seis lagunas, La Mata 1 (LE-3) y Robledo (LE-8). En el resto, sus coberturas variaron entre un rango de 8% en Pardillas (BU-1) y 40% en Cervunal (AV-9). Dentro de los hidrófitos sumergidos, como ya se mencionó, únicamente se registraron briófitos. Éstos fueron especialmente abundantes en La Mata 1 (LE-3) y, en menor medida, en La Mata 2 (LE-4) y Cervunal (AV-9). La abundancia más baja se registró en Pardillas (BU-1). (Figura 4.9).

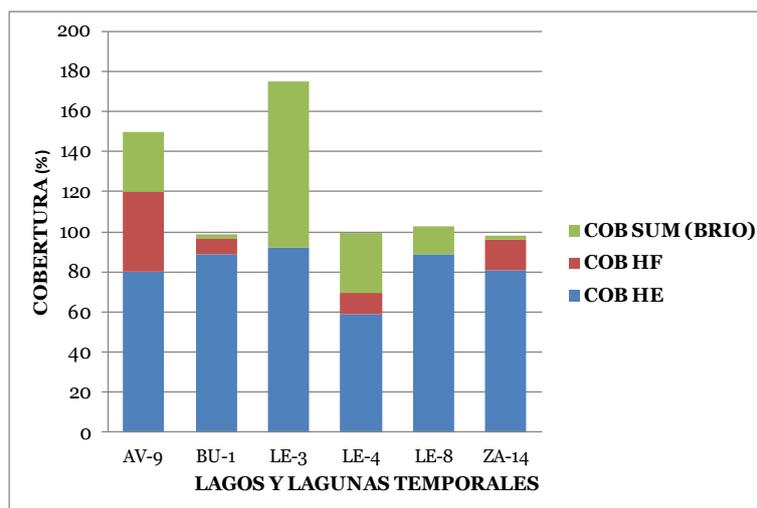


Figura 4.9. Valores de cobertura de los diferentes grupos funcionales en los lagos y lagunas temporales estudiados.

Influencia de las características ambientales sobre la cobertura de macrófitos

Sólo la cobertura de helófitos estuvo negativamente correlacionada con la concentración de ortofosfato ($r = -0,8363$; $p < 0,05$) y fósforo total ($r = -0,8471$; $p < 0,05$), mientras que la cobertura de hidrófitos de hojas flotantes aumentó al hacerlo el pH ($r = 0,9760$; $p < 0,001$).

3. Comparación entre las lagunas permanentes y las lagunas temporales

3.1. VARIABLES AMBIENTALES

Las lagunas temporales y permanentes fueron muy diferentes en cuanto a sus características físico-químicas. En las lagunas temporales se registraron concentraciones más elevadas de nutrientes (nitrógeno total, $p < 0,01$; ortofosfato, $p < 0,01$, fósforo total, $p < 0,01$) y clorofila *a* del fitoplancton ($p < 0,01$), mientras que el pH fue más alto en los sistemas permanentes ($p < 0,05$). En lo relativo a los parámetros físicos, las lagunas permanentes se caracterizaron por una mayor profundidad ($p < 0,01$), superficie ($p < 0,01$) y pendiente del litoral ($p < 0,01$). Por último, en cuanto a la composición granulométrica del sedimento, el porcentaje del limo ($p < 0,01$) fue mayor en los sistemas temporales que en los permanentes, en los que el porcentaje de arena ($p < 0,05$) y cantos ($p < 0,01$) fue mayor (Figura 4.10).

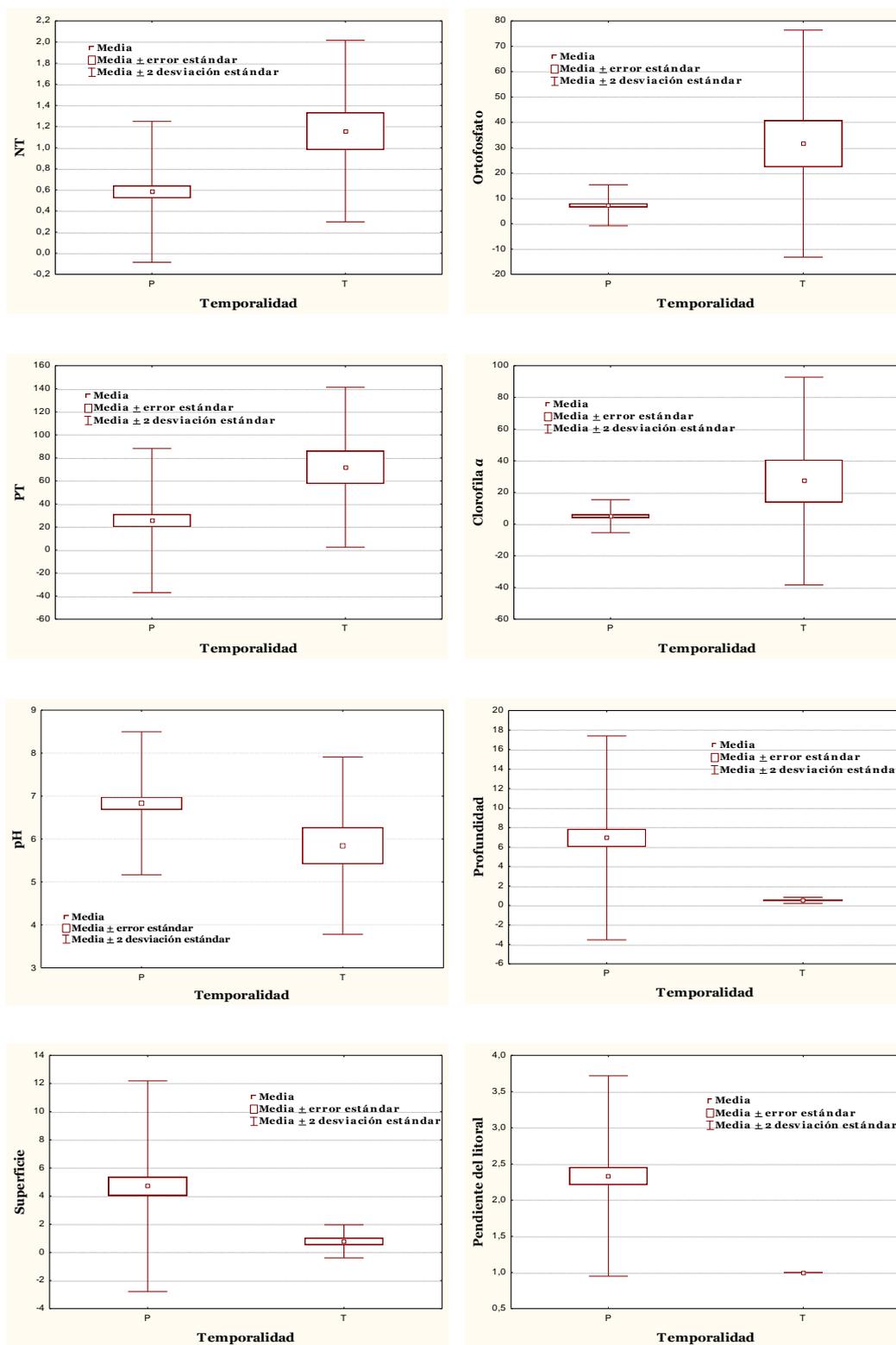


Figura 4.10. Box-plot de las variables en las que se detectaron diferencias significativas entre los dos tipos de lagunas considerados: P (permanentes) y T (temporales).

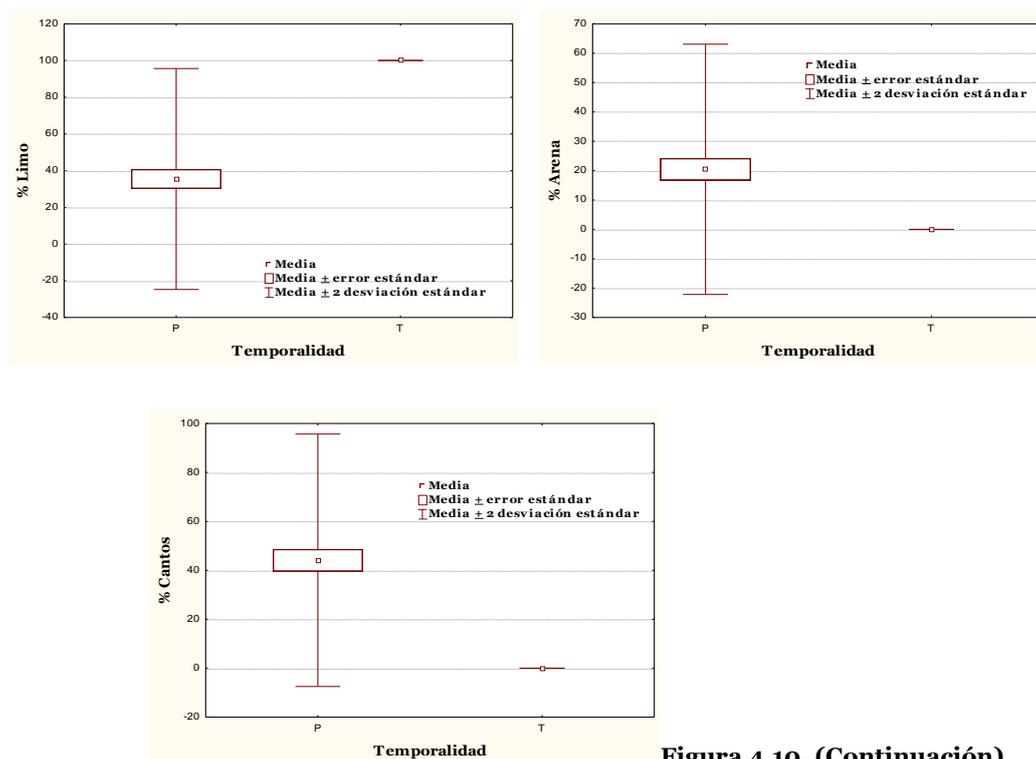


Figura 4.10. (Continuación)

3.2. COMPOSICIÓN Y ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE MACRÓFITOS

El ANOVA mostró que las principales diferencias entre ambos tipos de sistemas lacustres vienen dadas, además de por la cobertura total de macrófitos ($p < 0,01$), por las coberturas de helófitos ($p < 0,01$) y de briófitos ($p < 0,05$), siendo todas ellas significativamente más altas en las lagunas temporales que en las permanentes (Figura 4.11). Para el resto de grupos funcionales, tanto los valores de cobertura como de riqueza y los de diversidad no presentaron diferencias significativas entre los dos tipos de lagunas.

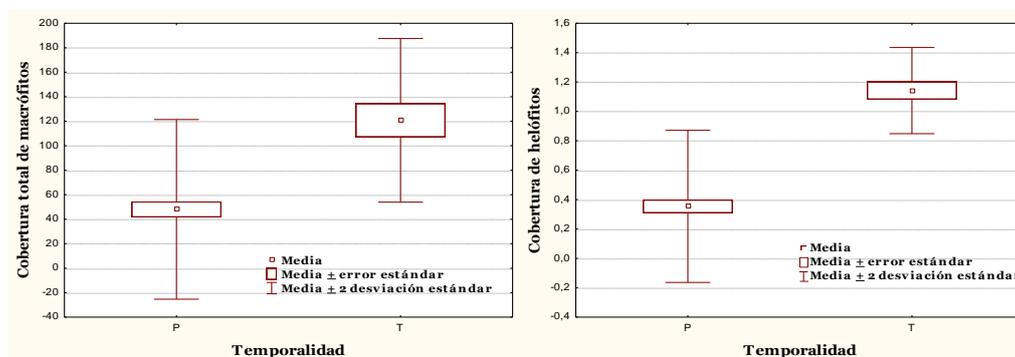


Figura 4.11. Box-plot mostrando la cobertura total de macrófitos, la cobertura de helófitos y la cobertura de briófitos en los dos tipos de lagunas considerados: permanentes (P) y temporales (T).

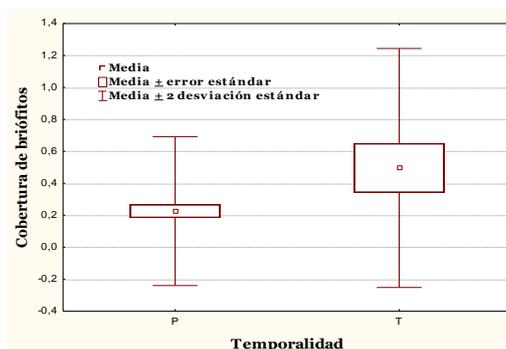


Figura 4.11. (Continuación)

Los resultados del ANOVA fueron corroborados por los del SIMPER. La disimilitud observada entre las lagunas temporales y las permanentes fue elevada, tanto en términos de composición taxonómica (91,17%), como de grupos funcionales (72,39%) y derivó, fundamentalmente, de las mayores coberturas de helófitos, y en menor medida de briófitos en las lagunas temporales (Tabla 4.5 y 4.6). Especies emergentes como *Glyceria fluitans*, *Carex acutiformis*, *Carex rostrata* o *Antinoria agrostidea* contribuyeron en gran medida a esta diferenciación, así como briófitos del género *Sphagnum* spp. y *Warnstorfia exannulata*. Todas estas especies alcanzaron coberturas considerablemente mayores en las lagunas temporales que en las permanentes. Otras especies como *Juncus squarrosus*, *Ranunculus peltatus*, *Potamogeton natans* o *Callitriche brutia* también contribuyeron a la diferenciación entre los dos tipos de lagunas, presentando mayores coberturas en los sistemas permanentes. *Isoetes velatum* subsp. *asturicense*, *Sparganium angustifolium*, *Littorella uniflora* y *Chara fragilis*, presentes únicamente en las lagunas permanentes, también contribuyeron en cierto modo a diferenciar ambos tipos de sistemas lacustres (Tablas 4.5 y 4.6).

TABLA 4.5. Resultados del análisis SIMPER sobre los datos de cobertura de grupos funcionales en las lagunas permanentes y temporales. Se muestran los grupos funcionales con mayor contribución a la disimilitud entre las mismas. Abreviaturas: HE = helófitos; BRIO = briófitos; HF = hidrófitos de hojas flotantes

	PERMANENTES	TEMPORALES	DISIMILITUD MEDIA: 72,39%	
<i>Coberturas</i>	<i>Abundancia media</i>	<i>Abundancia media</i>	<i>% de contribución</i>	<i>% acumulado</i>
<i>Cobertura de HE</i>	15,96	81,66	60,27	60,27
<i>Cobertura de BRIO</i>	9,11	26,86	19,47	79,74
<i>Cobertura de HF</i>	11,44	12,20	12,14	91,88

TABLA 4.6. Resultados del análisis SIMPER sobre los datos de cobertura de especies en las lagunas permanentes y temporales. Se muestran las especies con mayor contribución a la disimilitud entre las mismas.

	PERMANENTES	TEMPORALES	DISIMILITUD MEDIA: 91,17%	
<u>Especies</u>	<u>Abundancia media</u>	<u>Abundancia media</u>	<u>% de contribución</u>	<u>% acumulado</u>
1. <i>G. fluitans</i>	2,60	26,96	18,67	18,67
2. <i>C. acutiformis</i>	0,00	20,00	12,47	31,14
3. <i>C. rostrata</i>	3,49	11,83	10,54	41,69
4. <i>Sphagnum</i> spp.	4,29	16,54	10,27	51,96
5. <i>A. agrostidea</i>	1,41	12,00	8,55	60,51
6. <i>W. exannulata</i>	2,97	10,33	7,89	68,40
7. <i>R. peltatus</i>	2,93	4,17	3,93	72,33
8. <i>J. squarrosus</i>	1,01	5,03	3,44	75,78
9. <i>P. natans</i>	1,63	4,45	3,35	79,13
10. <i>C. brutia</i>	2,65	3,59	3,20	82,33
11. <i>J. effusus</i>	0,37	3,54	2,47	84,81
12. <i>I. velatum</i> subsp. <i>asturicense</i>	3,00	0,00	1,84	86,65
13. <i>S. angustifolium</i>	3,08	0,00	1,72	88,36
14. <i>L. uniflora</i>	2,14	0,00	1,29	89,66
15. <i>Ch. fragilis</i>	2,48	0,00	1,29	90,95

La similitud entre las lagunas permanentes estuvo marcada principalmente por la presencia de helófitos (Tabla 4.7). Entre las especies emergentes, *Glyceria fluitans* y *Carex rostrata* fueron las que mostraron una mayor contribución a la semejanza entre las mismas (Tabla 4.8). Además de los helófitos, especies de hojas flotantes como *Ranunculus peltatus* y *Callitriche brutia*, así como briófitos del género *Sphagnum* y *Warnstorfia exannulata* contribuyeron también a la similitud entre las lagunas permanentes (Tablas 4.7 y 4.8).

TABLA 4.7. Resultados del análisis SIMPER sobre los datos de cobertura de grupos funcionales en las lagunas permanentes. Se muestran los grupos funcionales con mayor contribución a la similitud entre las mismas. Abreviaturas: HE = helófitos; HF = hidrófitos de hojas flotantes; BRIO = briófitos.

LAGUNAS PERMANENTES	Similitud media: 27,39%		
<u>Coberturas</u>	<u>Abundancia media</u>	<u>% de contribución</u>	<u>% acumulado</u>
<i>Cobertura de HE</i>	15,96	47,85	47,85
<i>Cobertura de HF</i>	11,44	27,36	75,21
<i>Cobertura de BRIO</i>	9,11	20,71	95,92

TABLA 4.8. Resultados del análisis SIMPER sobre los datos de cobertura de especies en las lagunas permanentes. Se muestran las especies con mayor contribución a la similitud entre las mismas.

LAGUNAS PERMANENTES	Similitud media: 9,14%		
<u>Especies</u>	<u>Abundancia media</u>	<u>% de contribución</u>	<u>% acumulado</u>
<i>Ranunculus peltatus</i>	2,93	20,17	20,17
<i>Sphagnum spp.</i>	4,29	16,75	36,92
<i>Glyceria fluitans</i>	2,60	13,74	50,67
<i>Callitriche brutia</i>	2,65	10,16	60,83
<i>Carex rostrata</i>	3,49	5,12	65,95
<i>Warnstorfia exannulata</i>	2,97	5,05	71,00
<i>Juncus squarrosus</i>	1,01	4,17	75,17
<i>Isoetes velatum subsp. asturicense</i>	3,00	4,06	79,23
<i>Fontinalis antipyretica</i>	1,71	3,84	83,07
<i>Sparganium angustifolium</i>	3,08	3,06	86,13
<i>Ranunculus flammula</i>	0,69	2,13	88,26
<i>Antinoria agrostidea</i>	1,41	1,78	90,04

En el caso de las lagunas temporales, su similitud estuvo determinada principalmente por la presencia de helófitos, especialmente *Glyceria fluitans* y, en menor medida, *Carex acutiformis*, *Juncus squarrosus* y *Antinoria agrostidea*, los cuales representaron un porcentaje muy elevado de la cobertura total en este tipo de

sistemas lacustres. También los briófitos del género *Sphagnum* y *Warnstorfia exannulata* contribuyeron a la similitud de las lagunas temporales (Tablas 4.9 y 4.10).

TABLA 4.9. Resultados del análisis SIMPER sobre los datos de cobertura de grupos funcionales en las lagunas temporales. Se muestran los grupos funcionales con mayor contribución a la similitud entre las mismas.

LAGUNAS TEMPORALES	Similitud media: 74,54%		
<u>Coberturas</u>	<u>Abundancia media</u>	<u>% de contribución</u>	<u>% acumulado</u>
<i>Cobertura de HE</i>	81,66	84,87	84,87
<i>Cobertura de BRIO</i>	26,86	10,34	95,22

TABLA 4.10. Resultados del análisis SIMPER sobre los datos de cobertura de especies en las lagunas temporales. Se muestran las especies con mayor contribución a la similitud entre las mismas.

LAGUNAS TEMPORALES	Similitud media: 19,61%		
<u>Especies</u>	<u>Abundancia media</u>	<u>% de contribución</u>	<u>% acumulado</u>
<i>Glyceria fluitans</i>	26,96	40,20	40,20
<i>Carex acutiformis</i>	20,00	12,39	52,59
<i>Juncus squarrosus</i>	5,03	11,83	64,42
<i>Antinoria agrostidea</i>	12,00	10,39	74,81
<i>Warnstorfia exannulata</i>	10,33	9,32	84,13
<i>Sphagnum spp.</i>	16,54	4,86	88,99
<i>Juncus effusus</i>	3,54	3,56	92,55

DISCUSIÓN

Las características ambientales de los lagos de montaña son muy particulares, ya que están sujetos a condiciones extremas, por ejemplo de temperatura o viento, así como a marcados cambios diurnos y estacionales. Puesto que la presencia y la abundancia de macrófitos están condicionadas por factores medioambientales (Blindow, 1992; Gacia *et al.*, 1994; Heegaard *et al.*, 2001), el ambiente particular de cada lago va a determinar la estructura vegetal en el mismo. En este sentido, los resultados obtenidos en nuestro estudio sobre riqueza, cobertura y diversidad de macrófitos reflejan las características propias de los diferentes tipos de lagos de montaña, sobre todo en relación a la temporalidad y a la altitud a la que se sitúan. Por un lado, la morfometría de los sistemas temporales ha sido determinante del desarrollo de la vegetación, especialmente de especies emergentes y briófitos, y, por otro, la localización concreta de cada lago a lo largo de un gradiente altitudinal determina una serie de características que favorecen o dificultan el desarrollo de los distintos tipos de macrófitos.

La ecología de lagos temporales y permanentes difiere ampliamente, ya que los primeros no se estratifican térmicamente en el verano y además tienen una zona litoral más amplia que puede ser colonizada en su totalidad por macrófitos (Madsen *et al.*, 2004). Ambos tipos de lagos se diferencian morfométricamente por características tales como la profundidad, el tamaño, la pendiente del litoral y el sustrato (Gasith & Hoyer, 1998; Aldasoro & Toro, 2001; Madsen *et al.*, 2004). Los lagos someros estudiados fueron muy homogéneos entre sí, presentando todos ellos baja profundidad, tamaño reducido, pendiente litoral suave y predominio de sustrato limoso, factores que favorecen el desarrollo de la vegetación. Los grupos funcionales más favorecidos por las características ambientales de los sistemas temporales fueron los helófitos y los briófitos, que presentaron abundancias significativamente más altas en éstos que en los lagos permanentes.

Por norma general, el tamaño y la profundidad de los lagos y lagunas son dos características morfométricas que están directamente relacionadas, siendo los sistemas más profundos también los más grandes. Esta combinación de características implica una menor abundancia de macrófitos (Gasith & Hoyer, 1998), motivada por la existencia de un mayor porcentaje de superficie situada por debajo de la profundidad de compensación para los macrófitos, por lo que el desarrollo de los mismos se ve interrumpido a partir de cierta profundidad, así como por un menor porcentaje de área litoral (Gasith, 1991). La flora acuática tiende a ocupar una posición bien delimitada

dentro de la zona litoral, proceso conocido como zonación (Ramírez & San Martín, 2006). Si la profundidad es baja, las condiciones litorales dominan en toda la extensión del sistema palustre y, así, macrófitos que normalmente colonizan la orilla de los lagos permanentes o semipermanentes, ocupan amplias extensiones del interior. Por otro lado, la pendiente del litoral de los lagos ejerce una gran influencia sobre la riqueza y biomasa de las comunidades de macrófitos (Pearsall, 1917, Margalef, 1984). Se trata de un factor fundamental en el control de las características físicas del sedimento, afectando a la estabilidad del mismo y al depósito de materiales (Håkanson, 1977). Una pendiente suave permite el depósito de sedimentos finos, relativamente más estables y más ricos en nutrientes, donde los macrófitos pueden establecerse, mientras que las pendientes acusadas son principalmente áreas de erosión y transporte de sedimento. Además, los sedimentos extremadamente arenosos o de textura gruesa son considerados sustratos nutricionalmente pobres para el crecimiento de macrófitos, mientras que el limo favorece el desarrollo de macrófitos (Barko *et al.*, 1986).

Las enormes diferencias en relación a la abundancia de briófitos detectadas entre lagos permanentes y temporales resultan sorprendentes puesto que este grupo normalmente compone la vegetación dominante en ambientes donde el crecimiento de otras plantas se ve restringido por valores extremos de parámetros medioambientales. Estos valores incluyen niveles muy bajos de luz, temperatura, nutrientes y/o pH (de Winton & Beever, 2004). Un dominio de briófitos sobre otros grupos funcionales ha sido registrado con anterioridad en lagos situados a una altitud elevada (Michaelis, 1982), de elevada transparencia (Chambers & Kalff, 1985; Middleboe & Markager, 1997) o sobre sustrato rocoso (Spence, 1982); características de muchos de los sistemas permanentes incluidos en este estudio. Además, son especialmente importantes a profundidades superiores a 10 m, donde las fanerógamas desaparecen, al no resistir la presión hidrostática ejercida sobre los espacios aeríferos, y al ser la luz incidente menos intensa (Spence, 1982). Por ello, nuestros resultados pueden responder a una limitación del método de muestreo establecido para la recogida de macrófitos sumergidos en aguas profundas según la Directiva Marco del Agua (Confederación Hidrográfica del Ebro, 2005). El uso de dragas o ganchos para la recogida de plantas de cierta envergadura que forman grandes lechos puede resultar adecuado, pero la eficacia de los mismos en la recogida de ejemplares dispersos o de pequeño tamaño es menor.

Como se ha descrito, los sistemas temporales incluidos en este estudio presentan características muy homogéneas entre sí, lo que unido al hecho de que su número haya sido considerablemente inferior al de los lagos permanentes ha determinado que no existan grandes diferencias entre la estructura y composición de la

comunidad de macrófitos, tanto a nivel de especies como de grupos funcionales. Sin embargo, los sistemas permanentes estudiados presentan una variedad de características morfométricas, tales como la profundidad, el contenido en nutrientes o el sustrato predominante en los mismos, que permiten detectar tendencias en la distribución y composición de las comunidades de macrófitos en relación a distintas variables. En este sentido, muchos de los resultados obtenidos en este estudio se pueden relacionar con la posición que ocupan los distintos lagos en el paisaje, y en particular la altitud a la que se sitúan. La localización en el paisaje no es un mecanismo que afecte inmediatamente a las especies de macrófitos, sino que es una variable que gobierna otros factores que pueden generar claros patrones de diversidad taxonómica (Hrabik *et al.*, 2005). Los lagos típicos de alta montaña, situados a mayor altitud, tienen unas características comunes que determinan el escaso desarrollo de macrófitos en los mismos. En ellos dominan las condiciones oligotróficas, junto con una zona litoral con pendientes acusadas y sustrato pedregoso, características que, salvo esta última, han mostrado en este estudio claramente su influencia negativa sobre la riqueza, diversidad y cobertura de macrófitos.

El descenso de la riqueza de las comunidades acuáticas, en general, y de los macrófitos, en particular, en los sistemas acuáticos con la altitud ha sido constatado en diversos estudios (Rørslett, 1991; Heino, 2000; Murphy, 2002; Oertli *et al.*, 2002; Jones *et al.*, 2003). Jones *et al.* (2003) indican que este descenso es probablemente debido al efecto indirecto de la misma sobre la temperatura y la duración de la estación de crecimiento. Ambas se relacionan con un descenso de la productividad y con unas pobres condiciones de crecimiento (crecimiento lento, plantas de tamaño reducido, etc.), acordes con la corta estación de crecimiento y las bajas temperaturas que se detectan al aumentar la altitud. El desarrollo de especies se ve, por tanto, limitado, por lo que sólo dominarán en estos ambientes aquellas que son tolerantes a estas condiciones, muchas de las cuales son oligotróficas (Jones *et al.*, 2003). De igual modo, Lacoul & Freedman (2006) en un estudio de lagos situados en el Himalaya vieron que la temperatura del agua, la cual está fuertemente y linealmente relacionada con la altitud, fue la variable que mejor predijo la riqueza de macrófitos. Además, se considera que la influencia de la altitud no es separable de la del área y que la menor riqueza al aumentar la altitud también se ve influenciada por un área más restringida de hábitat disponible (Jones *et al.*, 2003; Rolon & Maltchik, 2006).

La ausencia de una relación entre la superficie de los lagos y lagunas y las características estructurales de la comunidad de macrófitos puede resultar sorprendente puesto que se trata de un aspecto bien documentado en el estudio de los

sistemas acuáticos (Rørslett, 1991; Vestergaard & Sand-Jensen, 2000; Oertli *et al.*, 2000, 2002; Jones *et al.*, 2003; Rolon & Maltchik, 2006) y que, si bien se puede considerar una generalización válida en muchos casos (Jeffries, 1998; Oertli *et al.*, 2002; Brose, 2001) es un tema altamente controvertido (Friday, 1987, Linton & Goulder, 2000). En general, se cree que el aumento de la superficie aumenta la probabilidad de existencia de nuevos hábitats para las especies (Rørslett, 1991; Mäkela *et al.*, 2004). Sin embargo, se sabe que los macrófitos son un grupo fuertemente asociado a la zona litoral, puesto que crecen mayoritariamente en las orillas de los lagos (Rolon & Maltchik, 2006). El área litoral no tiene por qué aumentar proporcionalmente con el área del lago (Hrabik *et al.*, 2005), por lo que se considera que la riqueza de macrófitos podría estar más relacionada con el área de colonización que con la superficie total del sistema palustre (Vestergaard & Sand-Jensen, 2000).

Por otra parte, diversos estudios han destacado la importancia de las condiciones ambientales locales en la determinación de la riqueza y composición de los macrófitos en los lagos, particularmente, aquellas relacionadas con la química del agua y la productividad (Spence, 1967; Seddon, 1972; Rørslett, 1991; Vestergaard & Sand-Jensen, 2000; Jeppesen *et al.*, 2000; Heegaard *et al.*, 2001). En este sentido, la riqueza y cobertura total de los macrófitos en los lagos permanentes de montaña estudiados, así como la diversidad en los mismos, se vieron favorecidas por el aumento de la condición trófica. Asimismo, la riqueza de emergentes y la de hidrófitos totales se relacionaron positivamente con la condición trófica de los lagos. La eutrofización o el aumento de nutrientes en lagos oligotróficos se refleja en un aumento en el número de especies, mientras que en lagos que de forma natural son mesotróficos genera un descenso en el número de especies (Rørslett, 1991; Mjelde, 1997; Murphy, 2002, Penning *et al.*, 2008). Por ello, se considera que los lagos eutróficos y mesotróficos mantienen significativamente más especies y en mayor abundancia que las aguas oligotróficas (Rørslett, 1991, Nagasaka, 2004; Li *et al.*, 2009). De igual modo, las diversidades más altas han sido observadas en lagos mesotróficos o ligeramente eutróficos (Rørslett, 1991; Murphy, 2002).

Mineralización y acidez, representadas por las variables alcalinidad, conductividad y pH, son factores considerados por muchos autores como primordiales en el establecimiento de la composición y estructura de las comunidades de macrófitos en los lagos (Catling *et al.*, 1985; Arts & Leuven, 1988; Rørslett, 1991; Gacia *et al.*, 1994; Toivonen & Huttunen, 1995; Heegaard *et al.*, 2001; Lacoul & Freedman, 2006). La importancia de estos factores radica en la forma de carbono inorgánico que las diferentes especies utilizan en la fotosíntesis, lo que se considera uno de los

condicionantes externos más determinantes de la distribución de macrófitos (den Hartog & van der Velde, 1988). Las aguas alcalinas con valores altos de pH favorecen la presencia y desarrollo de carófitos y elodeidos, grupos funcionales sumergidos que utilizan bicarbonato como fuente de carbono inorgánico en la fotosíntesis (Lacoul & Freedman, 2006), incapaces de desarrollarse en ambientes más ácidos. Por ello, se considera que, de forma general, los lagos alcalinos podrían tener un mayor número de especies (Heitto, 1990; Toivonen & Huttunen, 1995), frente a la menor riqueza de macrófitos registrada en los lagos ácidos (Roberts *et al.*, 1985). En nuestro estudio, la mayor mineralización y menor acidez de las aguas favoreció de forma general la presencia de un mayor número de especies, así como una mayor cobertura. El grupo funcional más favorecido fue el de los carófitos, presentes en mayor número y abundancia en aguas alcalinas, a diferencia del grupo funcional de briófitos, en el que se detectó el patrón opuesto. Los lagos ácidos suelen ser pobres en especies sumergidas (Vestergaard & Sand-Jensen, 2000), y el predominio de los briófitos en los mismos se justifica por su tolerancia a la acidez, puesto que utilizan CO₂ libre como fuente de carbono en la fotosíntesis (Grahm *et al.*, 1974; Wetzel, 1983). Por último, las relaciones positivas detectadas entre alcalinidad y pH con la riqueza y abundancia de helófitos podrían considerarse como un efecto indirecto, si se tiene en cuenta que las lagunas más alcalinas fueron a su vez algunas de las más grandes, por lo que, probablemente, presentaron mayor número de hábitats para el desarrollo de especies emergentes.

BIBLIOGRAFÍA

Aldasoro, J.J., Toro, M. (2001). *La vegetación acuática*. En: Las lagunas del Parque Regional de la Sierra de Gredos. M. Toro & I. Granados (eds.): 67-77. Monografías de la red de Espacios Naturales de Castilla y León. Ed. Junta de Castilla y León.

Andersson, B., Willén, E. (1999). *Lakes*. In: Rydin, H., Snoeijs, P., Diekmann, M. (eds.), Swedish plant geography. Tk-tryck, Uppsala, pp.149-168.

Arts, G.H.P., Leuven, R.S.E.W. (1988). *Floristic changes in shallow softwaters in relation to underlying environmental factors*. *Freshwater Biology*, 20: 97-111.

Barko, J.W., Adamas, M.S., Clesceri, N.S. (1986). *Environmental factors and their consideration in the management of submersed aquatic vegetation: a review*. *Journal of Aquatic Plant Management*, 24: 1-10.

Bianco, P. M., De Lillis, M., Tinelli, A. (2001). *Biodiversità in aree umide di recente realizzazione*. In Accademia Nazionale delle Scienze detta dei XL (ed.), "Scritti e documenti" XXVI. 2. Il sistema ambientale della Tenuta Presidenziale di Castelporziano. Ricerche sulla complessità di un ecosistema forestale costiero mediterraneo. Segretariato Generale della Presidenza della Repubblica Italiana, 835-842.

Blindow, I. (1992). *Decline of charophytes during eutrophication: comparison with angiosperms*. *Freshwater Biology*, 28: 9-14.

Brock, M. A. (1988). *Flexibility of life cycle pattern as a mechanism for tolerance of fluctuations of environmental conditions by aquatic plants*. *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 23: 1949-1953.

Brose, U. (2001). *Relative importance of isolation, area and habitat heterogeneity for vascular plant species richness of temporary wetland in east German farmland*. *Ecography*, 24: 722-730.

Brugués, M., González Mancebo, J.M. (2014). *Lista Roja de los briófitos amenazados de España*. En: Garillete, R., Albertos, B. (coords.). Atlas de los briófitos amenazados de España. Universitat de València.

Casado de Otaola, S., Montes del Olmo, C. (1995). *Guía de los lagos y humedales de España*. J.M. Reyero Editor. 255 pp.

Catling, P.M., Freedman, B., Stewart, C., Kerekes, J.J., Lefkovitch, L.P. (1985). *Aquatic plants of acid lakes in Kejimikujik National Park, Nova Scotia; floristic composition and relation to water chemistry*. *Canadian Journal of Botany*, 64: 724-729.

- Chambers, P.A., Kalff, J. (1985).** *Depth distribution and biomass of submersed aquatic macrophyte communities in relation to Secchi depth.* Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 42: 701-709.
- Cherry, J. A., Gough, L. (2006).** *Temporary floating island formation maintains wetland plant species richness: The role of the seed bank.* Aquatic Botany 85: 29–36.
- Clarke, K.R., Gorley, R.N. (2001).** PRIMER v.5.: User Manual/Tutorial. Plymouth: PRIMER-E, 192 pp.
- Confederación Hidrográfica del Ebro (2005).** *Metodología para el establecimiento del Estado Ecológico según la Directiva MARCO del Agua. Protocolos de muestreo y análisis para macrófitos.* Ministerio de Medio Ambiente, 41 pp.
- de Winton, M.D., Beever, J.E. (2004).** *Deep-water bryophyte records from New Zealand lakes.* New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research, 2004, 38: 329-340.
- Della Bella, V., Bazzanti, M., Dowgiallo, M.G., Iberite, M. (2008).** *Macrophyte diversity and physico-chemical characteristics of Tyrrhenian coast ponds in central Italy: implications for conservation.* Hydrobiologia, 597: 85-95.
- den Hartog, C., van der Velde, G. (1988).** *Structural aspects of aquatic plant communities.* In: Symoens J.J. (ed.). Vegetation of inland waters. Handbook of vegetation science, vol. 15(1). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 113-153.
- Friday, L.E. (1987).** *The diversity of macroinvertebrate and macrophyte communities in ponds.* Freshwater Biology, 18: 87-104.
- Gacia, E., Ballesteros, E., Camarero, L., Delgado, O., Palau, A, Riera, J.L., Catalan, J. (1994).** *Macrophytes from lakes in the eastern Pyrenees: community composition and ordination in relation to environmental factors.* Freshwater Biology, 32: 73-82.
- Gasith, A. (1991).** *Can littoral resources influence ecosystem processes in large, deep lakes?* Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie, 24: 1073-1076.
- Gasith, A., Hoyer, M.V. (1998).** *Structuring role of macrophytes in lakes: Changing influence along lake size and depth gradients.* In: Jeppesen, E., Søndergaard, M., Søndergaard, M., Christofferson, K. (eds.). The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes. Springer, New York. pp. 381-392.
- Grahn, O., Hultberg, H., Landner, L. (1974).** *Oligotrophication - a self-accelerating process in lakes subjected to excessive supply of acid substances.* Ambio, 3: 93-94.
- Grillas, P. (1990).** *Distribution of submerged macrophyte in the Camargue in relation to environmental factors.* Journal of Vegetation Science, 1: 393–402.

Grillas, P., Roché, J. (1997). *Vegetation of Temporary Marshes*. Ecology and Management. Station Biologique de la Tour du Valat, Arles.

Grillas, P., Gauthier, P., Yavercovski, N., Perennou, C. (2004). *Mediterranean Temporary Pools*, Vol. 1. Issues Relating to Conservation, Functioning and Management. Station Biologique de la Tour du Valat, Arles.

Håkanson, L. (1977). *The influence of wind, fetch and water depth on the distribution of sediments in Lake Vanern, Sweden*. Canadian Journal of Earth Sciences, 14: 397-412.

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.

Heino, J. (2002). *Concordance of species richness patterns among multiple freshwater data: a regional perspective*. Biodiversity and Conservation, 11: 137-147.

Heitto, L. (1990). *A macrophyte survey in Finnish forest lakes sensitive to acidification*. Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie, 24: 667-670.

Hrabik, T.R., Greenfield, B.K., Lewis, D.B., Pollard, A.I., Wilson, K.A., Kratz, T.K. (2005). *Landscape-scale variation in taxonomic diversity in four groups of aquatic organisms: the influence of physical, chemical, and biological properties*. Ecosystems, 8: 301-317.

Jeffries, M.J. (1998). *Pond macrophyte assemblages, biodisparity and spatial distribution of ponds in the Northumberland coastal plain, UK*. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystem, 8: 657-667.

Jeppesen, E., Jensen, J.P., Søndergaard, M., Lauridsen, T., Landkildehus, F. (2000). *Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: changes along a phosphorus gradient*. Freshwater Biology, 45: 201-218.

Jones, J.I., Li, W., Maberly, S.C. (2003). *Area, altitude and aquatic plant diversity*. Ecography, 26: 411-420.

Kamenik, C., Koinig, K.A., Schmidt, R., Appleby, P.G., Dearing, J.A., Lami, A., Thompson, R., Psenner, (2000). *Eight hundred years of environmental changes in a high Alpine lake (Gossenköllesee, Tyrol) inferred from sediment records*. Journal of Limnology, 59 (Suppl. 1): 43-52.

Lacoul, P., Freedman, B. (2006). *Relationships between aquatic plants and environmental factors along a steep Himalayan altitudinal gradient*. Aquatic Botany, 84: 3-16.

- Lami, A., Guilizzoni, P., Marchetto, A., Bettinetti, R., Smith, D.J. (1998).** *Paleolimnological evidence of environmental changes in some high altitude Himalayan lakes (Nepal)*. In: Lami, A., Giussoni, G. (eds.). *Limnology of High Altitude Lakes in the Mt. Everest region*. Verh. Internat. Verein. Limnol., 17: 373-385.
- Laurion, I., Lami, A., Sommaruga, R. (2002).** *Distribution of mycosporine-like amino acids and photoprotective carotenoids among freshwater phytoplankton assemblages*. *Aquatic Microbial Ecology*, 26: 283-294.
- Li, K.-Y., Liu, Z.-W., Gu, B.-H. (2009).** *Density-dependent effects of snail grazing on the growth of a submerged macrophyte, *Vallisneria spiralis**. *Ecological Complexity*, 6: 438-442.
- Linton, S., Goulder, R. (2000).** *Botanical conservation value related to origin and management of ponds*. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystem*, 10: 77-91.
- Madsen, J.D., Wersal, R.M., Tyler, M. (2004).** *Diversity and distribution of aquatic macrophyte in Swan and Middle Lakes, Niccollet County, Minnesota*. Minnesota Waterfowl Association GeoResources Institute Report 4002. 29 pp.
- Mäkela, S., Huitu, E., Arvola, L. (2004).** *Spatial patterns in aquatic vegetation composition and environmental covariates along chains of lakes in the Kokemäenjoki watershed (S. Finland)*. *Aquatic Botany*, 80: 253-269.
- Margalef, 1984.** *Limnologia*. Omega. 1024 pp.
- Mjelde, M., 1997.** *Virkninger av forurensning på biologisk mangfold: Vann og vassdrag i by- og tettstedsnære områder. Vannvegetasjon i innsjøer - effekter av eutrofiering. En kunnskapsstatus*. NIVA-report 3755-97 (in Norwegian).
- Michaelis, F.B. (1982).** *The lakes of the Tongariro National Park*. *Mauri Ora*, 10: 49-65.
- Middleboe, A.L., Markager, S. (1997).** *Depth limits and minimum light requirements of freshwater macrophytes*. *Freshwater Biology*, 37: 553-568.
- Moreno, J.C., coord. (2008).** *Lista Roja 2008 de la flora vascular española*. Dirección General del Medio Natural y Política Forestal (Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, y Sociedad Española de Biología de la Conservación de Plantas), Madrid, 86 pp.
- Murphy, K.J. (2002).** *Plant communities and plant diversity in softwater lakes of northern Europe*. *Aquatic Botany*, 73: 287-324.
- Nagasaka, M. (2004).** *Changes in biomass and spatial distribution of *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John, an invasive submerged plant, in oligomesotrophic Lake Kizaki from 1999 to 2002*. *Limnology*, 5: 129-139.

- Nicolet, P., Biggs J., Fox, G., Hodson, M.J., Reynolds, C., Withfield, M., Williams, P. (2004).** *The wetland plant and macroinvertebrate assemblages of temporary ponds in England and Wales.* Biological Conservation, 120: 265–282.
- Oertli, B., Auderset Joye, D., Castella, E., Juge, R., Lachavanne, J.B. (2000).** *Diversité biologique et typologie écologique des étangs et petits lacs de Suisse.* Université de Genève, Office Federal de l'Environnement, des Forêts et du Paysage (OFEFP), Genève.
- Oertli, B., Joey, D.A., Castella, E., Juge, R., Cambin, D., Lachavanne, J.B. (2002).** *Does size matter? The relationship between pond area and biodiversity.* Biological Conservation, 104: 59-70.
- Pearsall, W.H. (1917).** *The aquatic and marsh vegetation of Esthwaite water.* Journal of Ecology, 5: 180-201.
- Penning, W.E., Mjelde, M., Dudley, B., Hellsten, S., Hanganu, J., Kolada, A., van den Berg, M., Poikane, S., Phillips, G., Willby, N., Ecke, F. (2008).** *Classifying aquatic macrophytes as indicators of eutrophication in European lakes.* Aquatic Ecology, 42: 237-251.
- Ramírez, C., San Martín, C. (2006).** *Diversidad de macrófitos chilenos.* En: I. Vila, A. Veloso, R. Schlatter & C. Ramírez (eds.). *Macrófitos y vertebrados de los sistemas límnicos de Chile.* Editorial Universitaria, Santiago, pp. 21-72.
- Roberts, D.A., Singer, R., Boylen, C.W. (1985).** *The submerged macrophytes communities of Adirondack Lakes (New York, USA) of varying degrees of acidity.* Aquatic Botany, 21: 219-235.
- Rolon, A.S., Maltchik, L. (2006).** *Environmental factors as predictors of aquatic macrophyte richness and composition in wetlands of southern Brazil.* Hydrobiologia, 556: 221-231.
- Rørslett, B. (1991).** *Principal determinants of aquatic macrophyte richness in northern European lakes.* Aquatic Botany, 39: 173-193.
- Seddon, B. (1972).** *Aquatic macrophytes as limnological indicators.* Freshwater Biology, 2: 107-130.
- Skjelkvåle, B.L., Wright, R.F. (1998).** *Mountain lakes: sensitivity to acid deposition and global climate change.* Ambio, 27: 280-286.
- Sommaruga, R., Psenner, R. (2001).** *High-mountain lakes and streams: indicators of a changing world.* Arctic, Antarctic, and Alpine Research, 33: 383-384.
- 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 Ecol. Res.*, 12: 37-125.

Toivonen, H., Huttunen, P. (1995). *Aquatic macrophytes and ecological gradients in 57 small lakes in southern Finland*. *Aquatic Botany*, 51: 197-221.

Vestergaard, O., Sand-Jensen, K. (2000). *Alkalinity and trophic state regulate aquatic plant distribution in Danish lakes*. *Aquatic Botany*, 67: 85-107.

Weiß, C.H. (2007). StatSoft Inc. *STATISTICA version 8.0*.

Wetzel, R.G. (1983). *Limnology*. Saunders College Publishing, Philadelphia. 767 pp.

Whiteman, D.C. (2000). *Mountain Meteorology: Fundamentals and Applications*. Oxford University Press, New York. 355 pp.

Williams, W. D. (1985). *Biotic adaptation in temporary lentic waters, with special reference to those in semi-arid and arid regions*. *Hydrobiologia*, 125: 85–110.

CAPÍTULO 5. IMPORTANCIA RELATIVA DE LAS
VARIABLES AMBIENTALES SOBRE LA
COMUNIDAD DE MACRÓFITOS EN LAGOS DE
MONTAÑA EN FUNCIÓN DE LA ESCALA
ESPACIAL

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN.....	101
METODOLOGÍA.....	104
1. Lagos y lagunas incluidos en el estudio.....	104
2. Comunidad de macrófitos.....	104
3. Variables ambientales.....	104
4. Tratamiento de datos.....	105
RESULTADOS.....	108
1. Estructura taxonómica de la comunidad de macrófitos.....	108
2. Estructura funcional de la comunidad de macrófitos.....	112
DISCUSIÓN.....	116
BIBLIOGRAFÍA.....	119

INTRODUCCIÓN

Los estudios ecológicos asumen que la distribución de las especies en el espacio no ocurre al azar, lo que sugiere la existencia de al menos un factor causante de esta estructura. La dispersión y los procesos ambientales son dos de los factores más importantes y que han tenido bastante repercusión en estudios de metacomunidades (Cottenie, 2005, Alahuhta et al., 2013). Además, los patrones de distribución, abundancia e interacción de especies pueden ocurrir a diferentes escalas espaciales (Levin, 1992; Rosenzweig, 1995; Maurer, 1999; Chase & Leibold, 2002). La mayoría de estudios sobre diversidad y funcionamiento de los ecosistemas se centran en la escala local, ignorando el efecto que puedan tener procesos que ocurren a escalas mayores, como los climáticos o algunos históricos (Ricklefs & Schluter, 1993; Magalhães et al., 2002). Sin embargo, los factores ambientales no actúan de manera individual sobre los ecosistemas sino que están anidados espacialmente dentro de un modelo jerárquico. De este modo, variables típicamente regionales, como el clima o procesos evolutivos, afectan a la manera en que las comunidades bióticas responden a factores locales como los nutrientes o el pH (Kratz et al., 1997; Cheruvelil et al, 2008).

Además de los factores ambientales, también la dispersión puede llegar a explicar una parte importante de la variación en la composición taxonómica y funcional de las comunidades bióticas (Capers et al. 2009). En relación a los organismos acuáticos se considera que no existe una limitación espacial para las especies con buenas capacidades de dispersión, como es el caso de las diatomeas, los macrófitos y los macroinvertebrados (Soininen & Westrom, 2009; Bennett et al., 2010; De Bie et al., 2012; Alahuhta et al., 2013). Sin embargo, organismos como los peces dependen en gran medida del medio acuático para dispersarse, por lo que están altamente influenciados por los procesos espaciales a escala regional (Cottenie, 2005; Heino, 2011; De Bie et al., 2012). Por todo ello, para comprender mejor cuales son los mecanismos que estructuran las comunidades bióticas es necesario identificar qué factores determinan la estructura y función de las comunidades y a qué escala actúan (Shurin et al., 2000; Heino et al., 2003). Esto resulta especialmente crítico en la elaboración de programas para la evaluación del estado ecológico, puesto que se considera que incluso pequeños cambios en las condiciones ambientales pueden tener una influencia significativa en los ecosistemas. Dado que los determinantes ambientales de las comunidades pueden corresponder a diferentes escalas, se ha comenzado a prestar una creciente atención a la escala espacial como factor determinante de la respuesta de las especies (Alahuhta, 2011). Sin embargo, a pesar del

convencimiento de que la detección de las estructuras espaciales es un paso clave para la comprensión de los procesos ecológicos que estructuran la distribución de los organismos, su entendimiento es limitado (Jombart *et al.*, 2009).

Los estudios sobre metacomunidades y la distribución de especies han sido más habituales en los ecosistemas terrestres que en los acuáticos. Dentro de éstos, destacan algunos grupos taxonómicos marinos y de agua dulce, como los peces y los macroinvertebrados (Cottenie, 2005; Hillebrand, 2004; Heino, 2011). En el agua dulce, el principal foco de investigación ha sido el ecosistema fluvial (Mykrä *et al.*, 2007, Soininen *et al.*, 2009; Stephenson & Morin, 2009), mientras que el lacustre y, en particular los macrófitos, han recibido una menor atención (Heino & Toivonen, 2008, Akasaka *et al.*, 2010, Alahuhta *et al.* 2013).

La comunidad de macrófitos se considera un indicador clave del estado ecológico de los lagos (Directiva Marco del Agua) (European Union, 2000), puesto que aportan un hábitat para la mayoría de los restantes organismos acuáticos, como los peces y los macroinvertebrados, donde se alimentan, buscan refugio o se reproducen (Nurminen, 2003). Se ha reconocido que la distribución de los macrófitos está influenciada por factores medioambientales que actúan a diferente escala. Por tanto, la abundancia y diversidad de la vegetación acuática puede variar considerablemente entre lagos situados próximos en el paisaje (Toivonen & Huttunen, 1995; Heegaard *et al.*, 2001). A gran escala, son importantes factores como la geomorfología, el clima o la biogeografía (Lacoul & Freedman, 2006), mientras que la cobertura de vegetación de la cuenca, la geología o los usos del terreno actúan a una escala inferior, como es la cuenca del lago (Gacia *et al.*, 1994, Gibson *et al.*, 1995). Por último, a escala local, factores como la alcalinidad, el pH, el tipo de sustrato o la pendiente del litoral juegan un papel importante en la distribución de los macrófitos (Vestergaard & Sand-Jensen, 2000, Arts *et al.*, 1990, Spence, 1982, Duarte & Kalff, 1986).

De forma general, el porcentaje de la variación en la composición de la comunidad que está relacionado con las condiciones ambientales locales se espera que sea mayor entre los organismos que no están limitados por dispersión (Capers *et al.*, 2009). En este sentido, se considera que las plantas acuáticas están muy poco limitadas, ya que una gran parte de ellas están ampliamente distribuidas (Sculthorpe, 1967; Les *et al.*, 2003). La mayoría de las especies producen propágulos vegetativos que colonizan los nuevos hábitats disponibles (Barrat-Segretain & Amoros, 1996; Capers, 2003) y semillas y frutos que pueden ser transportados largas distancias por aves acuáticas (Figuerola & Green, 2002).

El objetivo principal de este capítulo es evaluar la importancia relativa de las variables medioambientales que actúan a escala local y de cuenca y de las variables espaciales en los patrones de distribución de los macrófitos, desde dos puntos de vista diferentes: nivel taxonómico y grupos funcionales de macrófitos.

METODOLOGÍA

1. Lagos y lagunas incluidos en el estudio

Para la realización de este capítulo se incluyeron un total de 39 lagos y lagunas de montaña, de los cuales 31 se consideran de referencia y 8 presentan algún tipo de alteración antrópica (Tabla 6.2, *Capítulo 6*). Las variables físico-químicas y morfométricas de cada sistema lacustre, así como algunas morfométricas de su cuenca y las variables espaciales o de localización están recogidas en el Anexo I.

2. Comunidad de macrófitos

Los datos relativos a la comunidad de macrófitos fueron analizados bajo dos puntos de vista diferentes:

- ❖ *Composición taxonómica.*
- ❖ *Composición de grupos funcionales de macrófitos.* Al utilizar esta aproximación se establecieron los siguientes grupos funcionales: especies emergentes, hidrófitos sumergidos (incluyendo carófitos y angiospermas), hidrófitos de hojas flotantes, briófitos e isoétidos.

Se cuantificó la abundancia de cada taxón en cada lago, así como de los diferentes grupos funcionales en una escala de 1 a 5, usando el sistema ya explicado en el *Capítulo 3* (Metodología).

3. Variables ambientales

Para llevar a cabo este estudio se consideraron un total de 26 variables ambientales, de las cuales 17 fueron de carácter local (L), 6 relacionadas con la cuenca (C) y 3 espaciales (E) (Tabla 5.1).

Tabla 5.1. Variables ambientales incluidas en el estudio.

VARIABLES LOCALES (L)	VARIABLES DE CUENCA (C)	VARIABLES ESPACIALES (E)
pH	Superficie de la cuenca	Altitud
Conductividad	Superficie cuenca/Superficie lago	Latitud
Alcalinidad	% roca	Longitud
Nitrato	% matorral	
Nitrógeno total	% bosque	
Ortofosfato	% pastizal	
Fósforo total		
Clorofila <i>a</i>		
N:P		
Superficie		
Profundidad		
% limo		
% arena		
% cantos		
Profundidad disco de Secchi		
Pendiente del litoral		
Persistencia		

4. Tratamiento de datos

En primer lugar, se comprobó el ajuste de las variables ambientales a una distribución normal mediante el test de Kolmogorov-Smirnov. Aquellas variables que incumplieron este requisito se transformaron usando Arcoseno $(x/100)^{-0.5}$, en el caso de los datos expresados en porcentaje, y mediante Log (x) o Log (x+0,01) para el resto, siendo x el valor de la variable.

Para evaluar la influencia de las variables medioambientales sobre la composición de las comunidades biológicas se utilizan técnicas de análisis directo de gradiente CCA (Análisis de Correspondencias Canónicas) y RDA (Análisis de Redundancia). La elección de una u otra depende del tipo de respuesta que asumen las especies frente a las variables ambientales que se incluyen en el análisis. Para respuestas unimodales se emplea CCA, mientras que si la respuesta es lineal se utiliza RDA (ter Braak, 1995). El Análisis de Correspondencias sin Tendencia (DCA) permite evaluar el tipo de respuesta de la comunidad a partir de la longitud de los gradientes. Se considera que para longitudes de gradiente menores de 2 las especies presentan una respuesta lineal frente a las variables ambientales, por lo que debe utilizarse el RDA. En el caso de longitudes de gradiente mayores de 2 se emplea el CCA (ter Braak, 1995).

En este tipo de análisis de gradiente directo es conveniente que el número de variables ambientales sea considerablemente menor que el de las muestras, ya que a medida que aumenta el número de variables es más probable que las relaciones que observemos entre variables y especies se deban al azar. En ese caso, el análisis se asemeja más a un análisis indirecto de gradiente, donde las variables ambientales no determinan el espacio n-dimensional en el que se van a distribuir las muestras (McCune & Grace, 2002). Para evitar esto, se seleccionaron para el análisis únicamente las variables significativas ($p < 0.05$; selección paso a paso con el test de Monte Carlo) y, por tanto, las potencialmente importantes para la comunidad de macrófitos. Igualmente, quedaron excluidas aquellas variables que, aun siendo significativas de acuerdo con el test de Monte Carlo, mostraron factores de inflación superiores a 10, ya que los valores elevados de los factores de inflación indican, generalmente, una fuerte correlación entre variables y una colinearidad que pueden dificultar la interpretación de los resultados obtenidos (ter Braak & Šmilauer, 1998).

Una vez seleccionadas las variables potencialmente más importantes, se determinó la contribución relativa de cada categoría de variables (L, C y E) mediante el método de partición de varianza (Borcard et al., 1992). Es conveniente explicar previamente algunas de las salidas que se obtienen con CCA y RDA para facilitar la comprensión de este método:

Inercia total o varianza total: es la variabilidad total en la matriz de datos, que podría ser potencialmente explicada no solo por las variables que se introducen en el análisis sino por otro conjunto de factores que no están incluidos.

Autovalores: representan la varianza en la matriz de datos que se atribuye a cada eje en particular.

Suma de todos los autovalores canónicos: es la varianza total en la matriz de datos, explicada por el conjunto de variables que se han incluido en el análisis.

Porcentaje de varianza explicado: se calcula en cada caso concreto como la relación entre la suma de todos los autovalores canónicos y la inercia total.

La partición de varianza comprende los siguientes pasos:

1. En primer lugar, se calcula la contribución relativa de todo el conjunto de variables seleccionadas como significativas en los pasos anteriores (L + C + E), mediante un CCA o RDA. A partir del porcentaje de varianza explicada se

obtiene la varianza no explicada como la diferencia entre este valor y 100 (100 - % varianza explicada). Este porcentaje de varianza no es atribuible a ninguna de las variables incluidas en el modelo, sino a otro tipo de factores no considerados en el estudio.

2. A continuación se determina la contribución relativa de cada categoría (L, C o E) por separado. Para ello, se utiliza el conjunto de variables pertenecientes a cada categoría como variable en el CCA o RDA, y las otras dos categorías como covariables.
3. El siguiente paso consiste en la determinación de las interacciones entre pares de categorías. Para ello, es necesario incluir en el modelo cada categoría de variables por separado utilizando como covariable solo una de las dos restantes. Se obtiene así el porcentaje de varianza explicada por la categoría incluida como variable más el valor de la interacción entre ésta y la categoría que no ha sido incluida como covariable (L + LC; L + LE; C + CL; C + CE; E + EL; E + EC). Las interacciones entre pares de categorías (interacciones de primer orden: LC, LE y CE) fueron calculadas restando los efectos puros de cada categoría, calculados en el paso 2, de la varianza calculada en este paso (por ejemplo, LC = (L + LC) - L).
4. Por último, se calcula la varianza compartida entre las tres categorías de variables (interacción de segundo orden: LCE), restando de 100 la varianza no explicada, la contribución pura de cada categoría y las interacciones de primer orden:

$$LCE = 100 - L - C - E - LC - LE - CE - \text{varianza no explicada.}$$

La significación de cada uno de los modelos anteriores se determinó mediante el test de Monte Carlo (499 permutaciones). Se estableció como nivel de significación aceptable un valor de $p < 0,05$.

Los paquetes estadísticos utilizados fueron STATISTICA v.8 (Weiß, 2007) para la comprobación de la normalidad y homogeneidad de la varianza de las variables y Canoco for Windows 4.5 (ter Braak and Šmilauer, 2002) en el resto de los análisis.

RESULTADOS

1. Estructura taxonómica de la comunidad de macrófitos

El análisis de correspondencias (DCA) aplicado sobre los valores de abundancia de los taxones de macrófitos reveló una respuesta unimodal de los mismos respecto a las variables ambientales (longitud de gradiente > 2), por lo que se optó por utilizar como análisis directo de gradiente el análisis de correspondencias canónicas (CCA). En dicho análisis se identificaron cinco variables con influencia significativa en la distribución de los macrófitos (Tabla 5.2), cuatro de las cuales pertenecen a la categoría de variables locales (conductividad, alcalinidad y persistencia) y una a la de variables espaciales (longitud). Ninguna de las variables de la cuenca del lago tuvo una influencia significativa sobre la estructura taxonómica de la comunidad de macrófitos.

Tabla 5.2. Variables con influencia significativa sobre la estructura taxonómica de la comunidad de macrófitos.

CATEGORÍA	VARIABLES
VARIABLES LOCALES (L)	Conductividad Alcalinidad Persistencia Profundidad
VARIABLES ESPACIALES (E)	Longitud

En la Tabla 5.3 aparecen recogidos los efectos marginales y condicionales de las 10 variables más significativas. Los primeros indican el efecto independiente de cada variable, mientras que los efectos condicionales representan la influencia de cada variable dentro del conjunto. Algunas de las variables más significativas cuando son consideradas de forma independiente pierden importancia al tener en cuenta el resto de variables, lo que se justifica por la existencia de correlaciones entre ellas, y que igualmente queda reflejado en los correspondientes valores de inflación. Esto es lo que ocurre, por ejemplo, con la altitud o con la relación N:P.

Tabla 5.3. Efectos marginales y condicionales de las 10 variables más significativas sobre la estructura taxonómica de la comunidad de macrófitos. Se indican en negrita las variables significativas.

Efectos marginales		Efectos condicionales			
Variable	Lambda 1	Variable	Lambda A	p	F
Conductividad (L)	0,47	Conductividad (L)	0,47	0,002	4,01
Alcalinidad (L)	0,46	Alcalinidad (L)	0,35	0,004	3,11
Altitud (R)	0,36	Longitud (R)	0,23	0,002	2,04
pH (L)	0,27	Persistencia (L)	0,18	0,014	1,72
Latitud (R)	0,25	Profundidad (L)	0,16	0,048	1,52
Longitud (R)	0,23	Fósforo Total (L)	0,15	0,064	1,48
N:P (L)	0,22	pH (L)	0,15	0,068	1,49
% roca (C)	0,22	% bosque (C)	0,15	0,134	1,40
% pastizal (C)	0,20	Ortofosfato (L)	0,13	0,128	1,38
% cantos (L)	0,20	Superficie (L)	0,15	0,068	1,46

Las cinco variables identificadas como significativas fueron la conductividad, la alcalinidad, la persistencia, la profundidad y la longitud y se incluyeron en un primer análisis de correspondencias canónicas (CCA), cuyos resultados aparecen recogidos en la Tabla 5.4 y en las Figuras 5.1 y 5.2. Los dos primeros ejes capturaron un 17,4% de la variación en los datos de las especies y un 60,7% de la varianza de la relación especies-medio ambiente. La ordenación de los lagos y lagunas a lo largo de estos ejes es, fundamentalmente, un reflejo de la litología predominante en la cuenca, así como del nivel de mineralización del agua, que se manifiestan a través de la alcalinidad y la conductividad. Estas dos variables representaron la mayor correlación con el eje 1. Las mayores concentraciones de alcalinidad determinan que los lagos Enol (AS-1) y La Ercina (AS-2) se diferencien claramente del resto, mientras que la conductividad fue la variable determinante de la diferenciación de los lagos de Las Verdes (LE-1), la laguna Grande de Babia (LE-5) e Isoba (LE-9). La variable más relacionada con el eje 2 fue la profundidad (Figura 5.1).

En relación a la distribución de las especies (Figura 5.2), el principal patrón de distribución observado fue la diferenciación de las especies asociadas preferentemente a medios alcalinos, como *Chara vulgaris*, *Chara fragilis*, *Mentha aquatica* y *Menyanthes trifoliata*, por un lado, y las relacionadas con aguas más mineralizadas, como *Groenlandia densa* o *Myriophyllum spicatum*, por el otro.

Tabla 5.4. Resultados del análisis de correspondencias canónicas (CCA) para la estructura taxonómica de la comunidad de macrófitos.

Ejes	1	2	3	4	Inercia total
Autovalores					4,857
Correlaciones especies-medio ambiente	0,522	0,321	0,277	0,166	
% de varianza acumulada					
de datos de las especies	10,7	17,4	23,1	26,5	
de la relación especies-medio ambiente	37,6	60,7	80,6	92,6	
Suma de todos los autovalores					4,857
Suma de todos los autovalores canónicos					1,389

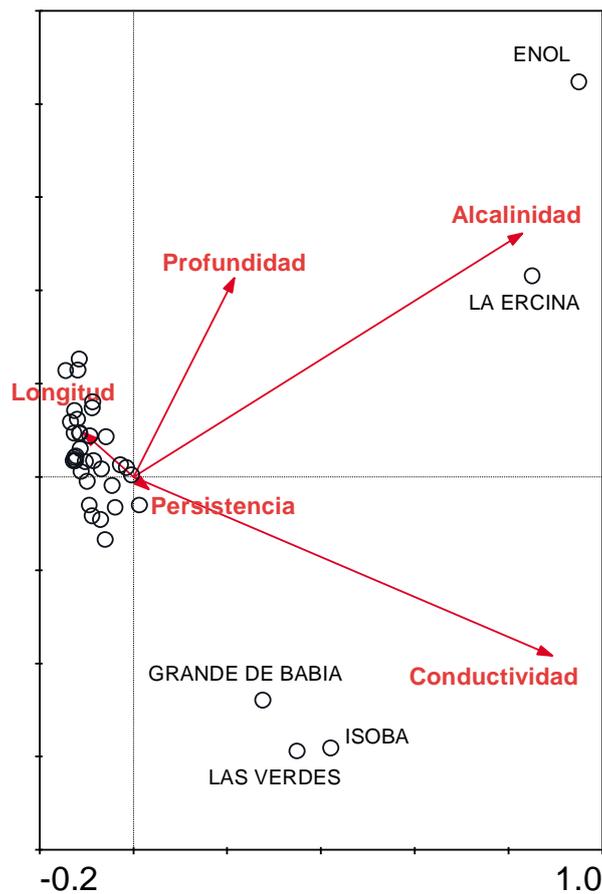


Figura 5.1. CCA realizado con los datos taxonómicos de los macrófitos. Se muestra la ordenación de los lagos y lagunas en función de las cinco variables identificadas como significativas. Se ha prescindido del nombre de los sistemas acuáticos situados a la izquierda de la figura.

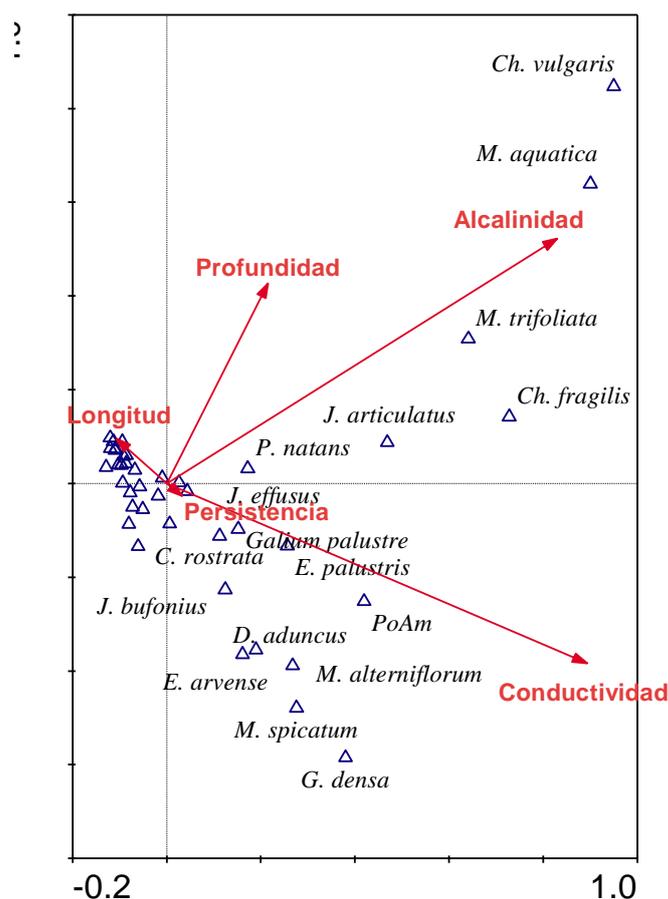


Figura 5.1. CCA realizado con los datos taxonómicos de los macrófitos. Se muestra la ordenación de las especies en función de las cinco variables identificadas como significativas. Se ha prescindido del nombre de los macrófitos situados a la izquierda de la figura.

Con objeto de detectar posibles tendencias en la ordenación del conjunto de sistemas lacustres de naturaleza silíceas, situados muy próximos entre sí en la parte negativa del eje 1 de la Figura 5.1, se llevó a cabo un nuevo análisis eliminando los cinco lagos con los valores más altos de conductividad y alcalinidad (Enol, La Ercina, Las Verde, laguna Grande de Babia e Isoba). Sin embargo, este nuevo análisis no reveló ningún gradiente capaz de discriminar entre lagos y lagunas.

El análisis de partición de varianza reveló que el 28,6% (Tabla 5.4: suma de autovalores canónicos/inercia total * 100) de la varianza observada en la composición taxonómica de las comunidades de macrófitos fue debida al conjunto de las cinco variables identificadas como las más significativas. La contribución relativa de cada categoría aparece representada en la Figura 5.3. Las variables locales (conductividad, alcalinidad, persistencia y profundidad) fueron las que explicaron el mayor porcentaje de la varianza observada (25,1%), mientras que la contribución de las variables

espaciales (longitud) fue considerablemente inferior (2,9%). La interacción entre ambas categorías fue menor del 1%.

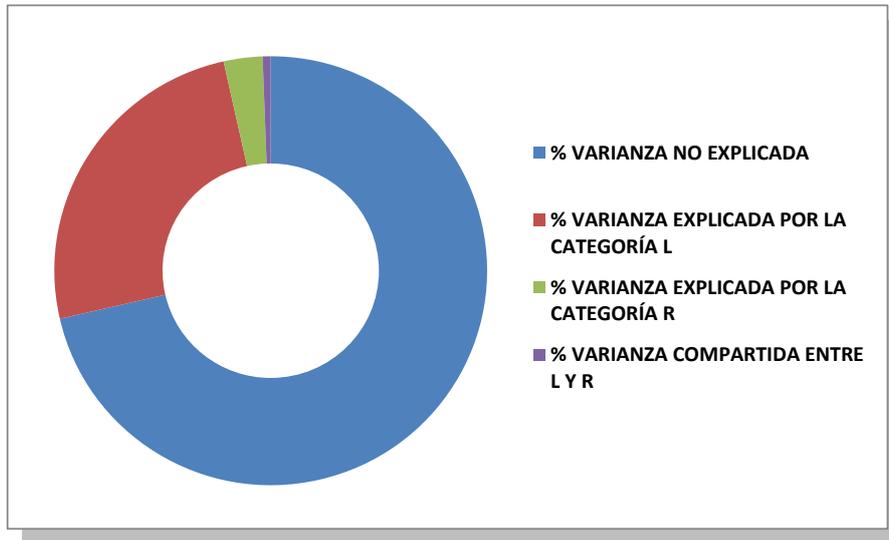


Figura 5.3. Contribución relativa de cada categoría de variables ambientales sobre la estructura taxonómica de la comunidad de macrófitos.

2. Estructura funcional de la comunidad de macrófitos

La longitud de gradiente del análisis DCA aplicado a los datos de grupos funcionales fue mayor que 2, por lo que el análisis directo de gradiente empleado fue también el Análisis de Correspondencias Canónicas (CCA). En esta ocasión, se identificaron cuatro variables con influencia significativa sobre la distribución de los mismos (Tabla 5.5). Tres de ellas, conductividad, ortofosfato y superficie pertenecían a la categoría de variables locales, mientras que la otra fue una variable espacial (longitud).

Tabla 5.5. Variables con influencia significativa sobre la estructura funcional de la comunidad de macrófitos.

CATEGORÍA	VARIABLES
VARIABLES LOCALES (L)	Conductividad Ortofosfato Superficie
VARIABLES ESPACIALES (E)	Longitud

De nuevo, se observan diferencias entre los efectos marginales y condicionales de cada variable. La variable conductividad fue la que condicionó en mayor medida la distribución de los grupos funcionales de macrófitos, con un efecto condicional y marginal considerablemente superior al del resto de variables (Tabla 5.6)

Tabla 5.6. Efectos marginales y condicionales de las 10 variables más significativas sobre la estructura funcional de la comunidad de macrófitos. Se indican en negrita las variables significativas.

Efectos marginales		Efectos condicionales			
Variable	Lambda 1	Variable	Lambda A	p	F
Conductividad (L)	0,22	Conductividad (L)	0,22	0,002	16,24
pH (L)	0,11	Ortofosfato (L)	0,05	0,008	4,10
Alcalinidad (L)	0,11	Superficie (L)	0,03	0,024	3,12
Altitud (R)	0,08	Longitud (R)	0,03	0,038	2,66
% pastizal (C)	0,07	pH (L)	0,03	0,090	2,06
Nitrato (L)	0,07	% pastizal (R)	0,02	0,090	2,43
Ortofosfato (L)	0,05	Nitrógeno total (L)	0,02	0,200	1,60
% roca (C)	0,05	% cantos (L)	0,01	0,174	1,60
Latitud (R)	0,05	% roca (C)	0,02	0,180	1,65
Superficie (L)	0,05	Secchi (L)	0,01	0,136	1,69

Los resultados del CCA realizado con las cuatro variables identificadas como significativas se recogen en la Tabla 5.7 y las Figuras 5.4 y 5.5. Los primeros dos ejes del CCA explicaron un 42,2% de la varianza correspondiente a los datos de los grupos funcionales y un 90% de la varianza en la relación grupos funcionales-medio ambiente. El eje 1 estuvo correlacionado principalmente con la conductividad y determinó una ordenación de lagos y lagunas a lo largo de un gradiente de mineralización. En los extremos de este gradiente se situaron los lagos caracterizados por la presencia de hidrófitos sumergidos, como Enol (AS-1), La Ercina (AS-2), Las Verdes (LE-1), la laguna Grande de Babia (LE-5) e Isoba (LE-9), y aquellos en los que dominaron briófitos e isoétidos. Estos últimos se diferenciaron a su vez a lo largo del eje 2. La segunda variable relacionada en mayor medida con el eje 1 fue la superficie. El eje 2 determina la existencia de un gradiente trófico, el cual diferenció, fundamentalmente, los lagos y lagunas en los que se registró la presencia de isoétidos.

Tabla 5.7. Resultados del análisis de correspondencias canónicas (CCA) para la estructura funcional de la comunidad de macrófitos.

Ejes	1	2	3	4	Inercia total
Autovalores	0,246	0,054	0,033	0,000	0,710
Correlaciones especies-medio ambiente	0,854	0,536	0,487	0,000	
% de varianza acumulada					
de datos de las especies	34,7	42,2	46,9	0,000	
de la relación especies-medio ambiente	73,9	90,0	100,0	0,000	
Suma de todos los autovalores					0,710
Suma de todos los autovalores canónicos					0,333

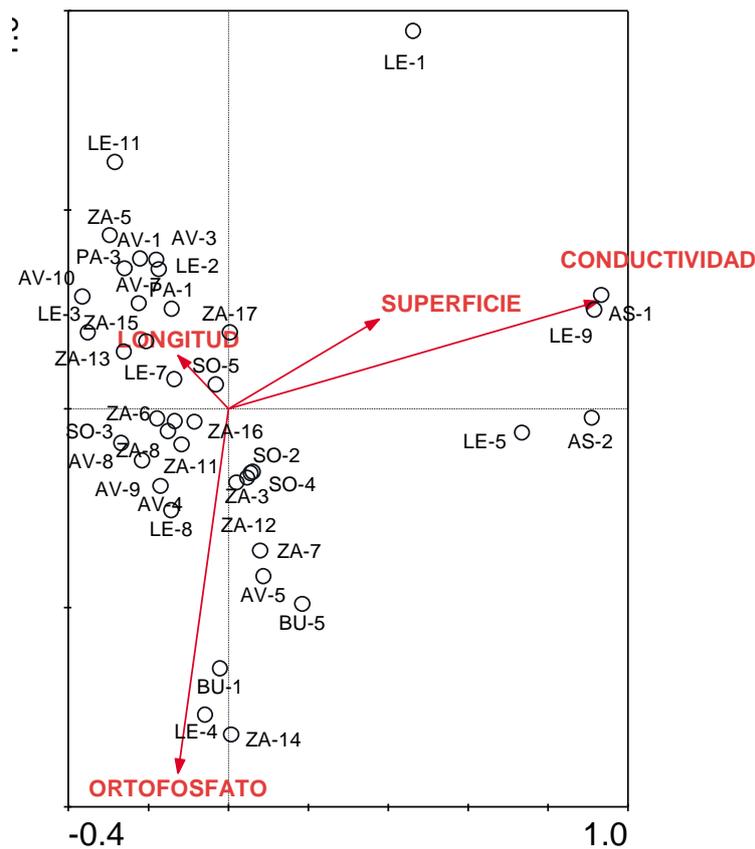


Figura 5.4. CCA realizado con los datos funcionales de la comunidad de macrófitos. Se muestra la ordenación de los lagos y lagunas en función de las cuatro variables identificadas como significativas. El código de cada sistema acuático aparece el *Capítulo 2* (Área de Estudio).

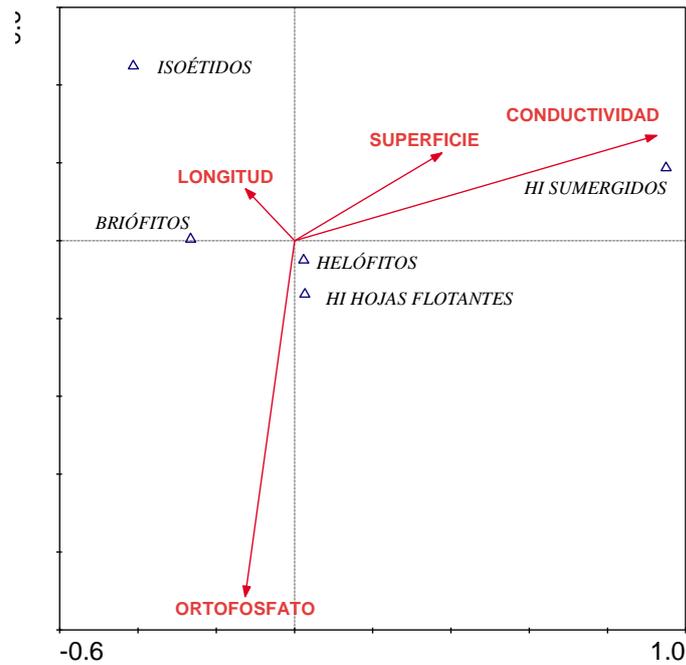


Figura 5.5. CCA realizado con los datos funcionales de la comunidad de macrófitos. Se muestra la ordenación de los grupos funcionales de macrófitos en función de las cuatro variables identificadas como significativas.

La partición de varianza mostró que las variables locales y espaciales identificadas como significativas explicaban conjuntamente un 46,9% de la variabilidad de los grupos funcionales, quedando un 53,1% de varianza no explicada. La contribución relativa de cada categoría aparece representada en la Figura 5.6. El porcentaje de varianza explicado por las variables locales fue del 43,4%, mientras que el de las variables espaciales fue de un 2,2%. La interacción entre ambos grupos supuso un 1,3%.

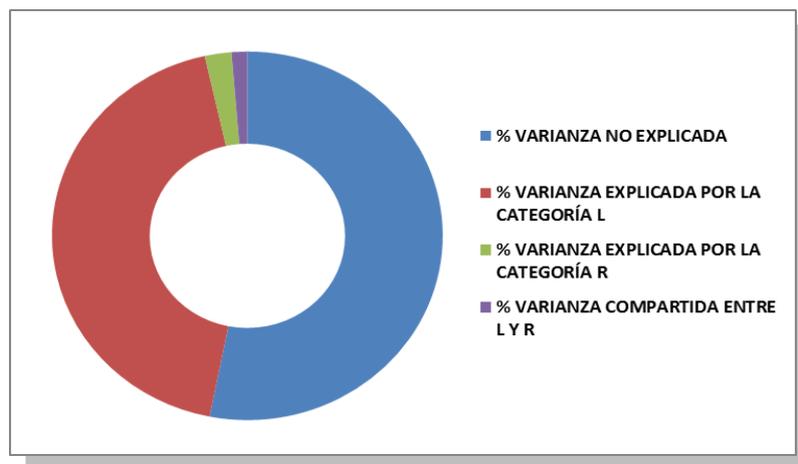


Figura 5.6. Contribución relativa de cada categoría de variables ambientales sobre la estructura funcional de la comunidad de macrófitos.

DISCUSIÓN

Las variables espaciales y otras locales o de hábitat son a menudo utilizados como indicadores de los procesos de dispersión y ambientales que estructuran la composición de comunidades bióticas (Capers et al., 2009, Mykrä et al., 2007). Cuantificar los efectos de dichos componentes y la escala espacial a la que ocurren no es solo uno de los puntos clave en los estudios de metacomunidades (Cottenie, 2005), sino que además es importante en el marco de conservación y evaluación del estado ecológico (Alahuhta, 2011). Nuestros resultados indican que una proporción significativa de la variación en las comunidades de macrófitos en los sistemas estudiados es atribuible a las variables locales o de hábitat. Por el contrario, las variables de cuenca y las variables espaciales explicaron una proporción mucho menor o nula de la distribución de macrófitos. Además, es necesario resaltar la alta concordancia entre la composición taxonómica y la funcional de las comunidades, puesto que ambas se vieron afectadas en proporciones similares por el mismo tipo de variables, aunque el porcentaje de varianza explicada para los grupos funcionales fue mayor.

Las condiciones ambientales locales de un lago que influyen sobre la estructura de los macrófitos pueden ser divididas en tres categorías: físicas, químicas y biológicas. Estos tres grupos de variables ambientales implican una serie de efectos limnológicos, metabólicos y bióticos sobre las plantas (Feldmann, 2012). Nuestros resultados ponen de manifiesto la gran importancia de las variables químicas, en especial la conductividad y la alcalinidad, para explicar la composición de la comunidad de macrófitos en lagos de montaña. Estas variables están en parte determinadas por la geología del área donde se sitúan los lagos (Frink & Norvell, 1984; Kratz et al., 1997). Cabe así mismo destacar la importancia de variables físicas del lago como la profundidad y la superficie. Las variables físicas caracterizan la morfometría del lago y pueden afectar a la comunidad de macrófitos al influir en otras como el porcentaje de la zona litoral, la disponibilidad de luz o de hábitat; todos ellos factores críticos en el crecimiento de los macrófitos y su riqueza (Chambers & Kalff, 1985; Duarte & Kalff, 1986). Por ejemplo, el porcentaje de zona litoral, que representa la parte del lago susceptible de ser ocupada por vegetación emergente, aumenta en lagos someros, así como al aumentar el tamaño del lago y la irregularidad de la orilla (Gasith, 1991). Además, de forma general, se ha visto que los lagos grandes y profundos tienen menos abundancia de macrófitos y menos diversidad que los pequeños y someros (Gasith & Hoyer, 1998). Por último, indicar que, si bien algunas de las variables locales que se

incluyeron en el análisis podrían verse afectadas por las actividades de origen antrópico (ortofosfato y relación N:P), éstas no tuvieron, en general, un efecto significativo sobre la composición de la comunidad. Esto puede ser debido a que en los sistemas lacustres seleccionados para este estudio el efecto de las actividades antrópicas es de bajo a moderado y los gradientes de ortofosfato y N:P no fueron amplios (Anexo I).

Las variables espaciales explicaron un porcentaje de varianza bajo ($< 3\%$). Estos resultados, si bien esperables dada la amplia distribución de muchas especies de macrófitos (Sculthorpe, 1967, Santamaria, 2002; Viena et al., 2013), contrastan con los de otros autores. Por ejemplo, Capers et al. (2009) destacaron el papel de variables espaciales en la composición de las comunidades de macrófitos (40% del total de la variación explicada), concluyendo que la estructura de las comunidades de macrófitos en cada lago viene en gran parte explicada por la capacidad de dispersión de cada especie. Las diferencias entre nuestro trabajo y estudios como el de Capers et al. (2009) pueden deberse a que el gradiente espacial usado en nuestro caso no es tan amplio, por lo que es difícil capturar su efecto (Leibold et al., 2004; Heino, 2011). No obstante, otros estudios realizados usando escalas espaciales mayores que la nuestra sí han corroborado que el efecto de la variabilidad ambiental sobre las comunidades de macrófitos es más relevante que la dispersión (Alahuhta et al., 2013), y que la composición de las comunidades de macrófitos está condicionada por variables de hábitat y las características locales de cada lago. A parte de afectar a la dispersión, la variabilidad espacial también podría influir de manera indirecta, creando gradientes ambientales a los cuales responde la distribución de especies individuales y, por lo tanto, la composición de las comunidades bióticas. Si bien hemos encontrado en este estudio una considerable heterogeneidad ambiental entre las diferentes zonas estudiadas (Anexo I), un patrón de este tipo debería resultar en un alto porcentaje de variación explicada por la acción conjunta de variables locales y espaciales. Sin embargo, el porcentaje de varianza compartida en nuestro estudio fue bajo ($< 2\%$). De este modo podemos concluir que la composición taxonómica y funcional de las comunidades de macrófitos en lagos de montaña estuvo explicada por las características ambientales propias de cada lago como otros autores han señalado previamente (Alahuhta et al., 2013).

Además de las variables espaciales y locales, hemos incluido en este estudio variables de cuenca debido a la heterogeneidad espacial que estas variables presentaban en el área de estudio y a su importancia para los macrófitos. (Allan & Johnson, 1997; Szyper & Goldyn, 2002; Del Pozo et al., 2011). La ausencia de un efecto significativo de este tipo de variables pudo deberse a que su efecto haya quedado

enmascarado por el de otras variables de tipo local. En este sentido, aspectos como la existencia de terrenos agrícolas en las inmediaciones de los lagos y lagunas podrían resultar en un incremento de la concentración de nutrientes en el agua (Ramstack et al., 2004). Sin embargo, la posición de los lagos de montaña en el paisaje implica que los usos antrópicos de la cuenca sean mucho menores que en el caso de sistemas acuáticos situados a menor altitud (Cheruvilil & Soranno, 2008; Del Pozo et al., 2011), por lo que se espera una menor influencia sobre la comunidad de macrófitos de las variables relacionadas con la cuenca y mayor del ambiente particular local de cada lago (Ruggiero et al., 2003).

Una proporción considerable de la variación en la distribución de los macrófitos permaneció no explicada en todos los enfoques, lo que no es inusual en estudios de este tipo (Pozzi & Bocard, 2001; Cotennie, 2005; Vincent et al., 2006). Esta proporción podría ser debida a variables ambientales no incluidas en el estudio, como, por ejemplo, turbulencia, fluctuaciones del nivel de agua, depredación o competencia. También puede deberse a la estocasticidad en la dinámica poblacional de las especies de macrófitos, la cual es típicamente alta (Barrat-Segretain & Amoros, 1996; Capers, 2003; Capers et al., 2010).

Finalmente, nuestros resultados tienen importantes implicaciones para el desarrollo de programas de evaluación del estado ecológico de lagos de montaña. Por un lado, es necesario cuantificar la importancia de los distintos procesos que estructuran las comunidades bióticas en la elaboración de las correspondientes tipologías e índices ecológicos. En este estudio se ha detectado que la química del agua y las variables de hábitat son responsables de la estructura taxonómica y funcional de las comunidades de macrófitos de lagos de montaña. Esto podría corroborar el papel de los macrófitos como bioindicadores del estado ecológico de lagos de montaña. Sin embargo, puesto que las variables de origen antrópico no fueron significativas, se sugiere analizar un número mayor de lagos con gradientes de nutrientes y usos de la cuenca mayores que los incluidos en este estudio, con objeto de esclarecer el papel de los macrófitos como bioindicadores del estado ecológico de lagos y lagunas de montaña. Por otro lado, la elevada concordancia entre la composición taxonómica y funcional y el mayor porcentaje de varianza explicada por el último grupo sugiere que unos indicadores y tipología basados en grupos funcionales podrían arrojar mejores resultados que los basados en grupos taxonómicos. Sin embargo, dada la elevada proporción de varianza no explicada en el análisis, excluir uno u otro enfoque podría tener como consecuencia una pérdida de información importante que es necesario cuantificar antes de excluir cualquiera de las dos clasificaciones (Devictor et al. 2010).

BIBLIOGRAFÍA

Akasaka, M., Takamura, N., Mitsuhashi, H., Kadono, Y. (2010). *Effects of land use on aquatic macrophyte diversity and water quality of ponds.* *Freshwater Biology*, 55: 909-922.

Alahuhta, J. (2011). *Patterns of aquatic macrophytes in the boreal region: implications for spatial scale issues and ecological assessment.* (Doctoral Thesis). University of Oulu.

Alahuhta, J., Joensuu, I., Matero, J., Vuori, K-M. & Saastamoinen, O. (2013). *Freshwater ecosystem services in Finland.* Reports of the Finnish Environment Institute 16/2013.

Allan, J.D., Johnson, L.B. (1997). *Catchment-scale analysis of aquatic ecosystems.* *Freshwater Biology*, 37: 107-111.

Arts, G.H.P., Roelofs, J.G.M., De Lyon, M.J.H. (1990). *Differential tolerances among soft-water macrophyte species to acidification.* *Canadian Journal of Botany*, 68: 2127-2134.

Barrat-Segretain, M.H., Amoros, C. (1996). *Recovery of riverine vegetation after experimental disturbance. A field test of the patch dynamics concept.* *Hydrobiologia*, 321: 53-68.

Bennett, J.R., Cumming, B.F., Ginn, B.K., Smol, J.P. (2010). *Broad-scale environmental responses and niche conservatism in lacustrine diatom communities.* *Global Ecology and Biogeography*, 19, 724–732.

Borcard, D., Legendre, P., Drapeau, P. (1992). *Partialling out the spatial component of ecological variation.* *Ecology*, 73: 1045-1055.

Capers, R.S. (2003). *Six years of submerged plant community dynamics in a freshwater tidal wetland.* *Freshwater Biology*, 48: 1640-1651.

Capers, R.S., Selsky, R., Bugbee, G.J. (2009). *The relative importance of local conditions and regional processes in structuring aquatic plant communities.* *Freshwater Biology*, 55: 952-966.

Capers, R. S., Selsky, R., Bugbee, G. J. (2010). *The relative importance of local conditions and regional processes in structuring aquatic plant communities.* *Freshwater Biology* 55, 952–966.

Chambers, P.A., Kalff, J. (1985). *Depth distribution and biomass of submersed aquatic macrophyte communities in relation to secchi dept.* *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42: 701-709.

Chase, J.M., Leibold, M.A. (2002). *Spatial scale dictates the productivity-biodiversity relationship.* *Nature*, 416: 427-430.

- Cheruvilil, K. S., Soranno, P. A., (2008).** *Relationships between lake macrophyte cover and lake and landscape features.* Aquatic Botany, 88: 219-227.
- Cheruvilil, K. S., Soranno, P. A., Bremigan, M. T., Wagner, T., Martin, S. L. (2008).** *Grouping lakes for water quality assessment and monitoring: The roles of regionalization and spatial scale.* Environmental Management, 41: 425-440.
- Cottenie, K. (2005).** *Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics.* Ecology Letters, 8: 1175–1182.
- De Bie, T., De Meester, L., Brendonck, L., Martens, K., Goddeeris, B., Ercken, D., Hampel, H., Denys, L., Vanhecke, L. Van der Gucht, K., Van Wichelen, J., Vyverman, W., Declerck, S. A. J. (2012).** Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. Ecology Letters, 15: 740-747.
- Del Pozo, R., Fernández-Aláez, C., Fernández-Aláez, M., (2011).** *The relative importance of natural and anthropogenic effects on community composition of aquatic macrophytes in Mediterranean ponds.* Marine and Freshwater Research, 62: 101-109.
- Devictor, V., Mouillot, D., Meynard, C., Jiguet, F., Thuiller, W., Mouque, N. (2010).** *Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world.* Ecology letters, 13.8: 1030-1040.
- Duarte, C.M., Kalff, J. (1986).** *Littoral slope as a predictor of the maximum biomass of submerged macrophyte communities.* Limnol. Oceanogr., 31: 1072-1080.
- European Union (2000).** *Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council of 23 October 2000 establishing a framework for communities in the field of water policy.* Official Journal of the European Communities L 327/1, 22-12-2000.
- Feldmann, T. (2012).** *The structuring role of lake conditions for aquatic macrophytes.* (Doctoral Thesis). Institute of Agricultural and Environmental Sciences Estonian University of Life Sciences.
- Figuerola, J., Green, A.J. (2002).** *Dispersal of aquatic organisms by waterbirds: a review of past research and priorities for future studies.* Freshwater Biol. 47, 483–494.
- Frink, C.R. & Norvell, W.A. (1984).** *Chemical and physical properties of Connecticut lakes.* Connecticut Agricultural Experiment Station Bulletin No. 817, New Haven, CT.
- Gacia, E., Ballesteros, E., Camarero, L., Delgado, O., Palau, A., Riera, J.L., Catalán, J. (1994).** *Macrophytes from lakes in the eastern Pyrenees: community composition and ordination in relation to environmental factors.* Freshwater Biology, 32: 73-81.
- Gasith, A. (1991).** *Can littoral resources influence ecosystem processes in large deep lakes?* Verb. Internat. Vermin. Limnol., 24: 1073-1076.

- Gasith, A., Hoyer, M.V. (1998).** *Structuring role of macrophytes in lakes: Changing influence along lake size and depth gradients.* In E. Jeppesen, M. Søndergaard, M. Søndergaard, K. Christofferson (eds.), "The structuring role of submerged macrophytes in lakes". pp. 381-392.
- 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.
- Heino, J., Muotka, T., Mykrä, H., Paavola, R., Hämäläinen, H., Koskenniemi, E. (2003).** *Defining macroinvertebrate assemblage types of headwater streams: implications for bioassessment and conservation.* Ecol. Appl., 13: 842-852.
- Heino, J., Toivonen, H. (2008).** *Aquatic plant biodiversity at high latitudes: patterns of richness and rarity in Finnish freshwater macrophytes.* Boreal Env. Res., 13: 1-14.
- Heino, J. (2011).** *A macroecological perspective of diversity patterns in the freshwater realm.* Freshwater Biology, 56: 1703-1722.
- Hillebrand, H. (2004).** *On the generality of the latitudinal diversity gradient.* Am. Nat., 163: 192-211.
- Jombart, T., Dray, S., Dufour, A. (2009).** *Finding essential scales of spatial variation in ecological data: a multivariate approach.* Ecography, 32: 161-168.
- Kratz, T., Webster, K., Bowser, C., Magnuson, J., Benson, B. (1997).** *The influence of landscape position on lakes in northern Wisconsin.* Freshwater Biology, 37: 209-217.
- Lacoul, P., Freedman, B. (2006).** *Environmental influences on aquatic plants in freshwater ecosystems.* Environ. Rev., 14: 89-136.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., Gonzalez, A. (2004).** *The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology.* Ecology Letters, 7, 601-613.
- Les D.H., Crawford D.J., Kimball R.T., Moody M.L., Landolt E. (2003).** *Biogeography of discontinuously distributed hydrophytes: a molecular appraisal of intercontinental disjunctions.* International Journal of Plant Science, 164, 917-932.
- Levin, S.A. (1992).** *The problem of pattern and scale in ecology.* Ecology, 73: 1943-1967.
- Magalhães, M. F., Batalha, D. C., Collares-Pereira, M. J. (2002).** *Gradients in stream fish assemblages across a Mediterranean landscape: contributions of environmental factors and spatial structure.* Freshwater Biology, 47(5): 1015-1031.

-
- Maurer, B.A. (1999).** *Untangling Ecological Complexity: The Macroscopic Perspective*. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- McCune, B., Grace, J.B. (2002).** *"Analysis of Ecological Communities"*. MjM Software Design: Glenenden Beach.
- Mykrä, H., Heino, J., Muotka, T. (2007).** *Scale-related patterns in the spatial and environmental components of stream macroinvertebrate assemblage variation*. *Global Ecology & Biogeography*, 16: 149-159.
- Nurminen, L. (2003).** *Macrophyte species composition reflecting water quality changes in adjacent water bodies of lake Hiidenvesi, SW Finland*. *Ann. Bot. Fennici*, 40: 199-208.
- Pozzi, S., Borcard, D. (2001).** *Effects of dry grassland management on spider (Arachnida: Araneae) communities on the Swiss occidental plateau*. *Ecoscience*, 8: 32-44.
- Ramstack, J. M., Fritz, S. C., Engstrom, D. R. (2004).** *Twentieth century water quality trends with presettlement variability*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61, 561–576.
- Ricklefs, R. E., Schluter, D. (1993).** *Species diversity regional and historical influences*. In: Ricklefs, R. E. & Schluter, D. (eds.), *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. University of Chicago Press, Chicago. Pp: 350-363.
- Rosenzweig, M.L. (1995).** *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Sculthorpe, C.D. (1967).** *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. Edward Arnold Publishers Ltd, London.
- Shurin, J.B., Havel, J.E., Leibold, M.A., Pinel-Alloul, B. (2000).** *Local and regional zooplankton species richness: a scale-independent test for saturation*. *Ecology*, 81: 3062-3073.
- Soininen J, Westrom J. (2009).** *Diatom community structure along environmental and spatial gradients in lakes and streams*. *Fundamental and Applied Limnology*, 174(3): 205-213.
- Spence, D.H.N. (1982).** *The zonation of freshwater plants*. *Adv. Ecol. Res.*, 12: 37-125.
- Stephenson, J.M., Morin, A. (2009).** *Covariation of stream community structure and biomass of algae, invertebrates and fish with forest cover at multiple spatial scales*. *Freshwater Biology*, 54: 2139-2154.
- Szyper, H., Goldyn, R. (2002).** *Role of catchment area in the transport of nutrients to lakes in the Wielkopolska National Park in Poland*. *Lakes and Reservoirs: Research and Management* 7, 25–33.

ter Braak, C.J.F. (1995). *Ordination*. In "Data Analysis in Community and Landscape Ecology". (Eds R. Jongman, C.J.F. Ter Braak, O.F.R. van Tongeren). pp. 91-173. Cambridge University Press: Cambridge.

ter Braak, C.J.F., Šmilauer, P. (1998). *Canoco reference manual and user`s guide to Canoco for Windows: software for canonical community ordination*. Version 4. Microcomputer Power, Ithaca, New York, USA.

ter Braak, C.J.F., Šmilauer, P. (2002). *Canoco for Windows Version 4.5*. Biometris-Plant Research International, Wageningen, The Netherlands.

Toivonen, H., Huttunen, P. (1995). *Aquatic macrophytes and ecological gradients in 57 small lakes in southern Finland*. *Aquatic Botany*, 51: 197-221.

Vestergaard, O., Sand-Jensen, K. (2000). *Alkalinity and trophic state regulate aquatic plant distribution in Danish lakes*. *Aquatic Botany*, 67: 85-107.

Vincent, C., Mouillot, D., Lauret, M., Do Chi, T., Troussellier, M., Aliaume, C. (2006). Contribution of exotic species, environmental factors and spatial components to the macrophyte assemblages in a Mediterranean lagoon (Thau Lagoon, Southern France). *Ecological Modelling*, 193 (1-2): 119-131.

Weiß, C.H. (2007). *StatSoft Inc. STATISTICA version 8.0*.

CAPÍTULO 6. TIPOLOGÍA DE LAGOS Y
LAGUNAS DE MONTAÑA DE REFERENCIA DEL
CUADRANTE NOROCCIDENTAL DE LA
PENÍNSULA IBÉRICA

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN.....	129
METODOLOGÍA.....	133
1. Selección de lagos y lagunas de referencia.....	133
2. Tipos funcionales de macrófitos.....	135
3. Variables ambientales.....	136
4. Tratamiento de datos.....	136
RESULTADOS.....	139
1. Descripción general de la comunidad de macrófitos encontrados en lagos y lagunas de referencia.....	139
2. Desarrollo de la tipología de lagos y lagunas de referencia.....	141
DISCUSIÓN.....	154
BIBLIOGRAFÍA.....	161

INTRODUCCIÓN

La Directiva Marco del Agua (DMA) (European Union, 2000) propone un modelo de gestión del agua innovador, al transformar el concepto de calidad del agua en la medida del *estado ecológico*. El estado ecológico debe determinarse a través de la evaluación de una serie de elementos indicadores de calidad, entre los que se encuentran la composición y abundancia de las comunidades de macrófitos. Sin embargo, en el desarrollo de un sistema para evaluar ecológicamente ecosistemas acuáticos debe considerarse que existen distintos tipos, los cuales tienen diferente flora y fauna en su estado natural (Free *et al.*, 2006). Por ello, previamente al establecimiento del estado ecológico, la DMA requiere disponer de una clasificación de los hábitats acuáticos, en tipos o ecotipos. Se define como tipo o ecotipo al grupo de hábitats acuáticos que, en condición de referencia, tienen una composición o abundancia única de flora y fauna que está relacionada con una combinación determinada de factores medioambientales para ese grupo (van de Bund & Solimini, 2006). A continuación, se deben encontrar para cada tipo las condiciones de referencia (estado ecológico “muy bueno”) que permitan conocer el objetivo de calidad ecológica a mantener o restablecer (EC, 2003). La DMA requiere que la calidad ecológica sea medida como una desviación de la condición de referencia para cada tipo de hábitat acuático. El propósito de una tipología es permitir que el cambio ecológico, causado por presión antropogénica, sea detectado más fácilmente, distinguiendo claramente las diferencias naturales entre ecosistemas acuáticos de aquellas causadas por dicha presión (REFCOND, 2003).

La DMA permite a los estados miembros definir su propia tipología de lagos utilizando uno de dos sistemas recogidos en su Anexo II: sistema A o sistema B. El primero es una tipología fija en la que están establecidos los parámetros (ecoregión, altitud, profundidad media, área del lago y geología) y los valores de sus límites entre tipos. Sin embargo, la mayoría de los estados han optado por el uso del Sistema B, el cual, además de varios factores obligatorios, permite una mayor flexibilidad en la elección de los parámetros y límites usados. La premisa es que el uso del Sistema B debe dar lugar, al menos, al mismo grado de diferenciación que debería alcanzarse si fuera el sistema A el empleado.

En España, el Centro de Estudios Hidrográficos (CEH) del Centro de Estudios y Experimentación de Obras Públicas (CEDEX) elaboró en el año 2005 una primera clasificación, tipificación y delimitación de las masas de agua superficiales para todo el

país. Dentro de la categoría de lagos, se consideraron como masas de agua aquellos lagos y zonas húmedas que cumplieran una de las condiciones siguientes:

- Superficie igual o superior a 50 ha con independencia de la profundidad
- Superficie igual o superior a 8 ha y profundidad mayor o igual a 3 m

En primer lugar se utilizó el sistema A descrito en la DMA, dando lugar a 19 tipos de lagos. Sin embargo, el resultado obtenido parecía no ajustarse adecuadamente al caso español, debido tanto a los umbrales propuestos para las variables, como a la conveniencia de introducir alguna variable no contemplada en dicho sistema. Por ello, se recurrió al sistema B, obteniéndose una primera propuesta de tipificación. Entre los factores (obligatorios y optativos) establecidos en la DMA para clasificar los lagos en tipos de acuerdo con el sistema B, se tuvieron en cuenta de forma explícita el índice de humedad, la altitud, el origen del lago, el régimen de mezcla, el origen de la aportación, el hidroperiodo, el tamaño de la masa de agua, la profundidad, la geología y la salinidad.

Dicha propuesta fue enviada a las diferentes Administraciones Hidráulicas para su revisión y crítica y fruto de este contraste ha sido la elaboración de una segunda versión de la tipología siguiendo el sistema B, en la que se incluyó el ratio profundidad (m)/superficie (ha) con objeto de caracterizar el grupo de las torcas. El número total de tipos resultantes con el sistema B en la nueva propuesta es de 19, cumpliendo así la premisa de ser igual o superior al resultante del sistema A. Al igual que en los casos anteriores, esta nueva clasificación en tipos debe interpretarse como una propuesta de partida. Su validez, o bien las modificaciones a introducir, deben derivarse del contraste con las comunidades biológicas presentes en las distintas masas de agua (Demarcación Hidrográfica del Duero, 2005).

En el año 2008, el Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino aprobó la instrucción de planificación hidrológica (ORDEN ARM/2656/2008), con el objeto de establecer los criterios técnicos para la homogeneización y sistematización de los trabajos de elaboración de los planes hidrológicos de cuenca. En ella se indica que las masas de agua superficial de cada demarcación hidrográfica se clasificarán en la categoría de ríos, lagos, aguas de transición o aguas costeras y se especificará la ecorregión en la que se sitúa, así como el tipo al que pertenece. En el caso particular de las masas naturales se especificarán, además, sus condiciones de referencia.

Para los lagos, los criterios de superficie y profundidad para su inclusión dentro de esta categoría son los mismos que los expuestos en el caso de la tipología del

CEDEX. Asimismo, se indica, que se podrán incorporar aquellos lagos o zonas húmedas que, aun no verificando estos criterios morfométricos, presenten, a juicio de la Administración competente y de forma motivada, una especial relevancia ecológica. En el documento se indica una tipología de lagos basada en una serie de variables abióticas para las que se han fijado las barreras entre tipos de lagos. El número total de tipos es de 30, siendo las variables que los determinan el índice de humedad, la altitud, el origen, el régimen de aportación, hidroperiodo, el tamaño, la profundidad, la conductividad y la alcalinidad.

Existen varios factores que afectan a los macrófitos en condiciones naturales y que podrían ser usados para definir tipos de lagos. En este sentido, diferentes estudios han demostrado la importancia en la composición de la comunidad de macrófitos de variables químicas tales como la alcalinidad (Vestergaard & Sand-Jensen, 2000; Alahuhta *et al.*, 2013), el pH (Arts *et al.*, 1990; Vestergaard & Sand-Jensen, 2000) o la conductividad (Toivonen & Huttunen, 1995; Alahuhta *et al.*, 2013). Las propiedades físicas de un lago, como el tipo de sustrato (Spence, 1982), la pendiente del litoral (Duarte & Kalff, 1986) o la transparencia (Scheffer, 1998; Alahuhta *et al.*, 2013) también son importantes. Además, se ha demostrado la interacción con otros elementos bióticos de los ecosistemas acuáticos como son los peces, el fitoplancton y el perifiton (Sand-Jensen & Borum, 1991; Scheffer, 1998; Mulderij *et al.*, 2005, 2007; Gross *et al.*, 2007).

El uso de grupos funcionales de macrófitos como una alternativa al enfoque taxonómico asume que las propiedades de una comunidad pueden ser mejor entendidas si las especies son agrupadas en clases de especies con características o comportamiento similar (Solbrig, 1993). Este hecho permite a los investigadores centrarse en un pequeño grupo de rasgos funcionales compartidos por varias plantas en lugar de tener que estudiar cada especie en detalle (Liao & Wang, 2010). Además, los grupos de plantas funcionalmente definidos tienden a ocupar secciones discretas de gradientes ambientales, Por ello, identificando los miembros de un grupo se puede utilizar su presencia para predecir la existencia de rangos predefinidos de dichos gradientes. A pesar de estas evidencias, las tipologías biocenóticas de lagos basadas en la comunidad de macrófitos no han tenido en cuenta el uso de grupos funcionales para su elaboración (Schaumburg *et al.*, 2004; Kolada, 2009).

El objetivo fundamental de este capítulo es desarrollar una tipología de lagos y lagunas montaña que sea biológicamente relevante, es decir, una tipología definida por barreras medioambientales que se haya demostrado que son válidas en la división de la variabilidad natural en la biología. Concretamente, se evaluará la variabilidad natural

de las comunidades de macrófitos en una serie de lagos y lagunas de montaña del Noroeste de España que se consideran en condición de referencia. Se establece así la base para la determinación del estado ecológico en este tipo de hábitats acuáticos. Además, se comprobará si las tipologías previas elaboradas en España son apropiadas para estratificar la variación en la distribución natural de los macrófitos en este tipo de hábitats. Por último, se evaluará la validez del uso de grupos funcionales como alternativa al enfoque taxonómico.

METODOLOGÍA

1. Selección de los lagos y lagunas de referencia

La propuesta de la Directiva Marco del Agua (DMA) incluye varias posibilidades para la determinación de las condiciones de referencia, y de entre ellas fue seleccionada para este estudio la red espacial de localidades de referencia. La forma más eficaz para seleccionar tales enclaves es recurrir a criterios ecológicos, como la composición y abundancia taxonómicas o la presencia de especies sensibles, y de presión ambiental (REFCOND, 2003). Dado que el conocimiento del funcionamiento de los sistemas lacustres de montañas estudiados es insuficiente, se consideró oportuno optar por los criterios de presión ambiental.

La Directiva (Anexo V) reconoce como localidad de referencia aquella mínimamente afectada por la actividad humana, por lo que enclaves con presiones de baja intensidad pueden ser aceptados como de referencia. Por tanto, se elaboró un listado de impactos potenciales en los lagos y lagunas, considerando cuatro como los potencialmente más influyentes de forma directa o indirecta sobre la comunidad de macrófitos: la presión ganadera, el turismo, la regulación hídrica y las introducciones piscícolas. La magnitud de cada impacto fue evaluada teniendo en cuenta tanto los impactos, aprovechamientos y estado de conservación recogidos en el Catálogo de Zonas Húmedas de Castilla y León y su ampliación (Decreto 194/1994, BOCyL 31 agosto de 1994; Decreto 125/2001, BOCyL 25 de abril de 2001) como las observaciones directas en el campo. Los impactos fueron divididos en dos tipos, severos (2) y de baja intensidad (1), en función del efecto potencial sobre la comunidad de macrófitos (Tabla 6.1). Se aceptaron como localidades de referencia todas aquellas que no presentaban ningún impacto severo o que no acumulaban más de dos de baja intensidad (Tabla 6.2).

Tabla 6.1. Descripción de los impactos en función de su intensidad.

IMPACTO	Intensidad	Características
Impacto ganadero	Severo	La carga ganadera en las inmediaciones del lago o laguna es elevada, lo que se traduce en un número elevado de rastros y/o excrementos y en un uso intensivo de sus aguas como abrevadero
	De baja intensidad	La carga ganadera en las inmediaciones del lago o laguna es reducida, lo que implica un número reducido de rastros y/o excrementos y un uso poco frecuente de sus aguas como abrevadero
Turismo	Severo	La presencia de turistas se supone la erosión de la zona litoral o la existencia de vertidos de agua
	De baja intensidad	La presencia de turistas no implica una erosión relevante del área litoral ni vertidos al agua
Regulación hídrica	Severo	Cualquier tipo de regulación hídrica (presas, diques) que supongan una modificación significativa del nivel natural del agua
	De baja intensidad	Cualquier tipo de regulación hídrica (presas, diques) de pequeña envergadura, que no produzca una alteración significativa del nivel del agua o que afecte a una pequeña parte de la masa de agua
Introducciones piscícolas	Severo	Introducciones masivas de peces, cuya presencia modifica significativamente el lecho de macrófitos
	De baja intensidad	Introducciones de un número pequeño de peces

Tabla 6.2. Magnitud de los diferentes impactos en los lagos y lagunas estudiados.

Lago	Impacto ganadero	Turismo	Regulación hídrica	Introducciones piscícolas	Referencia
AV-1		1			SÍ
AV-3	1	1			SÍ
AV-4	1	1			SÍ
AV-5	1	1	2		NO
AV-6			2		NO
AV-7			1		NO
AV-8		1			SÍ
AV-9	2				NO
AV-10	1	1			SÍ
BU-1					SÍ
BU-5	1		2	1	NO
LE-1		1			SÍ

Tabla 6.2. (Continuación)

LE-2		1			SÍ
LE-3					SÍ
LE-4					SÍ
LE-5	2	1		1	NO
LE-7	1				SÍ
LE-8	1				SÍ
LE-9	2	1		1	NO
LE-11	1	1			SÍ
PA-1	1	1			SÍ
PA-3	1	1			SÍ
SO-2		1		2	NO
SO-3	1				SÍ
SO-4	1				SÍ
SO-5	1		1		SÍ
ZA-3	1				SÍ
ZA-5	1				SÍ
ZA-6				1	SÍ
ZA-7				1	SÍ
ZA-8	1				SÍ
ZA-11	1			1	SÍ
ZA-12	1		1		SÍ
ZA-13	1				SÍ
ZA-14	1				SÍ
ZA-15	1				SÍ
ZA-16	1		1		SÍ
ZA-17			1		SÍ
AS-1	1	1			SÍ
AS-2	1	1			SÍ

2. Tipos funcionales de macrófitos

Además de abordar este estudio partiendo de la composición taxonómica de las comunidades, se decidió aplicar también el concepto de grupos funcionales. Dada la importancia de la fuente de carbono inorgánico empleada en la fotosíntesis (den Hartog & van der Velde, 1988), se optó por establecer los grupos en función a este criterio, el cual había también considerado por Margalef (1983), siendo los tipos resultantes los siguientes:

- **Especies emergentes:** utilizan el CO₂ atmosférico como fuente de carbono inorgánico.
- **Especies de hojas flotantes:** utilizan como fuente de carbono inorgánico tanto el CO₂ atmosférico como el bicarbonato del agua.
- **Hidrófitos sumergidos:** el bicarbonato del agua constituye la fuente de carbono inorgánico para algas y angiospermas sumergidas.
- **Briófitos:** asimilan CO₂ del agua.
- **Isoétidos:** obtienen el carbono necesario para la fotosíntesis prioritariamente a partir del CO₂ del sedimento, y en menor medida del CO₂ del agua.

3. Variables ambientales

Se consideraron un total de 26 variables ambientales (Tabla 6.3), incluyendo variables locales (físicas y químicas), de cuenca y de localización.

Tabla 6.3. Variables ambientales incluidas en el estudio.

Variables locales: químicas	Variables locales: Físicas	Variables de cuenca	Variables de localización
pH	Superficie	Superficie de la cuenca	Altitud
Conductividad	Profundidad	Superficie cuenca/Superficie lago	Latitud
Alcalinidad	% limo	% roca descubierta	Longitud
Nitrato	% arena	% matorral	
Nitrógeno total	% cantos	% bosque	
Ortofosfato	Disco de Secchi	% pastizal	
Fósforo total	Pendiente del litoral		
Clorofila <i>a</i> fitoplancton	Persistencia		
N:P			

4. Tratamiento de datos

Se cuantificó la abundancia de cada taxón, así como la de los diferentes grupos funcionales (especies emergentes, hidrófitos sumergidos, hidrófitos de hojas flotantes, isoétidos y briófitos) en cada sistema acuático en una escala de 1 a 5, según figura en el apartado de *Metodología General* (Capítulo 3).

En enfoque adoptado para desarrollar la tipología se fundamentó en tres pasos:

- ✓ Determinar si existen diferentes grupos de ecosistemas acuáticos utilizando la composición de la comunidad de macrófitos en lagos y lagunas de referencia.
- ✓ Evaluar si tales grupos biológicos son significativamente distintos en términos de composición de macrófitos y de variables ambientales.
- ✓ Intentar asignar barreras medioambientales útiles en la definición de los distintos tipos biológicos.

En primer lugar se realizaron sendos análisis de agrupación (análisis cluster) con los datos de abundancia de los diferentes grupos funcionales y de las especies en cada uno de los lagos y lagunas de referencia. A continuación, se comprobó la significación de los diferentes grupos sugeridos por las divisiones del dendrograma resultante. Para ello, se evaluaron las diferencias en la composición macrofítica entre dichos grupos mediante un análisis de similitud (ANOSIM: *ANalysis Of SIMilarities*). En este análisis, el estadístico R es una medida absoluta de distancia entre los grupos (Clarke, 1993). El valor de R más alto, dentro de un límite de similitud determinado, establece la preselección de grupos de sistemas palustres de referencia. Con objeto de corroborar la agrupación sugerida por los análisis mencionados, se llevó a cabo una ordenación NMDS (*Non-Metric Multidimensional Scaling*). En todos estos análisis se utilizó como medida de similitud el índice de Bray-Curtis. El uso de técnicas multivariantes como esta última aporta la seguridad de que la variación biológica ha sido adecuadamente representada por el análisis de agrupación (Free et al., 2006).

En una segunda fase se comprobó si los grupos de lagos y lagunas sugeridos previamente eran distintos en términos de la comunidad de macrófitos y variables ambientales. Para ello, se llevó a cabo un análisis SIMPER (*SIMilarity of PERcentages analysis*) con nivel de corte del 90%, que permite detectar qué especies o grupos funcionales contribuyen más a la diferenciación de los grupos de sistemas acuáticos. Por otra parte, para comprobar si existían diferencias significativas en las variables ambientales entre los grupos, se realizó un análisis de varianza de una vía (ANOVA). Previamente se comprobó la homogeneidad de la varianza mediante el test de Levene y la distribución normal de cada variable utilizando el test de Kolmogorov-Smirnov. Aquellas variables que incumplían alguno de los dos criterios anteriores se transformaron utilizando la expresión $\text{Arcoseno}(x/100)^{-0.5}$, siendo x el valor de la variable, en el caso de las variables expresadas en porcentaje, y mediante $\text{Log}(x)$ o $\text{Log}(x+0,01)$ para el resto.

Para visualizar las diferencias entre los grupos, se realizaron gráficos de tipo box-plot de aquellas variables ambientales para las que se detectó la existencia de diferencias significativas en el ANOVA. Para cada variable se representaron la media y la desviación estándar y se aplicó el Test de Scheffé con objeto de identificar los pares de grupos de muestras entre los que existían diferencias significativas.

Sin embargo, hay que tener en cuenta que los factores ambientales pueden tener efectos complementarios entre sí, dando lugar a un tipo ambiental distinto, que se reflejará en la abundancia y composición de la comunidad de macrófitos. Por ello, finalmente, se evaluaron los grupos en términos de combinación de variables mediante un análisis discriminante (CVA: *Canonical Variates Analysis*). Este análisis determina qué combinación lineal de variables discrimina mejor entre grupos y puede indicar si los grupos son diferentes en términos de factores ambientales (ter Braak & Šmilauer, 2002). Se introdujeron de forma secuencial (*forward selection*) en el CVA aquellas variables para las que los grupos presentaban diferencias significativas. Previamente a este análisis, y con objeto de eliminar posibles redundancias, se llevó a cabo un análisis de correlación, eliminando las variables con valor de correlación superior a 0.5.

Los paquetes estadístico empleados para realizar los análisis fueron PAST v.2.14 (Hammer, 1999-2012) para el análisis de agrupación y ANOSIM; PRIMER v.5 (Clarke & Gorley, 2001) en el caso del SIMPER y la ordenación NMDS; STATISTICA v.8 (Weiß, 2007) para el ANOVA, Box-plot, análisis de correlación y comprobación de la normalidad y homogeneidad de la varianza de las variables; y Canoco for Windows 4.5 (ter Braak & Šmilauer, 2002) en el caso del CVA.

RESULTADOS

1. Descripción general de la comunidad de macrófitos encontrados en lagos y lagunas de referencia

Se identificaron un total de 41 taxones de macrófitos en los 31 sistemas palustres de referencia, de los cuales 23 pertenecen al grupo funcional de especies emergentes, 6 al de hidrófitos de hojas flotantes, 5 al de hidrófitos sumergidos y al de briófitos, y únicamente 2 al de isoétidos (Tabla 6.4).

El grupo funcional más frecuente fue el de las especies emergentes, ya que estuvieron presentes en todos los lagos y lagunas de referencia a excepción de uno de ellos (97% de los sistemas estudiados), seguido por el de briófitos y el de hidrófitos de hojas flotantes, presentes, respectivamente, en el 87 y 77% de los mismos. Sin embargo, los grupos de isoétidos e hidrófitos sumergidos estuvieron menos representados, con especies en el 29 y 26% de los lagos y lagunas, respectivamente. En lo referente al número de grupos funcionales diferentes presentes en cada sistema palustre, solo en dos de ellos se registraron los cinco grupos, siendo lo más habitual la coincidencia de 3 ó 4 grupos funcionales (en 13 y 9 sistemas acuáticos, respectivamente). La combinación de especies emergentes, briófitos e hidrófitos de hojas flotantes fue la más frecuente, seguida por esta misma más isoétidos (en 10 y 6 sistemas leníticos, respectivamente) (Tabla 6.4).

Dentro de las especies emergentes, destacó *Juncus squarrosus*, presente en el 65% de los lagos y lagunas, seguido de *Ranunculus flammula*, *Glyceria fluitans*, registrados en el 48 y 45% de los mismos, y *Carex rostrata* y *Viola palustris* en el 32%. Las especies del género *Sphagnum*, *Warnstorfia exannulata* y *Fontinalis antypiretica*, fueron las más habituales dentro de los briófitos (presentes en el 74, 55 y 32% de los sistemas estudiados). Por su parte, los hidrófitos de hojas flotantes *Ranunculus peltatus*, *Callitriche brutia* y *Potamogeton natans* se registraron en el 55, 42 y 23% de los lagos y lagunas, respectivamente. Dentro de los isoétidos la especie más común fue *Isoetes velatum* subsp. *asturicense* (registrada en el 22% de los casos), mientras que entre los hidrófitos sumergidos lo fue el carófito *Nitella flexilis* (en el 13% de los sistemas estudiados) (Tabla 6.4).

Tabla 6.4. Nombre de las especies registradas en los lagos y lagunas estudiados, grupo funcional al que pertenecen y número de sistemas en los que estuvieron presentes.

Nombre de la especie	Grupo funcional	Número de lagunas en las que está presente
<i>Alopecurus geniculatus</i>	Emergente	7
<i>Antinoria agrostidea</i>	Emergente	9
<i>Antinoria agrostidea</i> var. <i>natans</i>	Emergente	1
<i>Carex acutiformis</i>	Emergente	2
<i>Carex rostrata</i>	Emergente	10
<i>Carex vesicaria</i>	Emergente	6
<i>Eleocharis palustris</i>	Emergente	3
<i>Eleocharis quinqueflora</i>	Emergente	3
<i>Equisetum arvense</i>	Emergente	3
<i>Galium palustre</i>	Emergente	4
<i>Glyceria fluitans</i>	Emergente	14
<i>Juncus articulatus</i>	Emergente	3
<i>Juncus bulbosus</i>	Emergente	1
<i>Juncus effusus</i>	Emergente	9
<i>Juncus heterophyllus</i>	Emergente	4
<i>Juncus squarrosus</i>	Emergente	20
<i>Littorella uniflora</i>	Emergente	4
<i>Mentha aquatica</i>	Emergente	2
<i>Menyanthes trifoliata</i>	Emergente	2
<i>Ranunculus flammula</i>	Emergente	15
<i>Ranunculus longipes</i>	Emergente	1
<i>Veronica scutellata</i>	Emergente	6
<i>Viola palustris</i>	Emergente	10
<i>Callitriche brutia</i>	De hojas flotantes	13
<i>Luronium natans</i>	De hojas flotantes	5
<i>Polygonum amphibium</i>	De hojas flotantes	1
<i>Potamogeton natans</i>	De hojas flotantes	7
<i>Ranunculus peltatus</i>	De hojas flotantes	17
<i>Sparganium angustifolium</i>	De hojas flotantes	4
<i>Chara fragilis</i>	Sumergido	1
<i>Chara vulgaris</i>	Sumergido	1
<i>Groenlandia densa</i>	Sumergido	1
<i>Myriophyllum alterniflorum</i>	Sumergido	2
<i>Nitella flexilis</i>	Sumergido	4
<i>Drepanocladus aduncus</i>	Briófito	1
<i>Fontinalis antypiretica</i>	Briófito	10
<i>Fontinalis squamosa</i>	Briófito	1
<i>Sphagnum</i> sp.	Briófito	23
<i>Warnstorfia exannulata</i>	Briófito	17
<i>Isoetes echinosporum</i>	Isoétido	2
<i>Isoetes velatum</i> subsp. <i>asturicense</i>	Isoétido	7

La presencia y abundancia de los macrófitos estuvo fuertemente influenciada por el pH y factores relacionados con él, como la alcalinidad y la conductividad. La Figura 6.1 muestra la abundancia relativa de los diferentes grupos funcionales para valores de pH por encima y por debajo de 7,5. Como se puede observar, las especies emergentes estuvieron presentes con una abundancia similar en ambos tipos de sistemas lacustres. Sin embargo, para los restantes grupos funcionales se detectaron ciertos patrones de distribución. Los briófitos y los isoétidos estuvieron ausentes en los lagos más alcalinos, siendo el grupo funcional más característico de los mismos el de hidrófitos sumergidos. Este último grupo, sin embargo, apenas estuvo representado en los lagos de mayor acidez, donde adquieren importancia grupos funcionales como los briófitos y los hidrófitos de hojas flotantes (Figura 6.1).

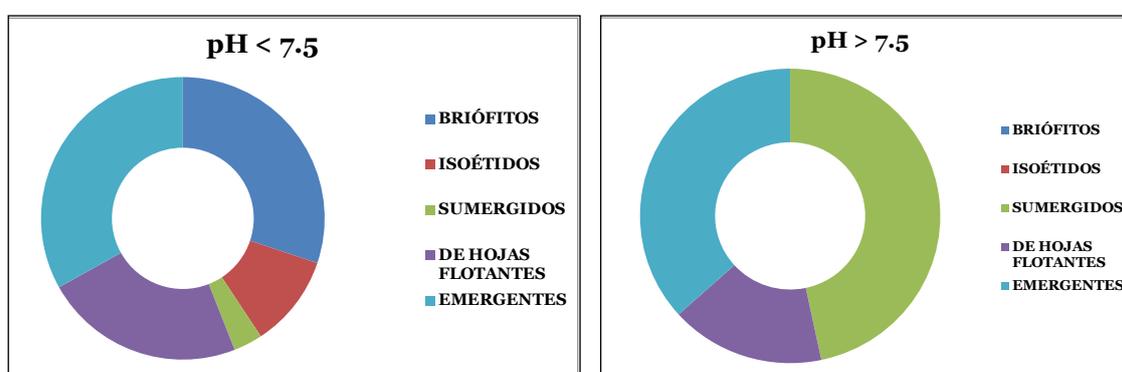


Figura 6.1. Abundancia relativa de los grupos funcionales en sistemas lacustres con valores de pH por debajo y por encima de 7,5.

2. Desarrollo de la tipología de lagos y lagunas de referencia

El desarrollo de la tipología de lagos y lagunas de referencia se inició con el análisis de agrupación (análisis cluster). Los resultados obtenidos a partir de la composición taxonómica y de los grupos funcionales aparecen representados en las Figuras 6.2 y 6.3, respectivamente. El dendrograma obtenido con los datos taxonómicos (Figura 6.2) sugirió la existencia de múltiples grupos, poco diferenciados unos de otros y formados por un número pequeño de sistemas leníticos, lo que se consideró poco concluyente a la hora de establecer una tipología. Por este motivo, se optó por prescindir de este análisis. Por el contrario, el dendrograma obtenido a partir de los grupos funcionales (Figura 6.3) sugería la existencia de grupos de lagos y lagunas

mejor definidos, por lo que fueron estos datos los que se tomaron como base para establecer la tipología.

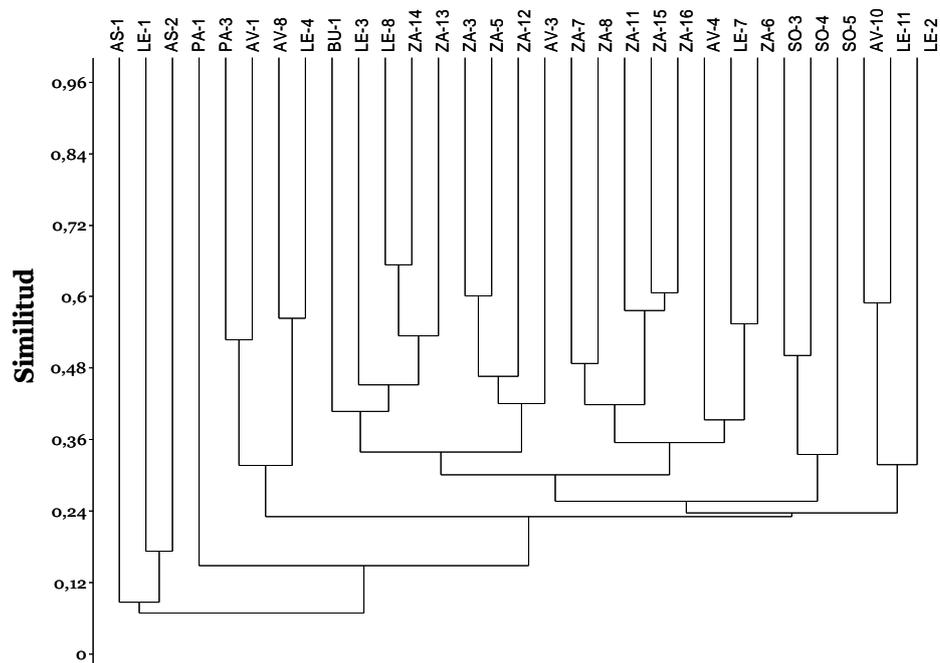


Figura 6.2. Resultado del análisis cluster realizado a partir de los datos taxonómicos.

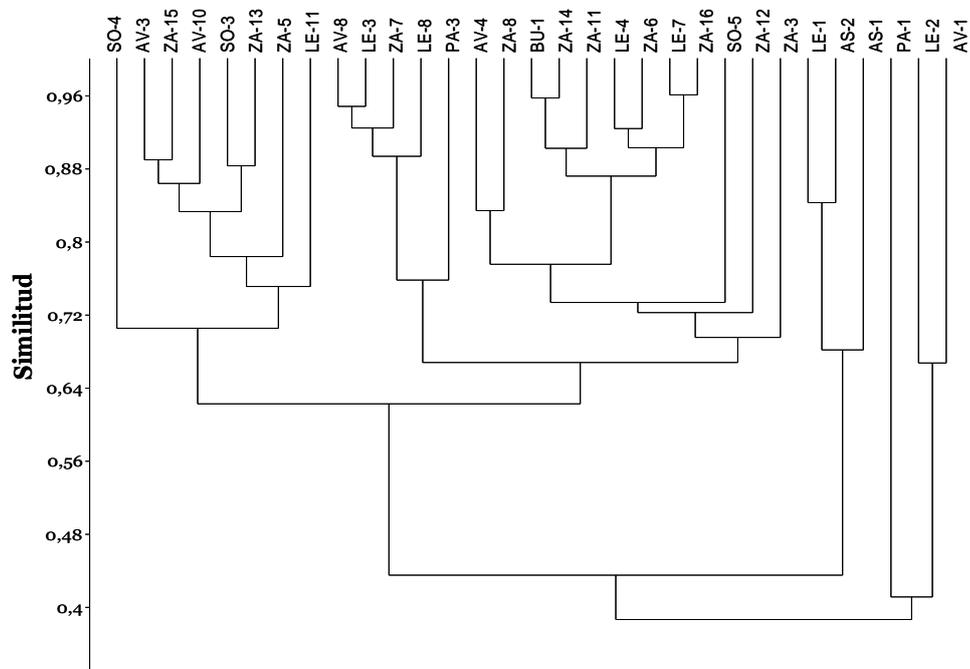


Figura 6.3. Resultado del análisis cluster realizado con los datos correspondientes a los cinco grupos funcionales.

El análisis de similitudes ($R = 0.871$; $p < 0.001$) sugirió la existencia de cuatro tipos de lagos y lagunas que se diferenciaron significativamente en cuanto a su composición de grupos funcionales, y que fueron corroborados en la ordenación NMDS (Figura 6.4) (Stress = 0.13). Los resultados del análisis SIMPER (Tabla 6.5) mostraron la escasa aportación del grupo funcional de especies emergentes en el establecimiento de los grupos de sistemas lacustres, puesto que estuvieron presentes en todos ellos, sin caracterizar ninguno en particular. Por este motivo, y con el objetivo de obtener una clasificación lo más útil posible, se optó por suprimir los datos de este grupo funcional en la elaboración de la tipología.

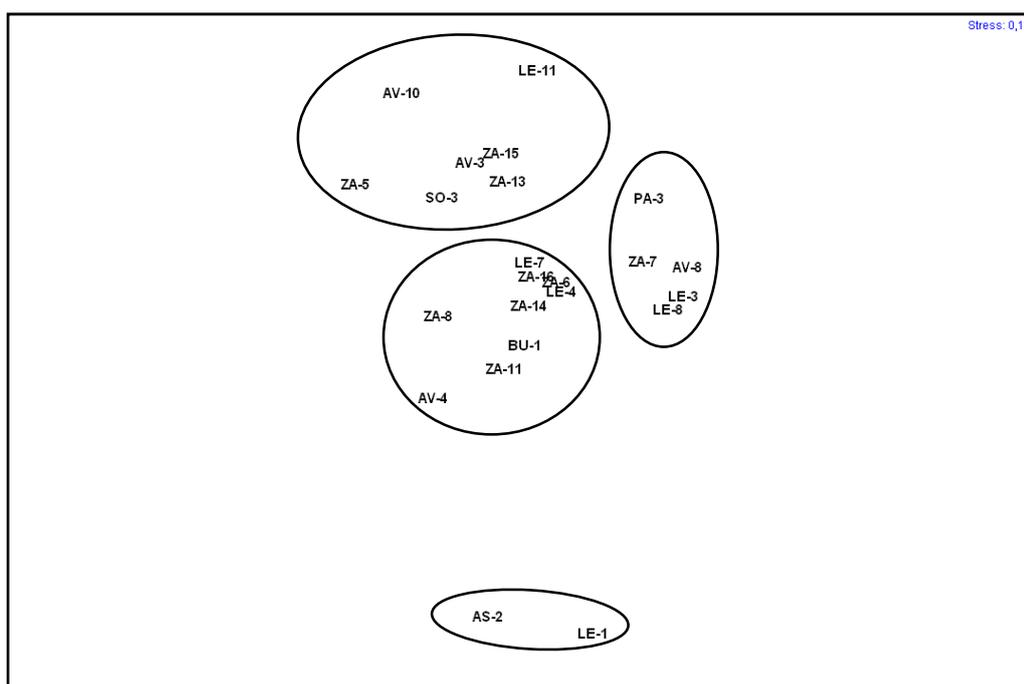


Figura 6.4. Resultado de la ordenación NMDS con los datos de los cinco grupos funcionales.

Tabla 6.5. Resultados del análisis SIMPER con los cinco grupos funcionales.

Grupos funcionales	TIPO 1	TIPO 2	Disimilitud media: 54.65%	
	<u>Ab.media</u>	<u>Ab.media</u>	<u>% de contribución</u>	<u>% acumulado</u>
Hidrófitos sumergidos	4.50	0	44.57	44.57
Briófitos	0	4.40	43.26	87.83
Especies emergentes	4.50	4.20	7.22	95.05
Grupos funcionales	TIPO 1	TIPO 3	Disimilitud media: 66.61%	
	<u>Ab.media</u>	<u>Ab.media</u>	<u>% de contribución</u>	<u>% acumulado</u>
Hidrófitos sumergidos	4.50	0.14	28.10	28.10
Isoétidos	0	4.00	25.97	54.07
Briófitos	0	3.57	22.87	76.95
Hidrófitos de hojas flotantes	0.50	2.71	14.81	91.76

Tabla 6.5. (Continuación)

Grupos funcionales	TIPO 1	TIPO 4	Disimilitud media: 51.60%	
	<u>Ab.media</u>	<u>Ab.media</u>	<u>% de contribución</u>	<u>% acumulado</u>
Hidrófitos sumergidos	4.50	0.78	33.21	33.21
Briófitos	0	3.44	30.35	63.56
Hidrófitos de hojas flotantes	0.50	3.89	30.00	93.55
Grupos funcionales	TIPO 2	TIPO 3	Disimilitud media: 39.27%	
	<u>Ab.media</u>	<u>Ab.media</u>	<u>% de contribución</u>	<u>% acumulado</u>
Isoétidos	0	4.00	45.13	45.13
Hidrófitos de hojas flotantes	0.40	2.71	26.33	71.46
Especies emergentes	4.20	3.43	13.50	84.97
Briófitos	4.40	3.57	13.29	98.26
Grupos funcionales	TIPO 2	TIPO 4	Disimilitud media: 29.48%	
	<u>Ab.media</u>	<u>Ab.media</u>	<u>% de contribución</u>	<u>% acumulado</u>
Hidrófitos de hojas flotantes	0.40	3.89	55.09	55.09
Briófitos	4.40	3.44	19.38	74.48
Especies emergentes	4.20	4.33	13.68	88.15
Hidrófitos sumergidos	0	0.78	11.85	100
Grupos funcionales	TIPO 3	TIPO 4	Disimilitud media: 33.23%	
	<u>Ab.media</u>	<u>Ab.media</u>	<u>% de contribución</u>	<u>% acumulado</u>
Isoétidos	4.00	0	46.25	46.25
Hidrófitos de hojas flotantes	2.71	3.89	18.39	64.64
Especies emergentes	3.43	4.33	15.22	79.86
Briófitos	3.57	3.44	10.89	90.75

Por tanto, se repitieron los análisis utilizando los datos de abundancia de los siguientes grupos funcionales: hidrófitos de hojas flotantes, hidrófitos sumergidos, briófitos e isoétidos. El dendrograma resultante tras el análisis de agrupación se muestra en la Figura 6.5. La significación de las diferentes divisiones establecidas en el mismo fue comprobada mediante el estadístico R del ANOSIM. Se seleccionaron como grupos definitivos aquellos con el mayor valor de R ($R = 0.939$), dentro de los estadísticamente significativos ($p < 0.001$). El número final de lagos y lagunas seleccionadas para el establecimiento de la tipología fue 26, distribuidas en cuatro tipos diferentes (Figura 6.6 y Tabla 6.6).

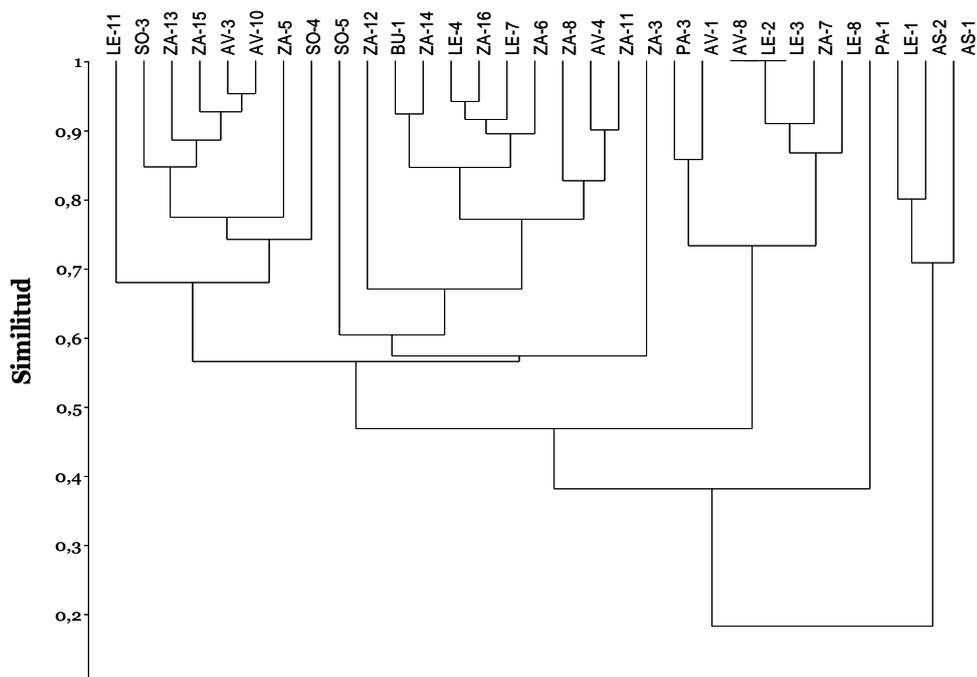


Figura 6.5. Resultado del análisis cluster realizado a partir de los datos de los grupos funcionales hidrófitos de hojas flotantes, hidrófitos sumergidos, briófitos e isoétidos.

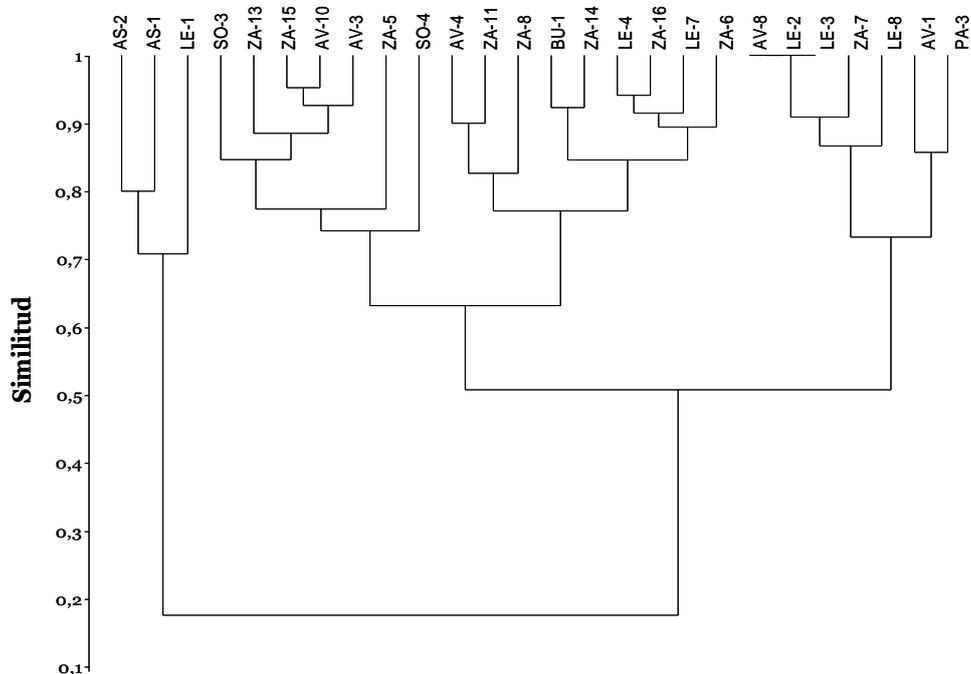


Figura 6.6. Resultado del análisis cluster realizado a partir de los datos de los grupos funcionales hidrófitos de hojas flotantes, hidrófitos sumergidos, briófitos e isoétidos en las 26 lagunas incluidas finalmente en el estudio.

Tabla 6.6. Listado de las lagunas finalmente incluidas en el estudio y grupo al que pertenecen.

TIPO 1	TIPO 2	TIPO 3	TIPO 4
AS-1 (Enol)	AV-1 (Cimera)	Av-3 (Grande de Gredos)	AV-4 (El Trampal II)
AS-2 (La Ercina)	AV-8 (Cuadrada)	Av-10 (Bajera)	BU-1 (Pardillas)
LE-1 (Las Verdes)	LE-2 (Ausente)	SO-3 (Laguna Larga)	LE-4 (La Mata II)
	LE-3 (La Mata I)	SO-4 (Helada)	LE-7 (La Baña)
	LE-8 (Robledo)	ZA-5 (Cuadro)	ZA-6 (Clara Grande)
	PA-3 (Pozo Curavacas)	ZA-13 (Camposagrado)	ZA-8 (La Roya)
	ZA-7 (Clara pequeña)	ZA-15 (Aguas Cernidas)	ZA-11 (Yegua)
			ZA-14 (Castromil)
			ZA-16 (Mancas)

Con objeto de corroborar la agrupación de lagunas sugerida por el análisis previo se representó la ordenación NMDS de las mismas (Figura 6.7), quedando diferenciados claramente dichos tipos, por lo que esta agrupación se estimó adecuada para el objetivo perseguido (Stress = 0.08).

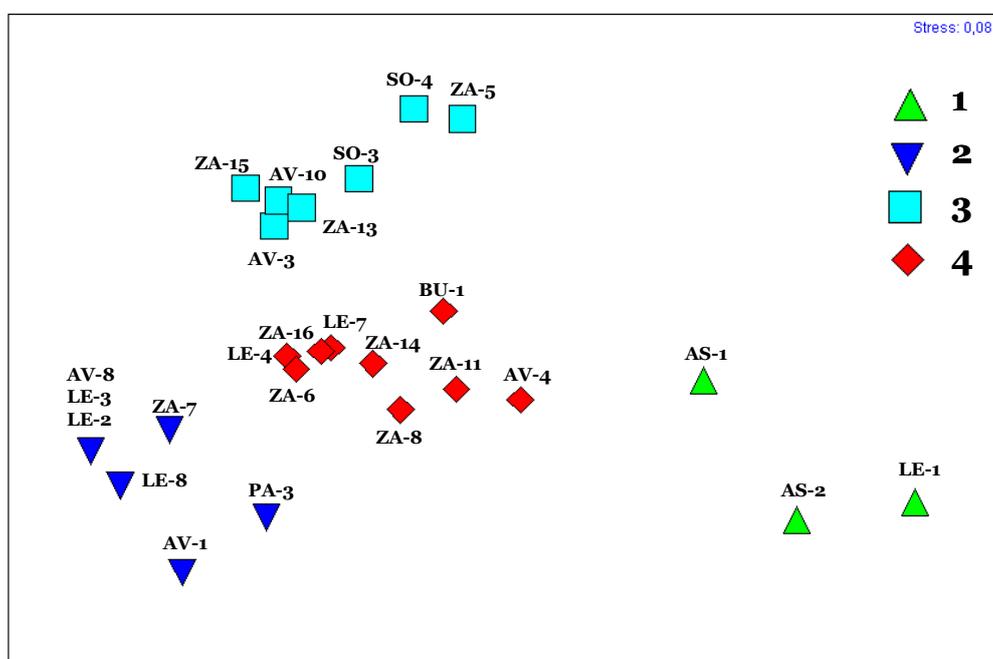


Figura 6.7. Resultado de la ordenación NMDS con las 26 lagunas seleccionadas para el estudio.

En la Figura 6.8 se representa la abundancia relativa de cada tipo funcional en los diferentes tipos de lagos y lagunas establecidos a partir del análisis cluster. Los tipos 1 y 2 estuvieron claramente caracterizados por el dominio de hidrófitos sumergidos y briófitos, respectivamente. En ambos casos, presentaban como acompañantes hidrófitos de hojas flotantes además de los helófitos, presentes en prácticamente todos los lagos y lagunas, como se mencionó con anterioridad. Sin embargo, los otros dos tipos no estuvieron determinados por un único grupo funcional. El grupo 3 estuvo caracterizado principalmente por la presencia de isoétidos, ausentes en el resto de grupos, acompañados por hidrófitos de hojas flotantes y briófitos. Por último, la composición del tipo 4 fue muy similar a la del grupo anterior, exceptuando la presencia de isoétidos. Estas asociaciones entre grupos funcionales y grupos de lagos quedaron corroboradas en el análisis SIMPER que muestra los grupos funcionales determinantes de la similitud entre tipos de sistemas acuáticos (Tabla 6.7).

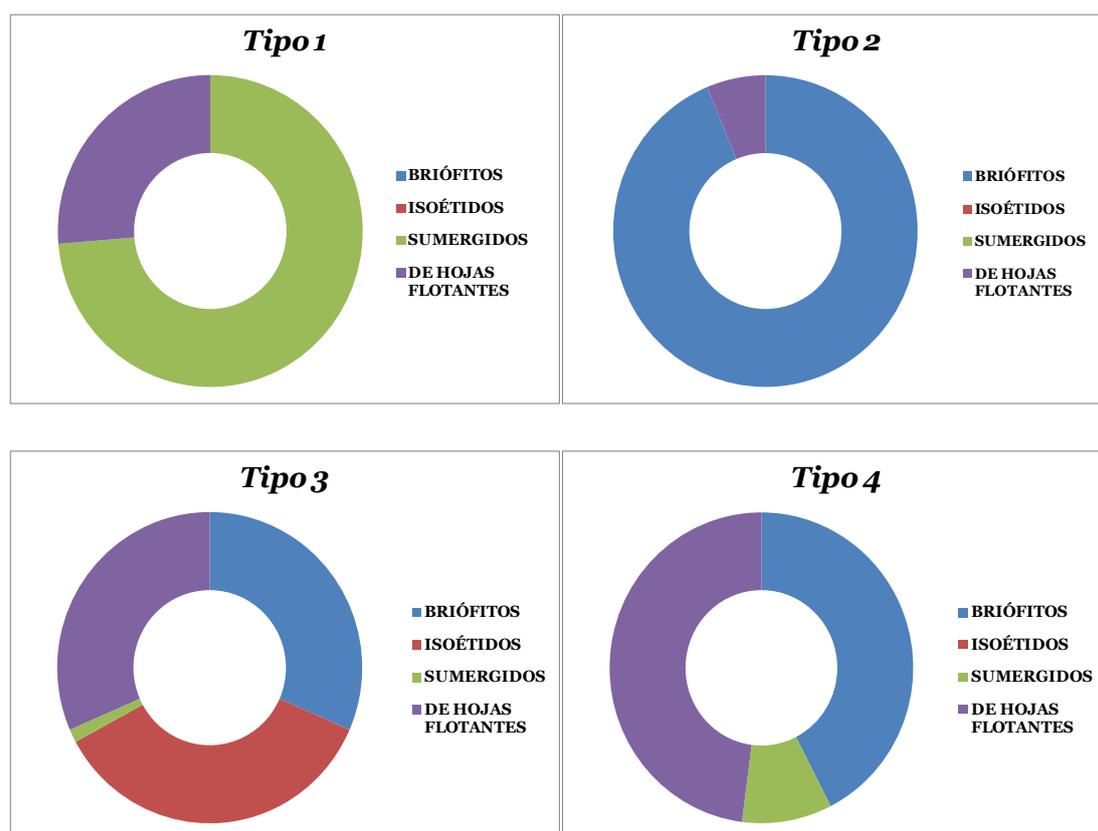


Figura 6.8. Grupos de lagunas y abundancia relativa media de cada grupo funcional en ellos.

Tabla 6.7. Resultados del análisis SIMPER con la contribución de los grupos funcionales a la similitud entre grupos de lagunas.

TIPO 1		Similitud media: 73.85 %		
Grupos funcionales	<u>Abundancia media</u>	<u>% de contribución</u>	<u>% acumulado</u>	
Hidrófitos sumergidos	4.67	93.98	93.98	
TIPO 2		Similitud media: 82.74 %		
Grupos funcionales	<u>Abundancia media</u>	<u>% de contribución</u>	<u>% acumulado</u>	
Briófitos	4.29	98.85	98.85	
TIPO 3		Similitud media: 81.73 %		
Grupos funcionales	<u>Abundancia media</u>	<u>% de contribución</u>	<u>% acumulado</u>	
Isoétidos	3.71	40.87	40.87	
Hidrófitos de hojas flotantes	3.29	30.75	71.62	
Briófitos	3.29	28.38	100	
TIPO 4		Similitud media: 82.14 %		
Grupos funcionales	<u>Abundancia media</u>	<u>% de contribución</u>	<u>% acumulado</u>	
Hidrófitos de hojas flotantes	3.89	54.20	54.20	
Briófitos	3.44	44.33	98.53	

Además, se identificaron los grupos funcionales determinantes de las diferencias entre conjuntos de lagos (Tabla 6.8). Como se puede observar en los porcentajes de disimilitud, el grupo de sistemas leníticos más diferenciado del resto fue el tipo 1, siendo los hidrófitos sumergidos los responsables de dichas diferencias. Entre los otros tres tipos las disimilitudes no fueron tan marcadas. La presencia exclusiva de isoétidos en el tipo 3 determinó la diferenciación de los lagos y lagunas que lo conforman del resto de tipos, mientras que las diferencias entre los tipos 2 y 4 se debieron a la mayor presencia de hidrófitos de hojas flotantes en este último.

Seis variables ambientales diferenciaron de forma significativa los diferentes tipos de lagos y lagunas identificados. Estas variables fueron conductividad ($F= 21,05$; $p < 0,001$), pH ($F= 15,91$; $p < 0,001$), alcalinidad ($F= 13,79$; $p < 0,001$), ortofosfato ($F= 5,12$; $p < 0,01$), N:P ($F= 5,06$; $p < 0,01$) y altitud ($F= 4,28$; $p < 0,05$). El tipo 1 presentó el mayor número de diferencias significativas con el resto debido a sus mayores valores de pH, alcalinidad y conductividad. Además, los lagos de este tipo se localizan a una altitud significativamente más baja que los que integran el tipo 3. También, la menor concentración de ortofosfato y mayor relación N:P en estos lagos los diferenciaron significativamente del tipo 4. Entre el resto de tipos, únicamente se registraron diferencias significativas en los valores de pH del tipo 2, con los valores más bajos por término medio de dicha variable, y los del tipo 3 (Tabla 6.9).

Tabla 6.8. Resultados del análisis SIMPER con la contribución de los grupos funcionales a la disimilitud entre grupos de lagunas.

	TIPO 1	TIPO 2	Disimilitud media: 96.89%	
Grupos funcionales	<u>Ab.media</u>	<u>Ab.media</u>	<u>% de contribución</u>	<u>% acumulado</u>
Hidrófitos sumergidos	4.67	0	45.37	45.37
Briófitos	0	4.29	41.66	87.04
Hidrófitos de hojas flotantes	1.67	0.29	12.96	100
	TIPO 1	TIPO 3	Disimilitud media: 83.23%	
Grupos funcionales	<u>Ab.media</u>	<u>Ab.media</u>	<u>% de contribución</u>	<u>% acumulado</u>
Hidrófitos sumergidos	4.67	0.14	32.78	32.78
Isoétidos	0	3.71	27.09	59.88
Briófitos	0	3.29	23.39	83.26
Hidrófitos de hojas flotantes	1.67	3.29	16.74	100
	TIPO 1	TIPO 4	Disimilitud media: 70.60%	
Grupos funcionales	<u>Ab.media</u>	<u>Ab.media</u>	<u>% de contribución</u>	<u>% acumulado</u>
Hidrófitos sumergidos	4.67	0.78	39.62	39.62
Briófitos	0	3.44	34.49	74.11
Hidrófitos de hojas flotantes	1.67	3.89	25.89	100
	TIPO 2	TIPO 3	Disimilitud media: 56.28%	
Grupos funcionales	<u>Ab.media</u>	<u>Ab.media</u>	<u>% de contribución</u>	<u>% acumulado</u>
Isoétidos	0	3.71	44.33	44.33
Hidrófitos de hojas flotantes	0.29	3.29	35.66	80.00
Briófitos	4.29	3.29	18.13	98.12
	TIPO 2	TIPO 4	Disimilitud media: 43.79%	
Grupos funcionales	<u>Ab.media</u>	<u>Ab.media</u>	<u>% de contribución</u>	<u>% acumulado</u>
Hidrófitos de hojas flotantes	0.29	3.89	65.75	65.75
Briófitos	4.29	3.44	21.75	87.50
Hidrófitos sumergidos	0	0.78	12.50	100
	TIPO 3	TIPO 4	Disimilitud media: 36.86%	
Grupos funcionales	<u>Ab.media</u>	<u>Ab.media</u>	<u>% de contribución</u>	<u>% acumulado</u>
Isoétidos	3.71	0	54.75	54.75
Briófitos	3.29	3.44	18.31	73.06
Hidrófitos de hojas flotantes	3.29	3.89	15.58	88.64
Hidrófitos sumergidos	0.14	0.78	11.36	100

El aumento de la carga de nutrientes resulta frecuentemente en un aumento de la biomasa de fitoplancton y un descenso de la claridad del agua. Aunque las concentraciones de nutrientes en los lagos estudiados fueron bajas, el rango de variación en las mismas reflejó la existencia de una relación positiva y significativa entre la concentración de clorofila *a* y las concentraciones de fósforo total ($r = 0,7291$; $p < 0,001$) y ortofosfato ($r = 0,6374$; $p < 0,001$) y correlaciones negativas y significativas entre la profundidad del disco de Secchi y el nivel trófico, representado por la

concentración de fósforo total ($r = -0,8383$; $p < 0,001$), y la biomasa del fitoplancton, expresada como concentración de clorofila *a* ($r = -0,6596$; $p < 0,001$).

Tabla 6.9. Resultados del ANOVA entre los diferentes grupos.

	pH	Conductividad	Alcalinidad	Ortofosfato	N:P	Altitud
Tipo 1-Tipo 2	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p < 0,001$			
Tipo 1-Tipo 3	$p < 0,01$	$p < 0,001$	$p < 0,001$			$p < 0,05$
Tipo 1-Tipo 4	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p < 0,05$	$p < 0,05$	
Tipo 2-Tipo 3	$p < 0,05$					
Tipo 2-Tipo 4						
Tipo3-Tipo 4						

Los gráficos box-plot (Figura 6.9) sugerían la existencia de valores umbrales en las variables pH, alcalinidad y conductividad y permiten establecer dos grandes grupos: lagos de alta alcalinidad (> 1 mg/l), alto pH ($> 7,5$) y alta conductividad (> 150 μ S/cm) por un lado, y lagos de baja alcalinidad (< 1 mg/l), bajo pH ($< 7,5$) y baja conductividad (< 150 μ S/cm) por el otro. En el primer grupo estarían englobados los sistemas acuáticos que componen el tipo 1, mientras que el resto de tipos responderían a la segunda definición. En cuanto al resto de variables, existió un mayor solapamiento de valores, por lo que el establecimiento de límites entre grupos no fue posible.

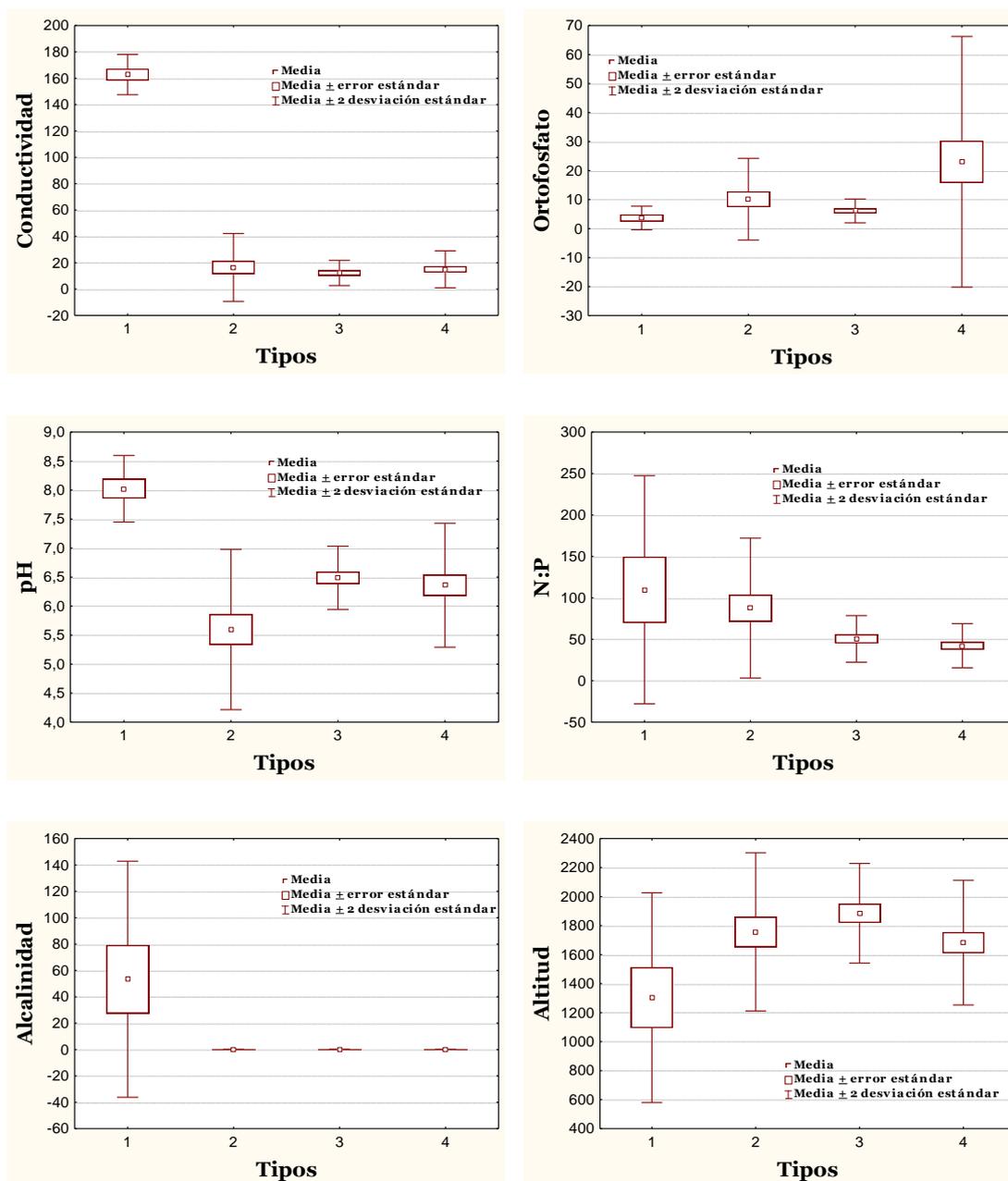


Figura 6.9. Box-plot de las variables en las que se detectaron diferencias significativas entre los grupos de lagunas.

En el análisis discriminante se incluyeron las variables pH, ortofosfato, N:P y altitud y se excluyeron la alcalinidad y la conductividad, debido a su elevada correlación con el pH ($r = 0.616, p < 0.001$; $r = 0.498, p < 0.05$, respectivamente). Este análisis seleccionó la combinación de pH y ortofosfato como determinante de la ordenación de los grupos de lagos y lagunas (Figuras 6.10 y 6.11 y Tabla 6.10). La Figura 5.10 muestra el centroide de cada grupo de lagunas con respecto a las mismas. La longitud de los vectores indica la importancia relativa de cada factor medioambiental en la separación

de los tipos. Los ejes 1 y 2 representaron el 100% de la variación de la relación entre tipos de sistemas leníticos y las variables medioambientales (Tabla 6.10). El pH está vinculado fundamentalmente al eje 1 y determina una primera división de los grupos, en la que el tipo 1 se posiciona en el extremo de los valores más altos (pH básico) y el tipo 2 en el opuesto (pH ácido). Los tipos 3 y 4 ocupan una posición intermedia. El ortofosfato, relacionado con el eje 2, marca básicamente la diferenciación del tipo 4, con valores ligeramente más altos. Las lagunas del tipo 1 muestran un contenido en ortofosfato sensiblemente inferior al del resto de tipos. Esta distribución corrobora los resultados obtenidos previamente. Por su parte, la Figura 6.11 muestra la distribución de todos los lagos y lagunas que conforman los diferentes tipos en relación a las variables citadas. El tipo 1, caracterizado por los hidrófitos sumergidos, aparece claramente diferenciado, mientras que entre los restantes tipos se produce cierto solapamiento, ya detectado con anterioridad, especialmente entre el tipo 2, caracterizado por el dominio de briófitos, y el 3, donde se engloban los lagos y lagunas con isoétidos.

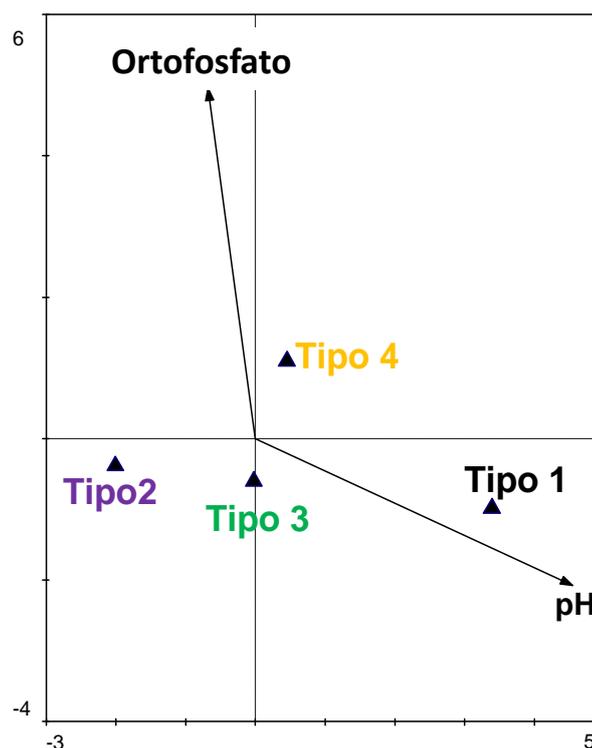


Figura 6.10. Resultado del análisis discriminante. Ordenación de cada grupo de lagunas en relación a las variables seleccionadas por el análisis.

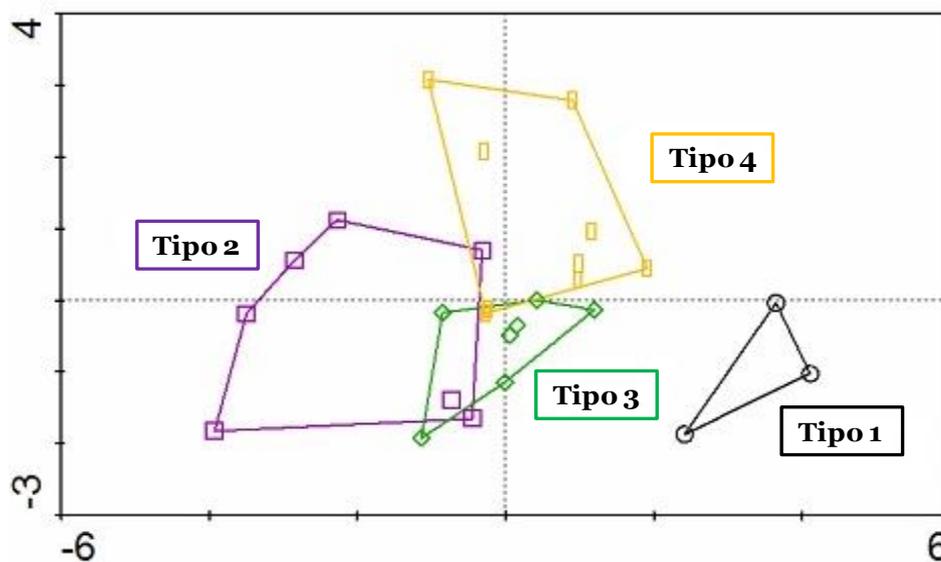


Figura 6.11. Resultado del análisis discriminante. Ordenación de las lagunas que conforman los distintos tipos.

Tabla 6.10. Resultados del análisis discriminante.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4
Autovalores	0.713	0.399	1.000	0.601
Correlaciones especies-medio ambiente	0.844	0.632	0.000	0.000
% de varianza acumulado				
de los datos de especies	23.8	37.1	70.4	90.4
de la relación especies-medio ambiente	64.1	100.0	0.0	0.0

DISCUSIÓN

La evaluación del estado ecológico de los lagos utilizando macrófitos ha adquirido importancia desde que éstos han sido reconocidos por la Directiva Marco del Agua como uno de los indicadores biológicos a usar en los programas de biomonitoreo (Free *et al.*, 2006; Nõges *et al.*, 2009). Desde su aprobación en el año 2000, los elementos ecológicos y biológicos pasaron a desempeñar un papel importante en la gestión de las aguas, previamente basada en elementos físico-químicos. Por ello, surge la necesidad de establecer una tipología basada en macrófitos que tenga en cuenta la variabilidad natural inherente a la distribución de los mismos en los ecosistemas acuáticos (Free *et al.*, 2006).

Diferentes autores han mostrado la importancia de factores regionales (como por ejemplo, la existencia de áreas agrícolas alrededor del sistema lacustre) y locales (variables físicas y químicas tales como el pH o la conductividad) en la distribución de las especies y grupos funcionales de macrófitos en los lagos (Coops *et al.*, 2003; Lauridsen *et al.*, 2003; González-Sagrario *et al.*, 2005). En concreto, se ha detectado que la alcalinidad y variables relacionadas con ella, como pH, conductividad o contenido en calcio afectan de modo importante los patrones de distribución de los macrófitos en los lagos (Jackson & Charles, 1988; Arts *et al.*, 1990; Srivastava *et al.*, 1995; Toivonen & Huttunen, 1995). La importancia de estos factores radica en que cada especie individual utiliza diferente fuente de carbono inorgánico en la fotosíntesis, lo que se considera uno de los condicionantes externos más determinantes de la distribución de macrófitos (den Hartog & van der Velde, 1988, Vestergaard & Sand-Jensen, 2000). La mayoría de los carófitos y elodeidos utilizan bicarbonato, cuya presencia se ve favorecida a pH altos (Kadano, 1982), mientras que a pH más bajos la forma de carbono predominante es el CO₂, lo que favorece la presencia de formas de crecimiento como los isoétidos y los briófitos, que lo adquieren fundamentalmente del sedimento y del agua, respectivamente (Madsen & Sand-Jensen, 1991; Vestergaard & Sand-Jensen, 2000). En el caso de las especies emergentes y las de hojas flotantes, el CO₂ atmosférico es la fuente principal de carbono inorgánico (Brix, 1990). Si estas últimas, además de hojas flotantes tienen hojas sumergidas, pueden tomar bicarbonato procedente del agua (Sand-Jensen *et al.*, 1982; Hyldgaard & Brix, 2011). Por tanto, como consecuencia de la ecología fisiológica de las plantas en relación a la fuente de carbono utilizada para la fotosíntesis se observan patrones de distribución de las mismas. De forma general, los briófitos e isoétidos dominan en aguas ácidas, mientras

que los elodeidos y carófitos hacen lo propio en las básicas (Moyle, 1945; Seddon, 1972; Vestergaard & Sand-Jensen, 2000).

El hecho de que diferentes especies muestren un comportamiento similar frente a la fuente de carbono utilizada en fotosíntesis, sugiere el uso de este criterio para establecer una serie de *grupos funcionales* de plantas, tratando de agrupar especies que muestran una respuesta similar al ambiente y tienen efectos similares en el funcionamiento del ecosistema (Gitay & Noble, 1997). La composición de especies de macrófitos en un ecosistema acuático individual suele ser altamente específica, dependiendo de las características particulares del mismo (Brock *et al.*, 2003; Alexander *et al.*, 2008; Barret *et al.*, 2010). Sin embargo, el uso de grupos funcionales reduce el ruido causado por la variabilidad espacial de los datos florísticos que se da a nivel taxonómico (Campbell *et al.*, 2014). En este estudio se muestra como las características de una comunidad pueden ser mejor entendidas si las especies son agrupadas en grupos funcionales, puesto que los resultados fueron mucho más claros que en el caso del enfoque taxonómico, al igual que en otros trabajos anteriores (Kumar & Narain, 2010). Además, el uso de grupos funcionales de macrófitos nos ha permitido centrarnos en un número menor de variables (5 grupos funcionales en lugar de 41 taxones), relacionadas con un único rasgo funcional, en lugar de tener que estudiar cada especie en detalle, lo cual, claramente, facilita el desarrollo de la tipología. La clasificación de especies en grupos funcionales permite la identificación de las relaciones entre macrófitos y las características del agua sin la necesidad de un entendimiento íntimo de botánica y sin estar familiarizados con los nombres científicos (Campbell *et al.*, 2014).

La validez del grupo funcional de especies emergentes en este tipo de trabajos parece ser limitada debido a la menor vinculación de los mismos con las condiciones del agua. Se han indicado como parámetros determinantes de la distribución y composición de los helófitos variables como la fluctuación del nivel del agua, exposición al oleaje o la composición del sedimento (Spence, 1982; Håkanson & Jansson, 1983; Coops *et al.*, 1991, 2004), los cuales o no fueron significativos o no fueron incluidos en este estudio. Por ello, y al igual que otros trabajos relacionados con el establecimiento de condiciones de referencia y evaluación del estado ecológico, se ha prescindido de este grupo funcional (Schaumburg *et al.*, 2004; Free *et al.*, 2006; Søndergaard *et al.*, 2010).

Nuestros resultados sugieren la existencia de una evidente variabilidad en la composición funcional de macrófitos entre los diferentes tipos de lagos y lagunas de referencia estudiados. Esta variabilidad es explicada fundamentalmente por dos

variables medioambientales locales: pH y contenido en ortofosfato. Globalmente, los sistemas lacustres más alcalinos, que además presentaban un contenido bajo en ortofosfato, estuvieron caracterizados por un dominio de hidrófitos sumergidos. Dentro de los lagos y lagunas de pH más bajo se pudieron diferenciar tres tipos diferentes en función de la concentración de ortofosfato, siempre dentro de unos valores bajos o moderados: los hidrófitos de hojas flotantes dominaron en los lagos donde el contenido de este nutriente fue más alto, mientras que a valores intermedios de ortofosfato se situaron los lagos con dominio de briófitos e isoétidos. La diferenciación entre estos dos últimos grupos viene marcada por la mayor acidez de los lagos dominados por briófitos.

Estudios previos han mostrado claras relaciones entre la distribución de los macrófitos y el pH (Arts *et al.*, 1990, Vestergaard & Sand-Jensen, 2000; Chappuis *et al.*, 2014). La distribución de los grupos funcionales briófitos, isoétidos, hidrófitos sumergidos e hidrófitos de hojas flotantes en los lagos estudiados ha sido un fiel reflejo de las características litológicas de la cuenca. La mayoría de los sistemas lacustres estudiados se sitúan sobre sustrato silíceo, lo que se refleja en una mayor acidez del agua, a diferencia de varios enclaves situados en la zona norte del área de estudio (Cordillera Cantábrica), donde la existencia de un sustrato calcáreo impone un carácter básico en las aguas.

El dominio de hidrófitos sumergidos, en los lagos más mineralizados (tipo 1) corrobora los patrones propuestos por otros autores. Lacoul & Freedman (2006) indicaron que la riqueza específica de este tipo de plantas es mayor en las aguas alcalinas con $\text{pH} > 7$. No obstante, la capacidad de usar bicarbonato y la afinidad por él varía entre las especies incluidas en la misma forma de crecimiento, y dentro de cada especie la aclimatación fisiológica está estrechamente influenciada por la disponibilidad de carbono, luz, nutrientes y condiciones de temperatura en el ambiente natural de crecimiento (Maberly & Spence, 1983; Sand-Jensen & Gordon, 1984, 1986; Madsen & Sand-Jensen, 1991). Por ejemplo, los carófitos presentes en los sistemas lacustres más mineralizados pertenecieron al género *Chara*, mientras que la especie *Nitella flexilis* estuvo presente en otros lagos y lagunas de pH más bajo en los que los hidrófitos sumergidos no fueron dominantes. La presencia de carófitos del género *Nitella* en aguas más ácidas que *Chara* ha sido señalada con anterioridad (Hutchinson, 1975).

En aguas alcalinas los hidrófitos de hojas flotantes encuentran un ambiente adecuado, al igual que el mencionado grupo de hidrófitos sumergidos, mientras que el resto de grupos funcionales, y especialmente los briófitos, ven limitado o incluso impedido su crecimiento. Estos últimos no pueden utilizar bicarbonato, restringiendo

su fuente de carbono al dióxido de carbono libre, el cual no está disponible en agua incluso con pH moderadamente alto (Madsen & Sand-Jensen, 1991). De forma general, los lagos ácidos son pobres en especies sumergidas (Vestergaard & Sand-Jensen, 2000), siendo el grupo funcional de briófitos el dominante en los mismos por su mayor tolerancia a la acidez (Grahn *et al.*, 1974; Wetzel, 1983, 2001). En nuestro estudio, este patrón se reflejó en la composición del tipo 2, en el que dominaron los briófitos, acompañados por las especies emergentes, aunque de forma excepcional y con una abundancia muy reducida se registraron hidrófitos de hojas flotantes.

La situación de los tipos 1 y 2 en los extremos del gradiente de pH implicó su menor diversidad macrofítica. La limitación para el desarrollo de ciertos grupos funcionales que suponen las condiciones más extremas en cuanto al valor de pH, implica que, en estos casos, un número reducido de especies sean las dominantes dentro de cada sistema palustre. En este sentido, las características intrínsecas de dos grupos diferentes de lagunas dentro del tipo 2, unidas a la acidez de sus aguas, implicaron el dominio de briófitos en las mismas. Por un lado, en lagunas profundas de alta montaña (> 2000 m.s.n.m.) la existencia de una zona litoral pedregosa y escarpada limita el desarrollo de las plantas acuáticas, siendo los briófitos el único grupo funcional que cuenta con condiciones adecuadas para su crecimiento. Diversos estudios han mostrado que, de forma general, el desarrollo de macrófitos acuáticos se ve limitado a altitudes elevadas (Gacia *et al.*, 1994; Alahuhta *et al.*, 2011). Sin embargo, Maristo (1941) indica la relación positiva existente entre la altitud y los briófitos acuáticos. Por otro lado, el tipo 2 engloba lagunas más someras, emplazadas a menor altitud y con escasa heterogeneidad de hábitats, lo que favorece el dominio de un número reducido de especies o grupos funcionales. Vestergaard & Sand-Jensen (2000) y Jones *et al.* (2003) han indicado que a medida que aumenta la profundidad, los macrófitos cuentan con un mayor número de hábitats disponibles para su colonización.

Valores de moderada acidez cercanos a la neutralidad, favorecieron una mayor diversidad en cuanto a composición de grupos funcionales, lo que caracterizó a los tipos 3 y 4. Bajo estas condiciones de alcalinidad media, la concentración de ortofosfato se reveló como el factor determinante de las diferencias entre tipos. Las condiciones de extrema oligotrofia y, por tanto, de elevada transparencia del agua, favorecieron el desarrollo de isoétidos y este grupo funcional se identificó como fundamental en la diferenciación del tipo 3. El dominio de isoétidos en lagos y lagunas se produce siempre que la alcalinidad o pH de los sistemas acuáticos no sean muy altos (Vestergaard & Sand-Jensen, 2000; Raun *et al.*, 2010). Los isoétidos son incapaces de utilizar bicarbonato del agua (Madsen *et al.*, 2002) y usan dióxido de carbono del sedimento

como fuente principal de carbono para la fotosíntesis (Wium-Andersen, 1971; Søndergaard & Sand-Jensen, 1979; Richardson *et al.*, 1984; Sand-Jensen, 1987), lo que los hace fotosintéticamente independientes de la concentración de bicarbonato en el agua. No obstante, su limitada presencia en lagos alcalinos pudiera deberse, no tanto a su intolerancia a elevadas concentraciones de bicarbonato en el agua, sino probablemente a la intensa competencia por la luz y el espacio por parte de los elodeidos, que se benefician del aporte de bicarbonato para la fotosíntesis (Seddon, 1965; Farmer & Spence, 1986). La estructura que desarrollan estos últimos en la columna de agua les permite tolerar una mayor atenuación de la luz por fitoplancton y reducen la disponibilidad de luz para los isoétidos, cuyas hojas se sitúan más próximas al sedimento (Adams *et al.*, 1974; van der Bijl *et al.*, 1989).

La composición de plantas acuáticas en un lago también está influenciada por la transparencia, la cual se relaciona de forma inversa con el nivel trófico del lago (Vestergaard & Sand-Jensen, 2000). A medida que la transparencia del agua disminuye, la comunidad de macrófitos pasa de un dominio de especies sumergidas a un predominio de especies de hojas flotantes y emergentes, las cuales no se ven afectadas por la disminución de la disponibilidad de luz (Moss, 1988; Sand-Jensen, 1997; van den Berg *et al.*, 1999; Rodríguez *et al.*, 2003). La mayor disponibilidad de fósforo, que favoreció un aumento de clorofila *a* fitoplanctónica y un descenso de la transparencia, unido a un valor intermedio de acidez se identificaron como las causas del desplazamiento de los isoétidos y de los hidrófitos sumergidos y su sustitución por briófitos e hidrófitos de hojas flotantes, que son los dos grupos funcionales que caracterizan el tipo 4. Por otra parte, los briófitos se caracterizan por su aptitud para crecer en condiciones de intensidad luminosa baja (Riis & Sand-Jensen, 1997).

La identificación del fósforo como determinante de la tipología en los lagos y lagunas estudiados pudiera resultar sorprendente, dado que estos sistemas no están afectados o lo están mínimamente por la actividad humana. Habitualmente, el aumento de fósforo en un lago está relacionado con un incremento de la carga externa del mismo y es característico de los sistemas acuáticos localizados en paisajes muy afectados por las actividades humanas (Mäemets & Freiberg, 2004; Kagalou *et al.*, 2008). En nuestro estudio no sería esperable que la carga externa de fósforo pudiera ser el origen de los valores más elevados registrados en los lagos del tipo 4, por lo que se debe considerar el papel de los macrófitos como fuente de nutrientes. Los macrófitos acuáticos juegan un papel importante en el ciclo de nutrientes debido a las elevadas cantidades de biomasa que producen, así como a su capacidad para acumular grandes concentraciones de nutrientes (Clarke & Wharton, 2001; Abdo & Da Silva, 2002). La intensidad de la toma

de nutrientes a través de sus hojas y/o raíces, así como el lugar donde tiene lugar esta toma están entre los procesos que determinan el papel de los diferentes macrófitos en la dinámica de nutrientes (Pieczyńska, 1993). La concentración de nutrientes en el sedimento es generalmente varios órdenes de magnitud superior a la misma en el agua (Barko & Smart, 1980; Morris & Lajtha, 1986). Por ello, el sedimento es considerado como la fuente principal de nutrientes por parte de los macrófitos acuáticos (Prentki, 1979; Barko *et al.*, 1991; Barko & James, 1998) y la el agua como la fuente secundaria (Thiebaut & Muller, 2000).

Los helófitos y los hidrófitos de hojas flotantes obtienen principalmente sus nutrientes del sedimento; hecho que se ve favorecido por sus sistemas radiculares normalmente largos y bien desarrollados (Hutchinson, 1975; Granéli & Solander, 1988). Sin embargo, en el caso de los macrófitos sumergidos, diversos estudios han mostrado que la toma de nutrientes tiene lugar tanto desde el agua a través de las hojas, como desde el sustrato mediante las raíces (Bristow, 1975; Carignan, 1982). Este grupo funcional generalmente presenta raíces finas o, incluso, se trata de especies pseudo-enraizadas (Granéli & Solander, 1988). En estos casos, se ha visto que las plantas acuáticas obtienen la mayoría de sus nutrientes de la columna de agua (Thiebaut & Muller, 2000; Shilla *et al.*, 2006). Los lagos que conforman el tipo 4 se caracterizan por el dominio de hidrófitos de hojas flotantes. La biomasa aérea y subterránea que desarrolla este grupo funcional, al igual que los macrófitos emergentes, es mayor que en el caso de la vegetación sumergida (Granéli & Solander, 1988). La cobertura de los grupos funcionales helófitos e hidrófitos de hojas flotantes fue mayor en los lagos del tipo 4 que en el resto. Puesto que el sedimento se considera el principal lugar de almacenamiento de fósforo (Da Silva *et al.*, 1994; Shilla *et al.*, 2006), estos macrófitos pueden acumular grandes cantidades de este nutriente a lo largo de su crecimiento. Cuando mueren, comienza el proceso de descomposición, el cual libera de nuevo los nutrientes a la columna de agua, aumentando así su concentración en la misma (Howard-Williams & Allanson, 1981; Godshalk & Barko, 1985; Wetzel, 1996).

Las variables propuestas para la clasificación de lagos a nivel nacional (CEDEX y ORDEN ARM/2656/2008) difieren de las variables determinantes de la tipología en nuestro estudio. La litología, directamente relacionada con el pH del agua, emerge como el principal determinante de las diferencias en la composición macrofítica en los lagos y lagunas estudiados. Sin embargo, ni esta variable ni el ortofosfato son determinantes de los tipos de lagos en las mencionadas tipologías. Además, lagos incluidos en el mismo tipo debido a su composición de macrófitos se sitúan en diferentes tipos de acuerdo con los criterios abióticos. Esto implica que las variables y

límites seleccionados no son útiles a la hora de explicar la distribución natural de macrófitos en los lagos y lagunas de montaña estudiados. Por ejemplo, los tres miembros del tipo 1, claramente dominados por macrófitos sumergidos e identificados como lagos alcalinos y oligotróficos, quedan emplazados en tres tipos diferentes de acuerdo con las tipologías nacionales. Es importante tener en cuenta que la Directiva Marco del Agua indica que la validez de una tipología basada en factores abióticos debe derivar de su contraste con las comunidades biológicas (European Union, 2000).

Por todo lo expuesto en este estudio se sugiere que una tipología de lagos y lagunas de montaña en gran parte del cuadrante noroccidental de la Península Ibérica debería estar basada fundamentalmente en dos variables: pH, directamente relacionado con la litología sobre la que se asientan los sistemas palustres y contenido en ortofosfato. Los resultados obtenidos se consideran preliminares y, por tanto, se propone su validación posterior con otros sistemas acuáticos de referencia. Además, se recomienda el uso de grupos funcionales de macrófitos establecidos a partir de la fuente de carbono utilizada en fotosíntesis para la elaboración de la misma, puesto que los resultados obtenidos a partir de ellos fueron mejores que con el enfoque taxonómico. Además, el enfoque funcional puede evitar el ruido inherente a la distribución individual de las especies, ya que las especies individuales poseen distribuciones aleatorias que son balanceadas cuando se agrupan dentro del mismo grupo funcional. Asimismo, identificar el grupo funcional al que pertenece una especie es mucho más simple y rápido que su determinación taxonómica y la presencia de un grupo funcional se puede utilizar para predecir la existencia de rangos predefinidos de las variables ambientales. Todos estos aspectos resultan claramente ventajosos a la hora de abordar estudios de bioevaluación.

BIBLIOGRAFÍA

Abdo, M. S. A., Da Silva, C. J. (2002). *Nutrient stock in the aquatic macrophytes Eichhornia crassipes and Pistia stratiotes in the Pantanal, Brazil.* In: Neotropical Ecosystems, Proceedings of the German-Brazilian Workshop. R. Lieber, H. K. Bianchi, V. Boehm & C. Reisdorff (eds): 875-880. Hamburg 2000, GKSS-Geesthacht, Germany.

Adams, M.S., Titus, J., McCracken, M. (1974). *Depth distribution of photosynthetic activity in a Myriophyllum spicatum community in Lake Wingra.* Limnology and Oceanography, 19: 377-389.

Alahuhta, J., Vuori, K.-M., Luoto, M. (2011). *Land use, geomorphology and climate as environmental determinants of emergent aquatic macrophytes in boreal catchments.* Boreal Environmental Research, 16: 185-202.

Alahuhta, J., Kanninen, A., Hellsten, A., Vuori, K.-M., Kuoppala, M., Hämäläinen, H. (2013). *Environmental and spatial correlates of community composition, richness and status boreal macrophytes.* Ecological Indicators, 32: 172-181.

Alexander, P., Nielsen, D. L., Nias, D. (2008). *Response of wetland plant communities to inundation within floodplain landscapes.* Ecological Management & Restoration, 9: 187-195.

Arts, G.H.P., Roelofs, J.G.M., De Lyon, M.J.H. (1990). *Differential tolerances among soft-water macrophyte species to acidification.* Canadian Journal of Botany, 68: 2127-2134.

Barko, J. W., Smart, R. M. (1980). *Mobilization of sediment phosphorus by submerged freshwater macrophytes.* Freshwater Biology, 10: 229-238.

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., James, W. F. (1998). *Effects of submerged aquatic macrophytes on nutrient dynamics, sedimentation, and resuspension.* In: The structuring role of submerged macrophytes in Lakes. E. Jeppesen, M. Søndergaard, M. Søndergaard, K. Christoffersen (eds): 197-214. Springer. New York.

Barrett, R., Nielsen, D. L., Croome, R. (2010). *Associations between the plant communities of floodplain wetlands, water regime and wetland type.* River Research and Applications, 26: 866-876.

Bristow, J. W. (1975). *The structure and function of roots in aquatic vascular plants.* In: The Development and Function of Roots. J. G. Torrey & D. T. Clarkson (eds): 221-233. Academic Press. NY.

- Brix, H. (1990).** *Uptake and photosynthetic utilization of sediment-derived carbon by Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steudel.* Aquatic Botany, 38: 377-389.
- Brock, M., Nielsen, D. L., Shiel, R. J., Green, J. D., Langley, J. D. (2003).** *Drought and aquatic community resilience: the role of eggs and seed in sediments of temporary wetlands.* Freshwater Biology, 48: 1207-1218.
- Campbell, C. J., Johns, C. V., Nielsen, D. L. (2014).** *The value of plant functional groups in demonstrating and communicating vegetation responses to environmental flows.* Freshwater Biology, 59: 858-869.
- Carignan, R. (1982).** *An empirical model to estimate the relative importance of roots in phosphorus uptake by aquatic macrophytes.* Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 39: 243-247.
- CEDEX (2005).** *Caracterización de los tipos de ríos y lagos.* Versión 3.0. Centro de Estudios Hidrográficos del CEDEX. Madrid.
- Chappuis, E., Gacia, E., Ballesteros, E. (2014).** *Environmental factors explaining the distribution and diversity of vascular aquatic macrophytes in a highly heterogeneous Mediterranean region.* Aquatic Botany, 113: 72-82.
- Clarke, K.R. (1993).** *Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure.* Australian Journal of Ecology, 18: 117-143.
- Clarke, K.R., Gorley, R.N. (2001).** *PRIMER version 5.* PRIMER-E, Plymouth, UK.
- Clarke, J. S., Wharton, G. (2001).** *Sediment nutrient characteristics and aquatic macrophytes in lowland English rivers.* Science of The Total Environment, 266: 103-112.
- Coops, H., Boeters, R., Smith, H. (1991).** *Direct and indirect effects of wave attack on helophytes.* Aquatic Botany, 41: 333-352.
- 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.
- Coops, H., Vulink, J. T., van Nes, E. H. (2004).** *Managed water levels and the expansion of emergent vegetation along a lakeshore.* Limnologica, 34: 57-64.
- Da Silva, C. J., Walnut, F., Esteves, F. A. (1994).** *Chemical composition of the main species of aquatic macrophytes of the Lake Recreation, Pantanal Matogrossense (TM).* Revista Brasileira de Biologia, 54(4): 617-622.
- 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 31-08-1994).

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 (BOCyL 25-04-2001).

Demarcación Hidrográfica del Duero (2005). *Informe resumen de los artículos 5 y 6 de la Directiva Marco del Agua; Capítulo 2. Caracterización de la Demarcación Hidrográfica*. Versión 7.1. Ministerio de Medio Ambiente. Dirección General del Agua. 113 pp.

den Hartog, C., van der Velde, G. (1988). *Structural aspects of aquatic plant communities*. In: Symoens J.J. (ed.). *Vegetation of inland waters. Handbook of vegetation science*, vol. 15(1). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 113-153.

Duarte, C.M., Kalff, J. (1986). *Littoral slope as a predictor of the maximum biomass of submerged macrophyte communities*. *Limnology and Oceanography*, 31: 1072-1080.

EC, 2003. *WFD CIS Guidance Document N° 10. River and lakes - Typology, reference conditions and classification systems*. Office for Official Publications of the European Communities. Luxembourg. 87 pp.

European Union (2000). *Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council of 23 October 2000 establishing a framework for communities in the field of water policy*. Official Journal of the European Communities L 327/1, 22-12-2000.

Farmer, A.M., Spence, D.H.N. (1986). *The growth strategies and distribution of isoetids in Scottish freshwater lochs*. *Aquatic Botany*, 26: 247-258.

Free, G., Little, R., Tierney, D., Donnelly, K., Caroni, R. (2006). *A Reference Based Typology and Ecological Assessment System for Irish Lakes - Preliminary Investigations*. Environmental Protection Agency, Wexford. 51 pp.

Gacia, E., Ballesteros, E., Camarero, L., Delgado, O., Palau, A., Riera, J. L., Catalan, J. (1994). *Macrophytes from the lakes in the eastern Pyrenees: community composition and ordination in relation to environmental factors*. *Freshwater Biology*, 32: 73-81.

Gitay, H., Noble, I.R. (1997). *What are functional types and how should we seek them?* In: Smith, T.M., Shugart, H.H., Woodward, F.I. (eds.). *Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 3-19.

Godshalk, G. L., Barko, J. W. (1985). *Vegetative succession and decomposition in reservoirs*. In: *Microbial processes in reservoirs*. D. Gunnison (eds): 59-78. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. Netherlands.

González-Sagrario, M.A., Jeppesen, E., Gomá, J., Søndergaard, M, Jensen, J.P., Lauridsen, T., Landkildehus, F. (2005). *Does high nitrogen loading prevent clear-water*

conditions in shallow lakes at moderately high phosphorus concentrations? Freshwater Biology, 50: 27-41.

Grahn, O., Hultberg, H., Landner, L. (1974). *Oligotrophication - a self-accelerating process in lakes subjected to excessive supply of acid substances.* Ambio, 3: 93-94.

Granéli, W., Solander, D. (1988). *Influence of aquatic macrophytes on phosphorus cycling in lakes.* Hydrobiologia, 170: 245-266.

Gross, E. M., Hilt, S., Lombardo, P., Mulderij, G. (2007). *Searching for allelopathic effects of submerged macrophytes on phytoplankton –state of the art and open questions.* Hydrobiologia, 584: 77-88.

Håkanson, L., Jansson, M. (1983). *Principles of Lake Sedimentology.* Springer-Verlag, Berlin, 316 pp.

Hammer, Ø. (1999-2012). PAleontological STatistics (PAST), Version 2.14. Natural History Museum. University of Oslo.

Howard-Williams, C., Allanson, B. R. (1981). *Phosphorus cycling in a dense Potamogeton pectinatus L. bed.* Oecologia, 49: 56-66.

Hutchinson, G.E. (1975). *A Treatise on Limnology*, Vol. III: Limnological Botany. Wiley, New York.

Hyldgaard, B., Brix, H. (2011). *Plasticity in carbon acquisition of the heterophyllous Luronium natans: an endangered freshwater species in Europe.* Aquatic Botany, 94: 127-133.

Jackson, S.T., Charles, D.F. (1988). *Aquatic macrophytes in Adirondack New York lakes: patterns of species composition in relation to environment.* Canadian Journal of Botany, 66: 1449-1460.

Jones, L. I., Li, W., Maberly, S. C. (2003). *Area, altitude and aquatic plant diversity.* Ecography, 26: 411-420.

Kadano, Y. (1982). *Ocurrence of aquatic macrophytes in relation to pH, alkalinity, Ca₂₊, Cl⁻ and conductivity.* Japanese Journal of Ecology, 32: 39-44.

Kagalou, I., Papastergiadou, E., Leonardos, I. (2008). *Long term changes in the eutrophication process in a shallow Mediterranean lake ecosystem of W. Greece: Response after the reduction of external load.* Journal of Environmental Management, 87: 497-506.

Kolada, A. (2009). *The evaluation of biocenotic typology of Polish lakes using macrophyte community structure.* Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie, 30: 777-778.

- Kumar, S., Narain, S. (2010).** *Growth forms of macrophytes in Salona Tal and its adjoining wetlands of Uttar pradesh.* International Journal of Pharma and Bio Sciences, V1(2): 1-12.
- Lauridsen, T.L., Jensen, J.P., Jeppesen. E., Søndergaard, M. (2003).** *Response of submerged macrophytes in Danish lakes to nutrient loading reductions and biomanipulation.* Hydrobiologia, 506/509: 641-649.
- Liao, B. H., Wang, X. H. (2010).** *Plant functional group classifications and a generalized hierarchical framework of plant functional traits.* African Journal of Biotechnology, 9: 9208-9213.
- Maberly, S.C., Spence, D.H.N. (1983).** *Photosynthetic inorganic carbon use by freshwater plants.* Journal of Ecology, 71: 705-724.
- Madsen, T.V., Sand-Jensen, K. (1991).** *Photosynthetic carbon assimilation in aquatic macrophytes.* Aquatic Botany, 41: 5-40.
- Madsen, T. V., Olesen, B., Bagger, J. (2002).** *Carbon acquisition and carbon dynamics by aquatic isoetids.* Aquatic Botany, 73: 351-371.
- Mäemets, H., Freiberg, L. (2004).** *Characteristics of reed on lake Peipsi and the floristic consequences of their expansion.* Limnologia, 34: 83-89.
- Margalef, R. (1983).** *Algas del bentos y macrófitos.* En: Limnología. Ediciones Omega, S.A., Barcelona, pp. 405-478.
- Maristo, L. (1941).** *Die Seetypen Finnlands auf floristischer und vegetationsphysiognomischer Grundlage.* Annales Botanici Societatis Vanam, 15: 1-314.
- Morris, J. T., Lajtha, K. (1986).** *Decomposition and nutrient dynamics of litter from four species of freshwater emergent macrophytes.* Hydrobiologia, 131: 215-223.
- Moss, B. (1988).** *Ecology of Fresh Waters: Man and Medium.* 2nd edition, Blackwell Scientific, Oxford. 417 pp.
- Moyle, J.B. (1945).** *Some chemical factors influencing the distribution of aquatic plants in Minnesota.* American Midland Naturalist, 34: 402-420.
- Mulderij, G., Mooij, W. M., Smolders, A. J. P., van Donk, E. (2005).** *Allelopathic inhibition of phytoplankton by exudates from Stratiotes aloides.* Aquatic Botany, 82: 284-296.
- Mulderij, G., van Nes, E. H., van Donk, E. (2007).** *Macrophyte-phytoplankton interactions: the relative importance of allelopathy versus other factors.* Ecological Modelling, 204: 85-92.

Nõges, P., van de Bund, W., Cardoso, A.C., Solimini, A.G., Heiskanen, A-S. (2009). *Assessment of the ecological status of European surface waters: a work in progress.* Hydrobiologia, 633: 197-211.

ORDEN ARM/2656/2008, de 10 de septiembre, por la que se aprueba la instrucción de planificación hidrológica (BOE nº 229, 22-09-2008). Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino.

Pieczyńska, E. (1993). *Detritus and nutrient dynamics in the shore zone of lakes: a review.* Hydrobiologia, 251: 49-58.

Prentki, R.T., Adams, M.S., Carpenter, S.R., Gasith, A., Smith, C.S., Weiler, P.R. (1979). *The role of submersed weedbeds in internal loading and interception of allochthonous materials in Lake Wingra, Wisconsin, USA.* Archiv für Hydrobiologie Supplement, 57: 221-250.

Raun, A. L., Borum, J., Sand-Jensen, K. (2010). *Influence of sediment organic enrichment and water alkalinity on growth of aquatic isoetid and elodeid plants.* Freshwater Biology, 55: 1891-1904.

REFCOND (2003). *Guidance on establishing reference conditions and ecological status class boundaries for inland surface waters.* CIS Working Group 2-3. Final version. 86 pp.

Richardson, K., Griffiths, H., Reed, M.L., Raven, J.A., Griffiths, N.A. (1984). *Inorganic C assimilation in the isoetids Isoetes lacustris L. and Lobelia dortmanna L.* Oecologia, 61: 115-121.

Riis, T., Sand-Jensen, K. (1997). *Growth reconstruction and photosynthesis of aquatic mosses: influence of light, temperature and carbon dioxide at depth.* Journal of Ecology, 87: 359-372.

Rodríguez, C. F., Bécares, E., Fernández-Aláez, M. (2003). *Shift from clear to turbid phase in Lake Chozas (NW Spain) due to the introduction of American red swamp crayfish (Procambarus clarkii).* Hydrobiologia, 506-509: 421-426.

Sand-Jensen, K., Prahl, C., Stockholm, H. (1982). *Oxygen release from roots of submerged aquatic macrophytes.* Oikos, 38: 349-354.

Sand-Jensen, K., Gordon, D.M. (1984). *Differential ability of marine and freshwater macrophytes to utilize HCO_3^- and CO_2 .* Marine Biology, 80: 247-253.

Sand-Jensen, K., Gordon, D.M. (1986). *Variable HCO_3^- affinity of Elodea canadensis Michaux in response to different HCO_3^- and CO_2 concentrations during growth.* Oecologia, 70: 426-432.

- Sand-Jensen, K. (1987).** *Environmental control of bicarbonate use among freshwater and marine macrophytes*. In: Crawford, R.M.M. (ed.). *Plant Life in Aquatic and Amphibious Habitats*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 99-112.
- Sand-Jensen, K., Borum, J. (1991).** *Interactions among phytoplankton, periphyton, and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries*. *Aquatic Botany*, 41: 137-175.
- Sand-Jensen, K. (1997).** *Eutrophication and plant communities in Lake Fure during 100 years*. In: Sand-Jensen, K., Pedersen, O. (eds.). *Freshwater Biology: Priorities and Development in Danish Research*. Gad Publishers, Copenhagen, pp. 26-53.
- Schaumburg, J., Schranz, C., Hofmann, G., Stelzer, D., Schneider, S., Schmedtje, U. (2004).** *Macrophytes and phytobenthos as indicators of ecological status in German lakes - a contribution to the implementation of the Water Framework Directive*. *Limnologica*, 34: 302-314.
- Scheffer, M. (1998).** *Ecology of shallow lakes*. Chapman and Hall, London, U.K.
- Seddon, B. (1965).** *Occurrence of Isoetes echinospora in eutrophic lakes in Wales*. *Ecology*, 46: 747-748.
- Seddon, B. (1972).** *Aquatic macrophytes as limnological indicators*. *Freshwater Biology*, 2: 107-130.
- Shilla, D. A., Asaeda, T., Kian, S., Lalith, R., Manatunge, J. (2006).** *Phosphorus concentration in sediment, water and tissues of three submerged macrophytes of Myall Lake, Australia*. *Wetlands Ecology and Management*, 14: 549-558.
- Solbrig, O.T. (1993).** *Plant traits and adaptive strategies: Their role in ecosystem function*. In: Schulze E.-D., Mooney H.A. (eds.). *Biodiversity and Ecosystem Function*. Springer-Verlag, Heidelberg, pp. 97-116.
- Søndergaard, M., Sand-Jensen, K (1979).** *Carbon uptake by leaves and roots of Littorella uniflora (L.) Aschers*. *Aquatic Botany*, 6: 1-12.
- Søndergaard, M., Johansson, L.S., Lauridsen, T.L., Jørgensen, T.B., Liboriussen, L., Jeppesen, E., (2010).** *Submerged macrophytes as indicators of the ecological quality of lakes*. *Freshwater Biology*, 55: 893-908.
- Spence, D.H.N. (1982).** *The zonation of freshwater plants*. *Advances in Ecological Research*, 12: 37-125.
- Srivastava, D.S., Staicer, C., Freedman, B. (1995).** *Aquatic vegetation of Nova Scotian lakes differing in acidity and trophic status*. *Aquatic Botany*, 51: 181-196.

-
- ter Braak, C.J.F., Šmilauer, P. (2002).** *CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User`s guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5)*. Ithaca, NY, USA. Microcomputer Power.
- Thiebaut, G., Muller, S. (2000).** *Linking phosphorus pools of water, sediment and macrophytes in running waters*. *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology*, 39(4): 307-316.
- Toivonen, H., Huttunen, P. (1995).** *Aquatic macrophytes and ecological gradients in 57 small lakes in southern Finland*. *Aquatic Botany*, 51: 197-221.
- van den Berg, M.S., Scheffer, M., van Nes, E., Coops, H. (1999).** *Dynamics and stability of Chara sp. and Potamogeton pectinatus in a shallow lake changing in eutrophication level*. *Hydrobiologia* 408/409: 335-342.
- van der Bijl, L., Sand-Jensen, K., Hjermand, A.L. (1989).** *Photosynthesis and canopy structure of a submerged plant, Potamogeton pectinatus, in a Danish lowland stream*. *Journal of Ecology*, 77: 947-962.
- van de Bund, W., Solimini, A.G. (2006).** *Ecological quality ratios for ecological quality assessment in inland and marine waters*. REBECCA Deliverable 10. Institute for Environment and Sustainability. European Communities. 22 pp.
- Vestergaard, O., Sand-Jensen, K. (2000).** *Alkalinity and trophic state regulate aquatic plant distribution in Danish lakes*. *Aquatic Botany*, 67: 85-107.
- Weiß, C.H. (2007).** StatSoft Inc. STATISTICA version 8.0.
- Wetzel, R.G. (1983).** *Limnology*. Saunders College Publishing, Philadelphia. 767 pp.
- Wetzel, R.G. (1996).** *Benthic algae and nutrient cycling in lentic freshwater ecosystems*. In: *Algal ecology in freshwater benthic ecosystems*. R. J. Stevenson, M. L. Bothwell, R. L. Lowe (eds): 641-669. Academic Press. San Diego.
- Wetzel, R. G. (2001).** *Limnology: Lake and River Ecosystems*. Academic Press, Philadelphia. USA.
- Wium-Andersen, S. (1971).** *Photosynthetic uptake of free CO₂ by the roots of Lobelia dortmanna*. *Physiologica Plantarum*, 25: 245-248.

CAPÍTULO 7. EL PAPEL DE LOS MACRÓFITOS
EN EL ESTABLECIMIENTO DE MICROHÁBITATS
Y SU INFLUENCIA SOBRE LAS COMUNIDADES
DE ZOOPLANCTON

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN.....	173
METODOLOGÍA.....	176
1. Selección de las zonas de muestreo.....	176
2. Recogida de muestras	179
a) Áreas de muestreo con vegetación.....	179
b) Áreas de muestreo sin vegetación.....	181
3. Procesado de las muestras.....	182
4. Tratamiento de datos.....	183
RESULTADOS: LAGO ISOBA.....	186
1. Evolución temporal de las variables físico-químicas y del perifiton.....	186
2. Evolución temporal de la biomasa de los macrófitos.....	192
3. Diferencias de hábitats en función de las características químicas.....	193
4. Composición funcional de la comunidad zooplanctónica del lago Isoba y de los hábitats dominantes.....	197
5. Comunidad de rotíferos.....	203
RESULTADOS: LAGUNA GRANDE DE BABIA.....	210
1. Evolución temporal de las variables físico-químicas y del perifiton.....	210
2. Evolución temporal de la biomasa de los macrófitos.....	217
3. Diferencias de hábitats en función de las características químicas.....	218
4. Composición funcional de la comunidad zooplanctónica del lago Isoba y de los hábitats dominantes.....	221
5. Comunidad de rotíferos.....	227
DISCUSIÓN.....	234
BIBLIOGRAFÍA.....	244

INTRODUCCIÓN

Los macrófitos acuáticos desempeñan un papel clave en los ecosistemas lacustres. Por un lado, están fuertemente influenciados por las condiciones abióticas y bióticas, en sentido amplio, del ecosistema en el que se desarrollan. La combinación de tales factores, entre los que se encuentran, por ejemplo, la geomorfología, las condiciones climáticas o las interacciones con otros organismos acuáticos (Sculthorpe, 1967; Hutchinson, 1975), determinan la composición taxonómica, así como su distribución y abundancia (Feldmann, 2012). Por otro lado, los macrófitos ejercen su propia influencia sobre el ambiente del lago y el resto de componentes bióticos del mismo (Carpenter & Lodge, 1986; Engel, 1988). La capacidad de los macrófitos para aportar un sustrato para la colonización de algas e invertebrados (Schramm et al., 1987), para modificar condiciones limnológicas como la química del agua y del sedimento (Carpenter & Gasith, 1978; Prentki et al., 1979; Jaynes & Carpenter, 1986), para influir sobre los ciclos biogeoquímicos y la productividad (Carpenter, 1980, 1983; Cattaneo & Kalff, 1980; Wetzel, 1990) y las interacciones bióticas (Crowder & Cooper, 1982; Heck & Crowder, 1991; Schriver et al., 1995) están bien reconocidas.

El papel que ejercen los diferentes macrófitos en el ecosistema lacustre depende de la especie y la forma de crecimiento. En este sentido, se considera que los macrófitos emergentes y de hojas flotantes presentes en la zona litoral de un lago pueden modificar la hidrodinámica del mismo, por ejemplo, amortiguando la acción de las olas y frenando las corrientes de agua (Fonseca et al., 1982; Gregg & Rose, 1982; Madsen & Wrancke, 1983). Por su parte, la vegetación sumergida puede modificar los flujos de nutrientes entre la columna de agua y el sedimento (Sand-Jensen & Borum, 1991; Horppila & Nurminen, 2001), así como crear una estructura compleja en la columna de agua que afecta a la penetración de luz (Binzer & Sand-Jensen, 2006) y servir de refugio para el zooplancton y pequeños peces frente a sus depredadores (Mittelbach & Osenberg, 1993; Persson, 1993; Persson & Eklöv, 1995). Además, los macrófitos pueden ser un recurso nutricional para otros organismos acuáticos, bien a través de sus propios tejidos (Kornijów, 1996; Lodge et al., 1998), bien a través de las algas perifíticas que se desarrollan sobre ellos, especialmente sobre los macrófitos sumergidos (Jones et al., 1998; Brönmark & Vermaat, 1998).

Por todo ello, se considera que las plantas acuáticas constituyen el principal factor determinante de la diversidad y estructura del resto de comunidades bióticas, aportando una superficie diversa y estacionalmente variable para su colonización y alimentación, así como determinando una variabilidad espacial y temporal de las

variables físico-químicas del agua como resultado de actividades propias de las plantas como la fotosíntesis o la descomposición de sus partes senescentes (Dvorak, 1970; Vitt & Bayley, 1984). Entre los organismos que encuentran un hábitat propicio en los lechos de macrófitos se encuentra el zooplancton. Las áreas cubiertas por macrófitos sostienen una variedad de especies zooplanctónicas asociadas al litoral, además de proporcionar un refugio espacial para las especies pelágicas (Gliwicz & Rybak, 1976; Kairesalo et al., 1998). El zooplancton generalmente está presente en un mayor número en el interior o en el borde de los macrófitos que en el agua libre de vegetación (Cazzanelli et al., 2008). A diferencia del agua libre, los macrófitos crean un ambiente más heterogéneo, aportando una mayor diversidad de nichos disponibles para el zooplancton (Havens, 1991; Duggan et al., 1998), así como un aumento de la variabilidad de las características físicas y químicas del agua en los diferentes stands de macrófitos (Lansac-Tôha et al., 2004).

El tipo y la abundancia de macrófitos cambian en un gradiente que va desde la orilla hasta el agua más profunda, formando, consecuentemente, diferentes microhábitats. Este gradiente de vegetación proporciona variabilidad estructural que afecta directamente a la composición de la comunidad del zooplancton, como consecuencia de cambios en la estructura espacial y morfológica de los diferentes macrófitos (Downing & Cyr, 1986; Walsh, 1995; Bozkurt & Guven, 2009). Diversos estudios han mostrado que las diferencias entre tipos de macrófito en parámetros tales como la biomasa, densidad, longitud del tallo, distribución espacial o complejidad estructural generan diferencias en la comunidad de zooplancton que habita cada macrófito en particular (Downing & Cyr, 1986; Walsh, 1995; Scheffer, 2001; Kuczynska-Kippen, 2006, 2007). Con el aumento de la complejidad estructural del mosaico vegetal se observa una mayor creación de nichos ecológicos favoreciendo así el desarrollo de las comunidades de zooplancton (Krebs, 2001; Kuczynska-Kippen & Nagengast, 2006). Además del aumento de complejidad estructural, la modificación por parte de los macrófitos de parámetros limnológicos de su entorno como la concentración de clorofila *a*, el pH, la cantidad de oxígeno disuelto, la temperatura o la concentración de fósforo, pueden afectar de forma indirecta al zooplancton (Basu et al., 2000; Kuczynska-Kippen & Nagengast, 2006; Messyas & Kuczynska-Kippen, 2006; Kuczynska-Kippen, 2007).

Se espera, por tanto, que los diferentes tipos de macrófitos alberguen diferentes comunidades de zooplancton, derivadas de las preferencias mostradas por este grupo de organismos en relación a las diferentes formas de crecimiento, así como a cambios asociados a las propiedades físico-químicas del agua, recursos alimentarios y refugio

ante depredadores que determinan los hábitats con vegetación. Por ello, el objetivo de este estudio fue comparar el papel de las diferentes formas de crecimiento de los macrófitos (especies emergentes, hidrófitos de hojas flotantes e hidrófitos sumergidos) y del agua libre de vegetación en la creación de hábitats diferenciados en cuanto a sus características ambientales, incluyendo hidroquímica y variables asociadas al desarrollo de perifiton, en dos lagos de montaña de la provincia de León, el lago Isoba y la laguna Grande de Babia. Se valora además la influencia de las diferentes formas de crecimiento de los macrófitos sobre la composición y estructura de la comunidad de zooplancton.

METODOLOGÍA

1. Selección de las zonas de muestreo

Para la realización de este capítulo se seleccionaron dos lagos de montaña de la provincia de León, el lago Isoba y la laguna Grande de Babia, en los que están representadas las tres formas principales de crecimiento de los macrófitos: especies emergentes, hidrófitos de hojas flotantes e hidrófitos sumergidos. A continuación se indican las especies dominantes en cada una de las comunidades identificadas en cada lago.

1. Lago Isoba

- *Carex rostrata*: especie emergente.
- *Potamogeton natans*: hidrófito de hojas flotantes.
- *Myriophyllum alterniflorum*: hidrófito sumergido.

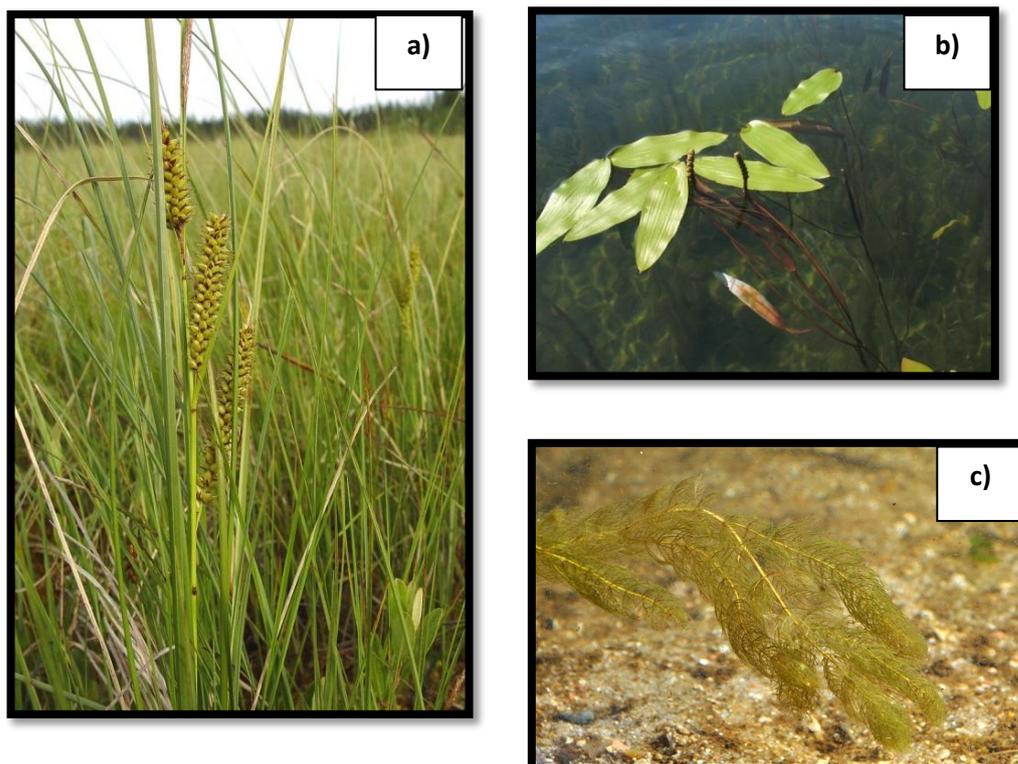


Figura 7.1. Especies dominantes en el lago Isoba. a) *Carex rostrata*; b) *Potamogeton natans*; c) *Myriophyllum alterniflorum*.

2. Laguna Grande de Babia

- *Glyceria fluitans*: especie emergente.
- *Ranunculus peltatus*: hidrófito de hojas flotantes.
- *Polygonum amphibium*: hidrófito de hojas flotantes.
- *Myriophyllum spicatum*: hidrófito sumergido.



Figura 7.2. Especies dominantes en la laguna Grande de Babia. a) *Glyceria fluitans*; b) *Ranunculus peltatus*; c) *Polygonum amphibium*; d) *Myriophyllum spicatum*

Se realizaron un total de seis muestreos en cada lago, entre los meses de junio y octubre del año 2009, coincidentes con el periodo de máximo crecimiento de la vegetación. A continuación se indican las fechas en las que tuvieron lugar dichos muestreos:

MUESTREO	ISOBA	GRANDE DE BABIA
1	26/06/09	06/07/09
2	20/07/09	24/07/09
3	02/08/09	06/08/09
4	14/08/09	19/08/09
5	25/09/09	04/09/09
6	14/10/09	22/09/09

En cada lago se fijaron diferentes zonas de muestreo, coincidentes con las comunidades vegetales dominantes, además de una zona de agua libre de vegetación, y en cada una de ellas se seleccionaron aleatoriamente tres puntos de muestreo con coberturas similares de cada especie. Debido a las altas temperaturas alcanzadas durante los meses de verano, se registró un descenso marcado del volumen de agua en los lagos, que afectó especialmente a los macrófitos dispuestos en la zona litoral de los mismos. Por ello, en los últimos muestreos no fue posible recoger datos en todos los hábitats. A continuación se indican los hábitats estudiados en cada muestreo.

ISOBA	<i>C. rostrata</i>	<i>P. natans</i>	<i>M. alterniflorum</i>	Agua libre
MUESTREO 1	*	*	*	*
MUESTREO 2	*	*	*	*
MUESTREO 3	*	*	*	*
MUESTREO 4	*	*	*	*
MUESTREO 5		*	*	*
MUESTREO 6		*	*	*

BABIA	<i>G. fluitans</i>	<i>R. peltatus</i>	<i>P. amphibium</i>	<i>M. spicatum</i>	Agua libre
MUESTREO 1	*	*	*	*	*
MUESTREO 2	*	*	*	*	*
MUESTREO 3	*	*	*	*	*
MUESTREO 4		*	*	*	*
MUESTREO 5				*	*
MUESTREO 6				*	*

2. Recogida de muestras

En los hábitats dominados por los macrófitos se recogieron datos referentes a las variables físico-químicas del agua, a la biomasa de la vegetación, a la abundancia del zooplancton y a las variables relacionadas con el perifiton. En el caso de las áreas de agua libre sin vegetación, se recogieron datos sobre las variables físico-químicas del agua y sobre la abundancia de zooplancton. Debido a las diferencias de profundidad entre los dos lagos, en Isoba, donde la profundidad máxima es de 8 m, se establecieron dos zonas de muestreo dentro del agua libre de vegetación, denominadas *agua libre superficial*, con muestras recogidas próximas a la superficie de la lámina de agua, y *agua libre profunda*, a 5 m, aproximadamente. En cambio, en la laguna Grande de Babia, donde la profundidad máxima es de se tomó una única muestra a 2 m profundidad aproximadamente.

a) Áreas de muestreo con vegetación

- ***Variables medidas en el agua***

En cada zona de muestreo se tomó una muestra integrada de agua, constituida por submuestras recogidas con un corer de metacrilato de 1 m. de longitud y 6 cm. de diámetro, en los tres puntos de muestreo. A partir de esta muestra se determinaron en el laboratorio la alcalinidad, la clorofila *a* del fitoplancton, los nutrientes (nitrógeno total, nitrato, fósforo total, ortofosfato) y carbono orgánico disuelto. El protocolo de determinación de estas variables se ha indicado en el *Capítulo 3* (Metodología).

Además, se realizó una medición directa en el campo del pH, conductividad, oxígeno y temperatura.

- **Vegetación**

En cada punto de muestreo se determinó la biomasa de la especie dominante. Para ello, se cortó a nivel de suelo el material contenido en una unidad cuadrada de 0,25 m de lado. Las muestras fueron lavadas para eliminar restos de sedimento y epífitos y a continuación se pesaron para determinar el peso fresco. Se secaron en estufa a 60 °C hasta peso constante y se pesaron de nuevo. La biomasa aérea fue estimada como peso seco por unidad de superficie.

- **Zooplankton**

Para la recogida de las muestras de zooplankton se removió ligeramente la vegetación, facilitando así que se desprendieran los individuos adheridos a la misma. A continuación y utilizando un corer de metacrilato de 1 m de longitud y 6 cm de diámetro se recogió un volumen variable de agua en función del nivel de turbidez de la misma. El agua se filtró a través de dos tipos de filtro; uno de 50 µm con el que se recogía el zooplankton de mayor tamaño (copépodos y cladóceros), y otro de 25 µm, que permitió seleccionar los individuos más pequeños (rotíferos). Para recoger los crustáceos se filtraron en Isoba volúmenes comprendidos entre 2 y 20 litros, y entre 4 y 16 litros en Babia. En el caso de los rotíferos, los volúmenes oscilaron entre 1 y 10 litros en Isoba, y entre 2 y 10 litros en Babia.

Posteriormente, cada filtro se introdujo en un tubo Falcon con unos 15 ml de agua del lago filtrada. Las muestras de agua se fijaron con 2 ml formol al 40%, añadiendo previamente unos 20 ml de agua carbonatada.

- **Perifiton**

Para el muestreo del perifiton asociado a los macrófitos emergentes se seleccionaron en torno a 5 pies de planta, cuyos tallos se introdujeron en un corer de metacrilato de 1 m de longitud y 6 cm de diámetro, procediéndose a continuación a cortarlos desde la superficie hasta 10 cm por debajo de la misma. En el caso de los hidrófitos se utilizó un muestreador Kornijow para plantas sumergidas, con el que se recogieron aproximadamente 10 porciones de planta. En ambos casos se introdujo el material en un frasco de plástico de 1 litro al que se le añadió agua destilada.

En el laboratorio se añadió agua destilada a las muestras hasta completar el volumen del frasco y se agitaron suavemente para eliminar el perifiton de la planta. De cada muestra se obtuvieron las siguientes submuestras:

- 200 ml que se utilizaron para la determinación de las concentraciones de clorofila *a* y feopigmentos
- 200 ml que se filtraron a través de filtros GF/C para la determinación de los sólidos en suspensión totales (SST) y los sólidos en suspensión volátiles (SSV).
- 100 ml que se filtraron a través de filtros de 25 µm, para recoger el zooplancton asociado a las plantas.

Los SST (mg/l) fueron estimados por la diferencia del peso de los filtros antes (P_0) y después (P_1) de la filtración del volumen de muestra (V) y el posterior secado a 105 °C durante un mínimo de 8 horas. Para la estimación de los SSV se quemó la materia orgánica de los filtros en una estufa mufla a 550 °C durante 2 horas y se tomó nota del peso tras este tratamiento (P_2). Los resultados se obtuvieron aplicando las siguientes ecuaciones (APHA, 1989):

$$\text{SST} = (P_1 - P_0) / V \times 10^6$$

$$\text{SSV} = (P_2 - P_1) / V \times 10^6$$

Las plantas se secaron en la estufa a 105 °C, hasta peso constante, para calcular su biomasa y referir los resultados correspondientes al perifiton a la biomasa vegetal.

b) Áreas de muestreo sin vegetación

- **Variables físico-químicas**

El procedimiento seguido para la toma de muestras de agua en las zonas sin vegetación fue el mismo que en las áreas con macrófitos, utilizando en este caso una botella de tipo *Van Dorn*. El protocolo de determinación de las variables físico-químicas se ha indicado en el *Capítulo 3* (Metodología).

- **Zooplancton**

En las áreas sin vegetación se tomaron un total de cuatro muestras de zooplancton; dos de ellas superficiales, a 50 cm de profundidad aproximadamente, y otras dos profundas (a aproximadamente 5 y 2 metros de profundidad en el lago Isoba y en la laguna Grande de Babia, respectivamente). En cada profundidad, una de las muestras se filtró a través de un filtro de 25 µm, que se destinó a la recogida de rotíferos, y otra a través de uno de 50 µm, para la recogida de los crustáceos. El volumen de agua filtrado dependió de la densidad de zooplancton y del resto de

partículas disueltas en el agua, para evitar la obturación del filtro. En el caso de los rotíferos, en Isoba se filtraron volúmenes comprendidos entre 10 y 18 litros, y en Babia entre 2 y 16 litros, mientras que para recoger cladóceros y copépodos, los volúmenes oscilaron entre 6 y 22 litros en Babia y entre 4 y 22 litros en Babia.

Una vez recogido el zooplancton, los filtros se introdujeron en tubos Falcon con unos 15 ml de agua del lago filtrada. Para su fijación se añadieron unos 20 ml de agua carbonatada y 2 ml de formol al 40%.

3. Procesado de las muestras de zooplancton

Para el estudio de la comunidad de zooplancton se seleccionaron las muestras correspondientes al muestreo 3 en cada uno de los lagos, con objeto de tener datos relativos a todas las especies de macrófitos.

Previamente a la identificación del zooplancton se requiere la limpieza de las muestras. Para ello, el contenido de los tubos Falcon, tanto el filtro como la parte líquida, se vierte en un vaso de precipitados. El filtro se limpia con una pequeña cantidad de formol para que se desprenda del mismo el zooplancton recogido, el cual se vierte también en el vaso de precipitados. El líquido recogido en el vaso se introduce de nuevo en el tubo Falcon, donde se deja decantar durante un día con objeto de concentrar la muestra. Una vez decantada, se retira el líquido sobrenadante, constituyendo el volumen restante la muestra a determinar. Este volumen final es lo que se conoce como **volumen muestra (ml)**.

Para la determinación de cladóceros y copépodos el volumen total de la muestra contenida en el Falcon se identificó utilizando la lupa binocular. En el caso de los rotíferos, un volumen variable fue identificado en el microscopio óptico. El volumen en este caso dependió de la abundancia de la muestra, puesto que se deben identificar como mínimo 100 individuos del género más abundante. El volumen utilizado para la identificación, tanto en la lupa como en el microscopio, se anota como **volumen de submuestra (ml)**.

La abundancia de zooplancton se expresa en individuos/litro. Ésta se calcula utilizando la siguiente expresión:

$$\frac{\text{Nº de individuos recontados}}{\text{Vol. submuestra (ml)}} \times \frac{\text{Vol. muestra (ml)}}{\text{Litros filtrados (l)}} = \text{Individuos/litro.}$$

El nivel taxonómico de identificación difirió entre los tres grandes grupos del zooplancton. Los *rotíferos* fueron identificados a nivel de género, los *cladóceros* en función de su tamaño en cladóceros pequeños (individuos de menos de 500 μm) y cladóceros grandes (individuos de más de 500 μm), y los *copépodos* en los órdenes Calanoida, Cyclopoida y Harpacticoida.

Para la identificación de los géneros de rotíferos se utilizaron las siguientes claves: Rotifères. Introduction pratique a la systematique des organismes des eaux continentales françaises (Pourriot & Francez, 1986) y Rotatoria (Koste, 1978).

4. Tratamiento de datos

El tratamiento de datos se dividió en dos partes. En primer lugar se analizaron las diferencias entre cada hábitat a nivel de las variables físico-químicas del agua, la biomasa de los macrófitos, y las variables relacionadas con el perifiton. En segundo lugar, se estudió la comunidad del zooplancton.

❖ **Variables físico-químicas, perifiton y biomasa**

En aquellas variables en las que no se pudo disponer de algún valor a lo largo de la serie temporal, se sustituyó éste por el valor de la mediana.

Se calculó el Índice de Autótrofos con los datos del perifiton aplicando la siguiente fórmula:

$$\text{IA} = \text{SSV} / \text{clorofila } a \text{ del perifiton}$$

En primer lugar, se estudió de manera gráfica la evolución temporal de las variables físico-químicas, las relacionadas con el perifiton y la biomasa, en los diferentes hábitats identificados en cada lago durante los 6 muestreos. Se comparó tal evolución en las áreas con vegetación de manera conjunta frente al agua libre, por un lado, y teniendo en cuenta las diferentes especies de macrófitos, por otro.

Con objeto de analizar las diferencias existentes entre hábitats en función de las características físico-químicas del agua y las relacionadas con el perifiton, se realizaron dos Análisis de Componentes Principales (ACP) en cada lago. Esta técnica estadística se utiliza para reducir la dimensionalidad de un conjunto de datos, encontrando variables hipotéticas (componentes) que explican la mayor varianza posible de los datos multivariantes (Davis, 1986; Harper, 1999). Para el primero de los ACP se tomaron los

datos de las variables físico-químicas medidas en el agua en los hábitats dominados por los macrófitos y en el agua libre. Se repitió el análisis prescindiendo de las muestras recogidas en las áreas sin vegetación y añadiendo las variables medidas en el perifiton.

Además, los datos incluidos en los ACP se analizaron mediante un análisis de similitud (ANOSIM: ANalysis Of SIMilarities). Se trata de un test no paramétrico que comprueba las diferencias significativas entre dos o más grupos, basándose en una medida de distancia (Clarke, 1993). En este caso, al tratarse de variables ambientales, se optó por utilizar la distancia euclídea. En este análisis, se obtiene el estadístico R, que es una medida absoluta de la distancia entre grupos (Clarke, 1993).

Previamente a la realización de estos dos análisis, ACP y ANOSIM, las variables fueron transformadas mediante el cálculo del logaritmo de las mismas, ya que estaban expresadas en diferentes unidades, variando en ocasiones en varios órdenes de magnitud y además no presentaban una distribución normal.

❖ **Comunidad de zooplancton**

En primer lugar, se calcularon las abundancias absolutas y relativas de los diferentes grupos de zooplancton (rotíferos, cladóceros < 500µm, cladóceros > 500µm y copépodos), así como su distribución en los diferentes hábitats, y se representaron de manera gráfica.

Con objeto de identificar los hábitats más similares entre sí en función de la comunidad de zooplancton que albergaban, se realizó un análisis de agrupación (análisis cluster) con los datos de abundancia de los diferentes grupos de zooplancton en cada uno de los hábitats estudiados, utilizando como medida de similitud el índice de Bray-Curtis. Además, se llevó a cabo un análisis SIMPER (*SIMilarity of PERcentages analysis*) con nivel de corte del 90% para detectar los grupos de zooplancton que contribuían más a la diferenciación entre hábitats.

Con el fin de explorar la existencia posibles diferencias significativas entre las comunidades zooplanctónicas ligadas a los diferentes hábitats se utilizaron modelos lineales generalizados (GLM), utilizando como variable dependiente (respuesta) las abundancias de los grupos zooplanctónicos. Se utilizaron modelos lineales generalizados como alternativa al ANOVA como consecuencia del incumplimiento por parte de la variable dependiente de los supuestos del análisis de la varianza (normalidad y homogeneidad de varianzas). En el caso de las abundancias de rotíferos, cladóceros < 500 µm y copépodos se elaboraron modelos con una distribución de errores tipo Poisson y una función de vínculo logarítmica. Se utilizó el criterio de

información de Akaike (AIC) para seleccionar el mejor modelo. Sin embargo, en el caso de la abundancia de cladóceros $> 500 \mu\text{m}$, para compensar la sobredispersión de los datos se elaboró un modelo con una distribución de error quasipoisson, que utiliza una función de vínculo logarítmica. La selección del mejor modelo se llevó a cabo considerando el porcentaje de devianza explicada por el mismo, que se obtiene al comparar la devianza del modelo nulo con la devianza residual.

Debido a la gran abundancia de rotíferos identificados se realizó un análisis más pormenorizado de la composición y estructura de sus comunidades en cada hábitat. En primer lugar, se calcularon las abundancias absolutas y relativas de cada uno de los géneros en relación al total de géneros identificados, así como su abundancia relativa en cada uno de los hábitats estudiados. En segundo lugar para establecer una ordenación de los hábitats de cada lago en función de la comunidad de rotíferos se realizó un DCA (Detrended Correspondence Analysis), utilizando la opción de dar menos peso a las especies raras.

Por último, el análisis de la estructura de la comunidad de rotíferos se llevó a cabo mediante el cálculo de la riqueza (número de géneros), abundancia total, diversidad (índice de Shannon-Weaver) y uniformidad. Para visualizar las diferencias de estas características estructurales entre hábitats se elaboraron gráficos de tipo box-plot.

Los paquetes estadístico empleados para realizar los análisis fueron PAST v.2.14 (Hammer, 1999-2012) para el análisis de agrupación, ANOSIM y SIMPER; STATISTICA v.8 (Weiß, 2007) para los Box-plot; Canoco for Windows 4.5 (ter Braak & Šmilauer, 2002) en el caso del ACP y el DCA; y R versión 3.1.2. R en el caso del GLM.

RESULTADOS: LAGO ISOBA

1. Evolución temporal de las variables físico-químicas y del perifiton

1.1. Hábitats con y sin macrófitos

Al considerar los valores de las variables físico-químicas del agua en los tres hábitats con vegetación del lago Isoba (CV) y compararlos con los obtenidos en el área sin vegetación (SV), la variable en la que se detectaron las mayores diferencias fue la clorofila *a* del fitoplancton. Durante todo el período de estudio, el valor de la misma en las zonas del lago ocupadas por macrófitos fue mayor que en el agua libre, especialmente durante los cuatro primeros muestreos, con valores en torno a los 20-23 $\mu\text{g/l}$. Sin embargo, la variabilidad entre formas de crecimiento fue notable, tal y como refleja la desviación estándar. A partir de septiembre la concentración de clorofila *a* del fitoplancton descendió, acercándose a los valores registrados en las áreas sin macrófitos, las cuales se mantuvieron durante todo el estudio en valores alrededor de 5 $\mu\text{g/l}$ (Figura 7.3).

Del resto de variables, solo las concentraciones de los nutrientes totales y del ortofosfato mostraron ligeras diferencias entre las zonas con y sin vegetación. En el resto de variables, los valores registrados en ambas zonas fueron muy parecidos, con evoluciones temporales similares en la mayoría de los casos. El contenido en nutrientes, totales y disueltos, fue ligeramente superior en los hábitats creados por los macrófitos, a excepción del nitrato, con valores muy similares a los del agua sin vegetación. Tanto nitrato como nitrógeno total presentaron sus concentraciones más altas en el primer muestreo. Las concentraciones de nitrato se aproximaron a cero durante el resto del estudio, mientras que el nitrógeno total en las áreas sin macrófitos presentó valores en torno a 0,5 mg/l a partir del segundo muestreo. El descenso en la concentración de este nutriente en los hábitats creados por la vegetación fue progresivo hasta alcanzar valores similares a los del agua libre de vegetación. La menor concentración de ortofosfato se registró en los meses de junio y julio, aumentando progresivamente a continuación hasta alcanzar un máximo en torno a 14 $\mu\text{g/l}$ en las áreas sin vegetación en agosto y de 20 $\mu\text{g/l}$ en septiembre en los hábitats creados por los macrófitos. Sin embargo, en octubre se produjo una disminución hasta valores próximos a los iniciales. En cuanto al fósforo total, las concentraciones en las zonas libres de vegetación oscilaron entre 10 y 20 $\mu\text{g/l}$ en todo el periodo de estudio, mientras que en las áreas ocupadas por macrófitos los valores más bajos, cercano a 20 $\mu\text{g/l}$ se midieron al comienzo y final de dicho periodo, y el máximo, en torno a 38 $\mu\text{g/l}$, se

alcanzó a comienzos de agosto. La temperatura y el % de saturación de oxígeno mostraron una tendencia claramente descendente a lo largo del periodo de estudio. La primera de las variables comenzó con valores en torno a los 20 °C, finalizando por debajo de 15 °C, mientras que el % de saturación de oxígeno descendió del 140 al 100%. Conductividad, pH y alcalinidad se mantuvieron prácticamente constantes durante todo el estudio, oscilando la primera de ellas entre 170-175 $\mu\text{S}/\text{cm}$, el pH entre 8,5 y 9 y la alcalinidad entre 1 y 1,1 meq/l. El contenido de carbono orgánico disuelto fue ligeramente superior en los hábitats creados por la vegetación durante todo el estudio, a excepción del cuarto muestreo. Esta variable no mostró una tendencia clara, sino que fluctuó entre 4-7 y 5-7 mg/l, aproximadamente, en las zonas sin y con vegetación, respectivamente (Figura 7.3).

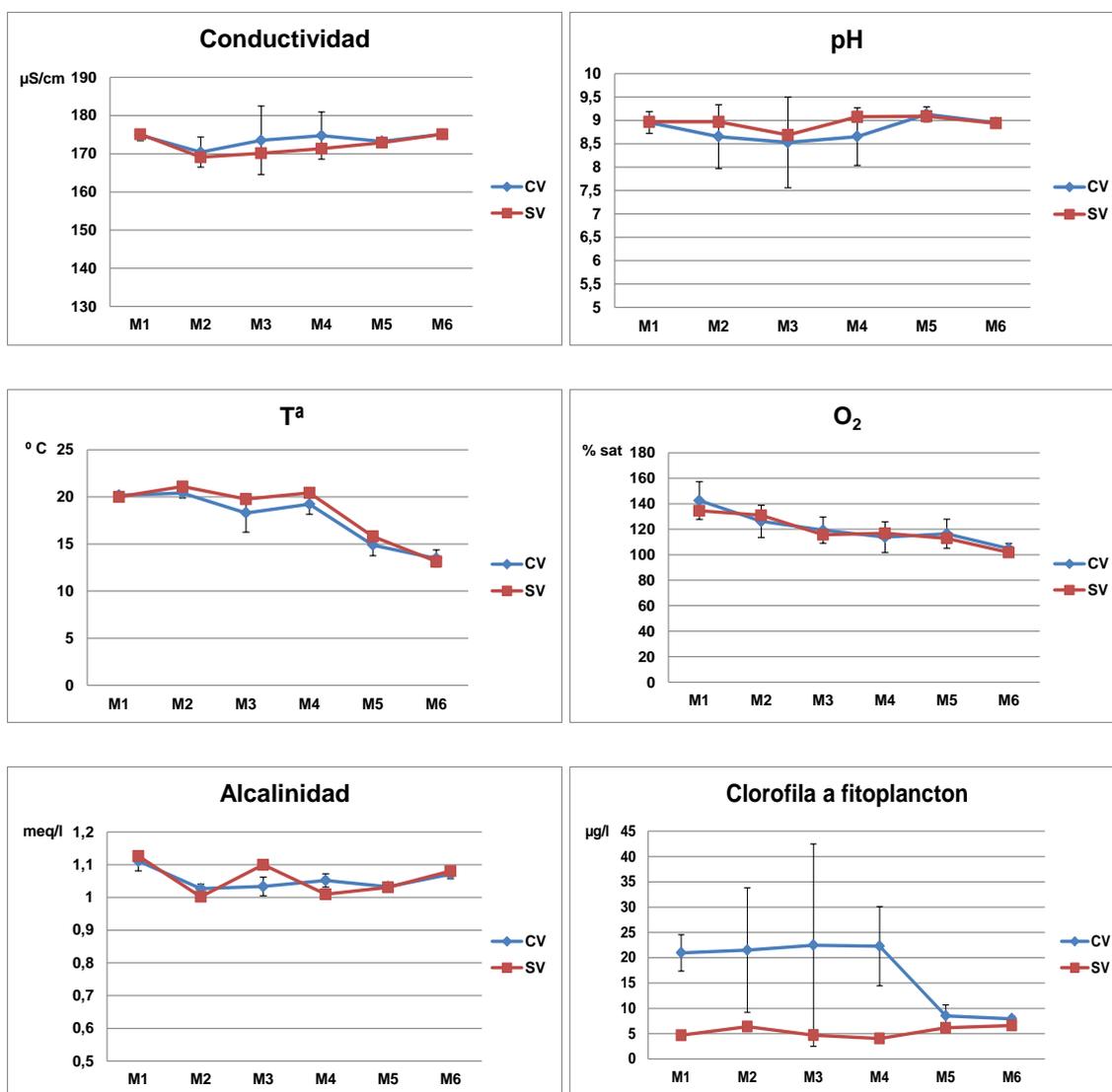


Figura 7.3. Evolución temporal de las variables físico-químicas en las áreas con vegetación (CV) y sin vegetación (SV) en el lago Isoba.

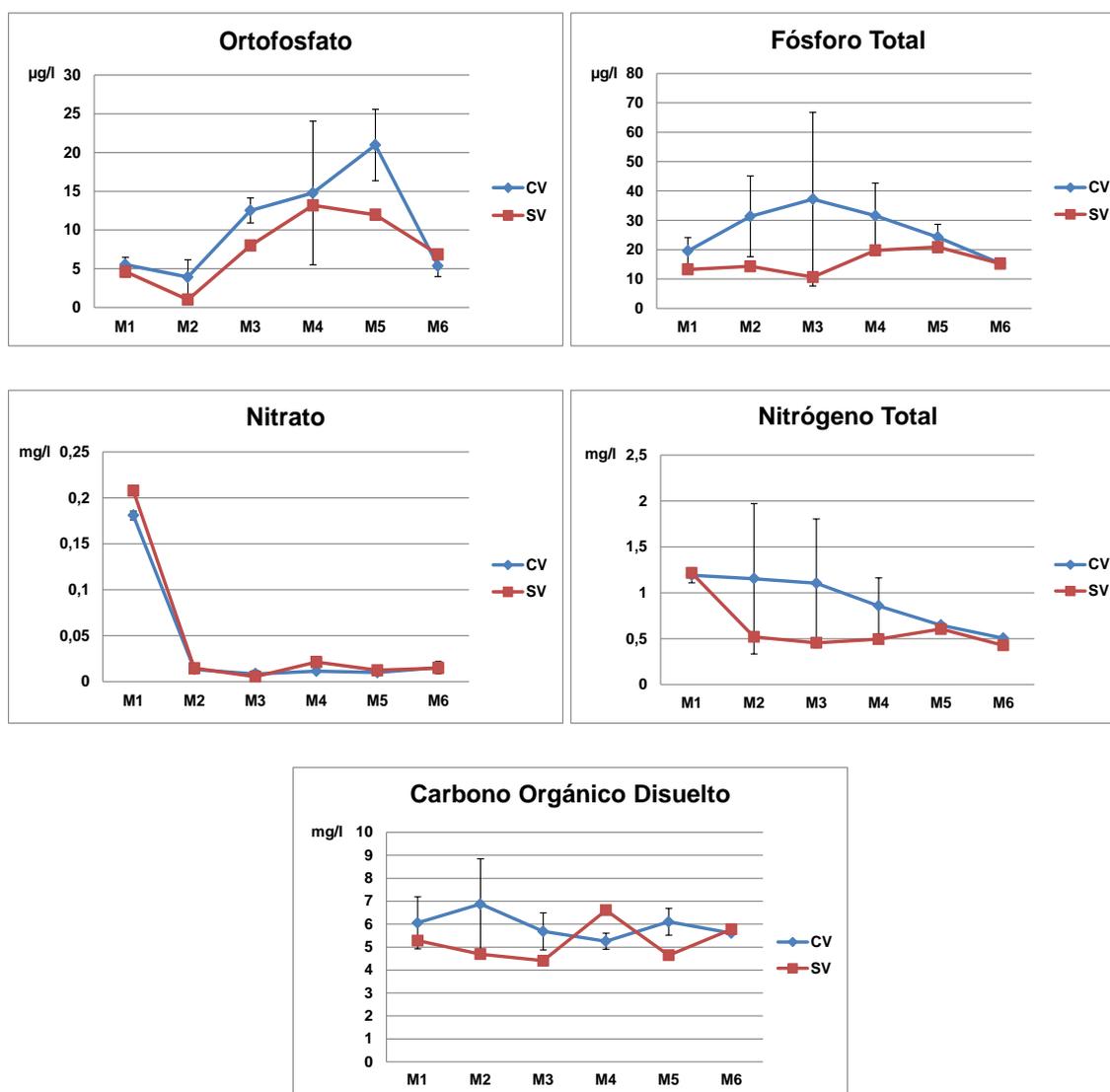


Figura 7.3. (Continuación)

1.2. Grupos funcionales de macrófitos y agua libre

La evolución temporal de las variables clorofila *a* del fitoplancton, nitrógeno total y fósforo total fue muy similar en cada uno de los hábitats. De forma general, en el área ocupada por *Myriophyllum alterniflorum* y en el agua libre se midieron concentraciones de estas variables muy similares, siendo las más bajas del conjunto de hábitats. La variabilidad temporal de fósforo total y nitrógeno total en estos hábitats fue muy reducida, oscilando la primera de las variables entre concentraciones de 10-20 µg/l y el nitrógeno total entre 1-0,5 mg/l, aproximadamente. La concentración de clorofila *a* del fitoplancton se mantuvo en torno a 5 µg/l durante todo el estudio en las zonas sin vegetación, mientras que en el lecho de *Myriophyllum* osciló entre 5-20 µg/l. Los valores más altos y la mayor variabilidad temporal de nutrientes totales y clorofila

se registraron en el lecho de *Carex rostrata*. Estas variables mostraron un ascenso marcado en los primeros muestreos, alcanzando los valores máximos entre julio y principios de agosto para, a continuación, disminuir considerablemente. En el hábitat creado por *Potamogeton natans* las concentraciones de estas variables fueron intermedias entre las registradas en el resto de hábitats (Figura 7.4).

Conductividad y pH fueron muy similares en todos los hábitats, a excepción del correspondiente a *Carex*. En el caso del pH, se mantuvo prácticamente constante alrededor de 9 tanto en el agua como en el entorno de los hidrófitos, y disminuyó progresivamente hasta 7 en la zona más externa del lago, ocupada por *Carex*, con un ligero aumento a finales de agosto. La conductividad registrada en todos los hábitats al inicio del estudio se situó en torno a 175 $\mu\text{S}/\text{cm}$. En las áreas de los hidrófitos y la zona sin vegetación, la conductividad osciló en el resto de meses entre este valor y 170 $\mu\text{S}/\text{cm}$, aproximadamente, mientras que en el hábitat dominado por *Carex* la conductividad se incrementó hacia agosto alcanzando valores por encima de 180 $\mu\text{S}/\text{cm}$ (Figura 7.4).

Los valores del resto de variables físico-químicas estudiadas en el agua (temperatura, % de saturación de oxígeno, alcalinidad, ortofosfato, nitrato y carbono orgánico disuelto) no difirieron en gran medida entre los diferentes hábitats estudiados. La alcalinidad se mantuvo prácticamente constante, variando entre 1 y 1,1 meq/l. La temperatura se mantuvo en torno a los 20 °C en todas las áreas entre junio y agosto, a excepción de un descenso registrado en el lecho de *Carex* a principios de agosto. Durante el resto de meses, descendió progresivamente hasta alcanzar un valor inferior a 15 °C en octubre. La tendencia temporal del % de saturación de oxígeno fue, de forma general, descendente. Al inicio del periodo de estudio fluctuó entre 125-160 %, siendo al final del mismo del 100%, aproximadamente, en todos los hábitats. En el caso del nitrato, los valores más altos se midieron en junio (alrededor de 0,2 mg/l), situándose durante el resto de meses en valores ligeramente superiores a cero. Las concentraciones más bajas de ortofosfato se registraron tanto al principio como al final del periodo de estudio, con valores comprendidos entre 0 y 5 $\mu\text{g}/\text{l}$ en todos los hábitats, alcanzando los valores más altos en agosto o septiembre. El COD no mostró una tendencia temporal clara, sino que mostró varios ascensos y descensos en todos los hábitats durante todo el periodo de estudio. De forma general, las concentraciones de COD y ortofosfato fueron más altas en los hábitats creados por *Carex* y *Potamogeton* que en el resto, con máximos entre 7 y 8,5 mg/l y 25 $\mu\text{g}/\text{l}$, respectivamente (Figura 7.4).

Todas las variables relacionadas con el perifiton excepto el índice de autótrofos, se mantuvieron prácticamente constantes en los hábitats creados por *Carex* y *Potamogeton* a lo largo del tiempo, con concentraciones de clorofila *a* y feopigmentos en torno a 15 y 5 $\mu\text{g/g}$, respectivamente, y oscilando entre 500-2000 $\mu\text{g/g}$ de SST y 400-1000 $\mu\text{g/g}$ de SSV. En los lechos de *Myriophyllum* se registraron mayores valores y fluctuaciones de estas variables, mostrando la clorofila *a*, SST y SSV los valores más bajos a principios de agosto, aumentando en los meses siguientes hasta alcanzar su máximo entre finales de septiembre y mediados de octubre. La concentración de feopigmentos en este hábitat varió entre 40 y 60 $\mu\text{g/g}$ durante todo el periodo de estudio, a excepción del valor registrado a finales de julio cuando se aproximó a 120 $\mu\text{g/g}$. Por último, el valor del índice de autótrofos se mantuvo sin apenas variaciones tanto en el lecho de *Myriophyllum* como en el de *Carex*, con valores en torno a 12 y 40, respectivamente, mientras que varió en mayor medida en el entorno de *Potamogeton*, pasando de un valor aproximado de 40 en los meses de junio y julio a superar 170 al finalizar el estudio en el mes de octubre (Figura 7.4).

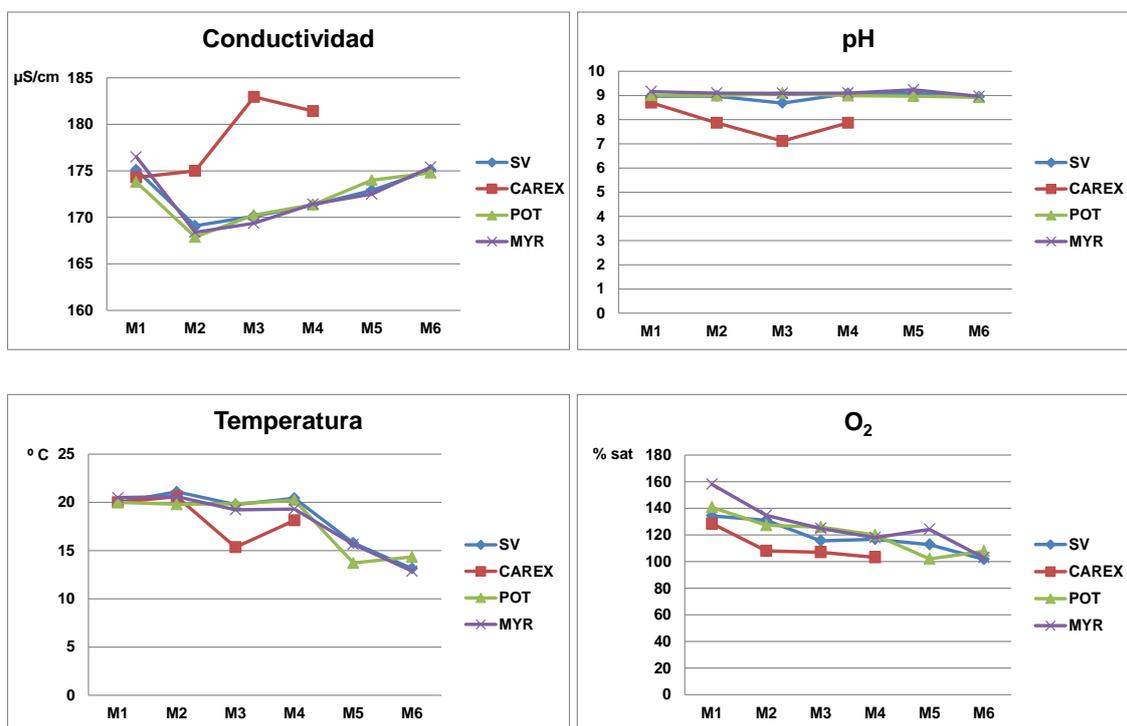


Figura 7.4. Evolución temporal de las variables físico-químicas y del perifiton en los cuatro hábitats estudiados en el lago Isoba. Abreviaturas: SV = sin vegetación; CAREX: *Carex rostrata*; POT: *Potamogeton natans*; MYR: *Myriophyllum alterniflorum*.

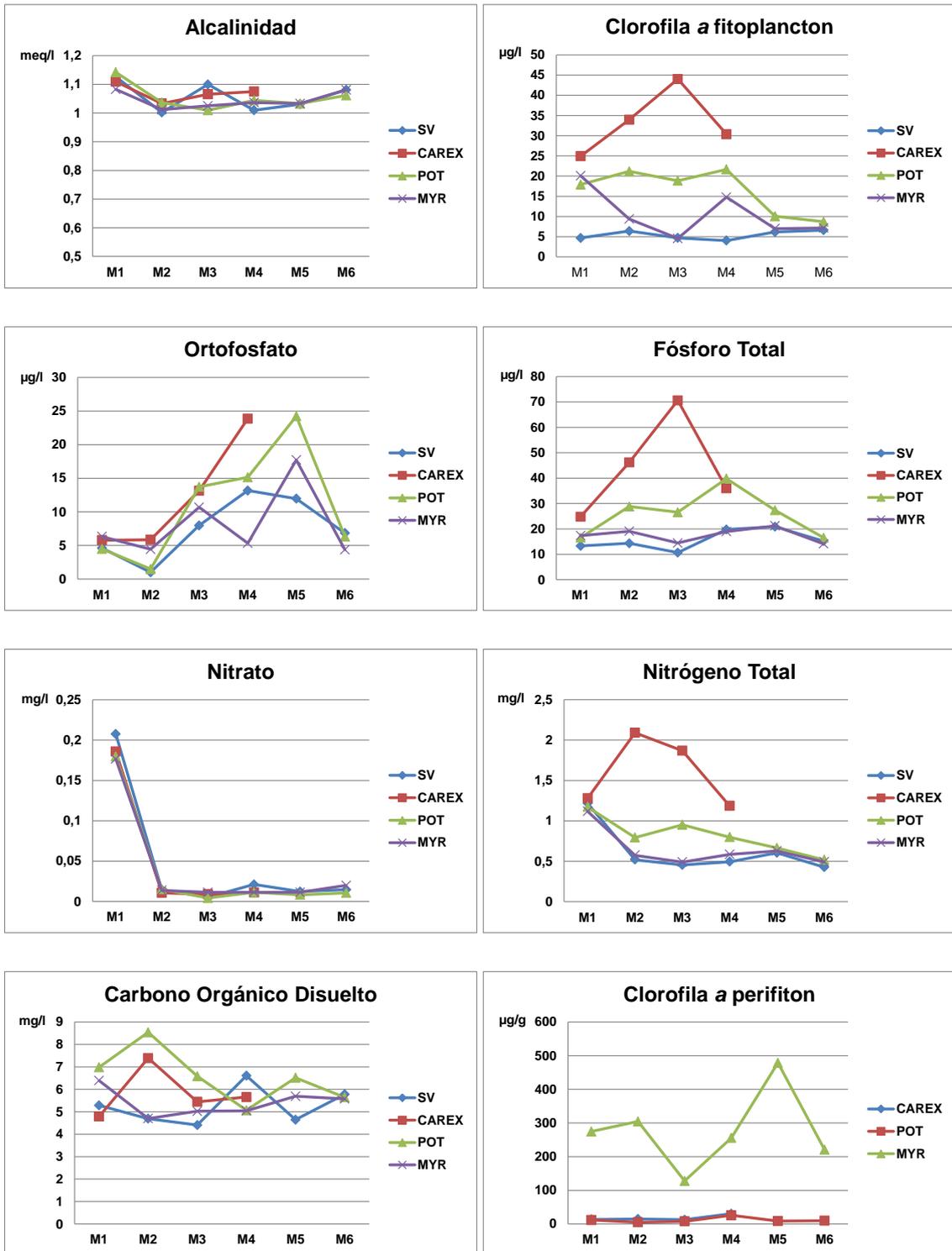


Figura 7.4. (Continuación)

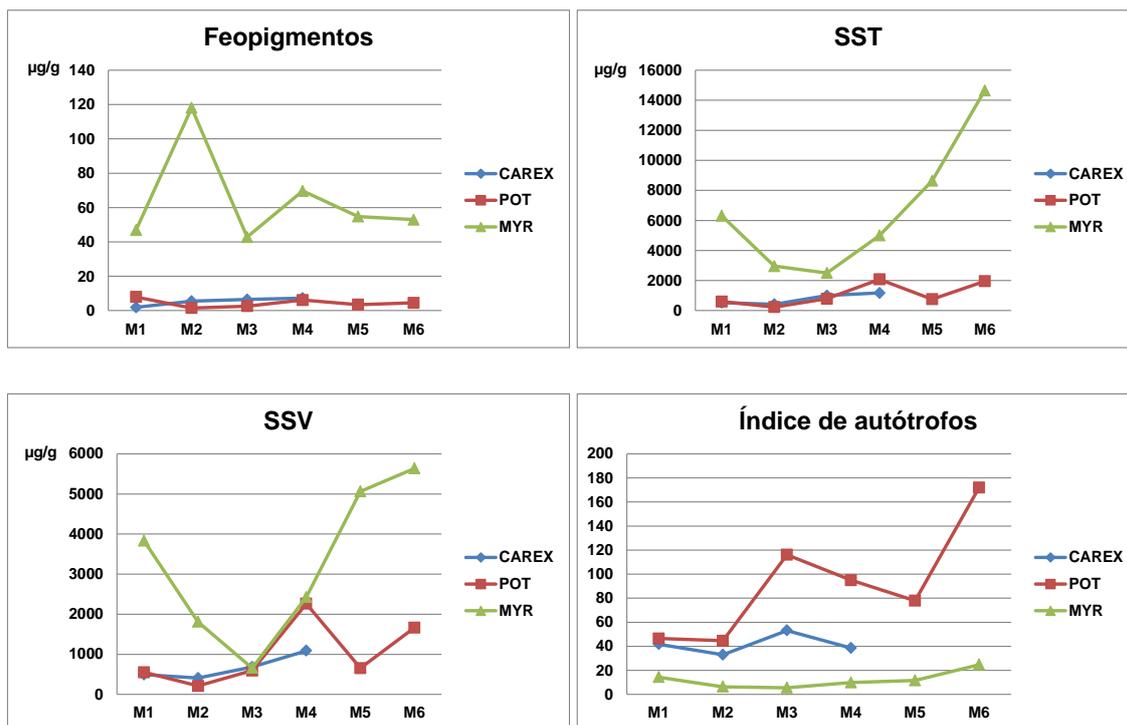


Figura 7.4. (Continuación)

2. Evolución temporal de la biomasa de los macrófitos

El mayor desarrollo de biomasa de *M. alterniflorum* y *P. natans* se registró entre los meses de julio y agosto, aunque en la primera especie los valores fueron bastante más elevados, con un máximo en torno a 900 g/m² en julio. En ambas especies la biomasa disminuyó de forma muy considerable en septiembre, aunque se recuperó en el mes siguiente, si bien no volvió a alcanzar los niveles anteriores. En el caso de *C. rostrata* solo se pudieron recoger datos hasta agosto, mes a partir del cual el agua se retiró de la orilla del lago. La biomasa más alta de esta especie se registró en junio y en agosto, siendo menor en el periodo intermedio entre ambos meses (Figura 7.5)

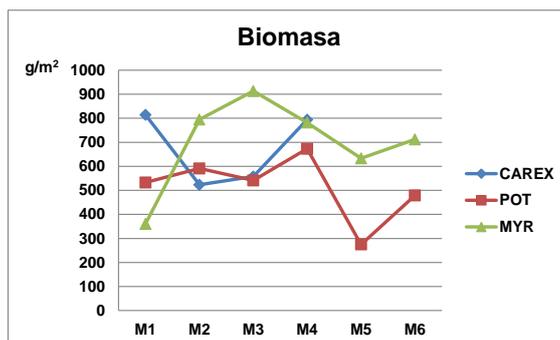


Figura 7.5. Evolución temporal de la biomasa de los macrófitos estudiados en el lago Isoba. Abreviaturas: CAREX: *Carex rostrata*; POT: *Potamogeton natans*; MYR: *Myriophyllum alterniflorum*.

3. Diferenciación de hábitats en función de las características químicas

3.1. Grupos funcionales de macrófitos y agua libre

En el Análisis de Componentes Principales realizado a partir de las variables físico-químicas medidas en el agua de los cuatro hábitats estudiados, los dos primeros ejes explicaron un 79% de la varianza total (Tabla 7.1). Los nutrientes, la clorofila *a* del fitoplancton y el pH fueron los principales determinantes de las diferencias detectadas entre los diferentes hábitats (Figura 7.6). Las formas solubles de nitrógeno y fósforo fueron las variables más vinculadas al primer eje, que explicó casi el 50% de la variabilidad observada. Este eje marca claramente la diferenciación del primer muestreo en relación al resto, debido a las mayores concentraciones de nitrato registradas en el mismo. Las variables relacionadas con el eje 2, nutrientes totales y clorofila *a* del fitoplancton en el extremo positivo, y pH en el negativo, marcan fundamentalmente la diferenciación del agua libre y del hábitat correspondiente a *M. alterniflorum* del resto, y particularmente del de *C. rostrata*. El agua libre y el hábitat dominado por *M. alterniflorum* se caracterizaron por presentar las concentraciones más bajas de nitrógeno y fósforo totales así como de clorofila fitoplanctónica (Figura 7.6).

El análisis de similitud, ($R = 0,1386$; $p = 0,0495$) corroboró la existencia de diferencias estadísticamente significativas entre *Carex* y el agua libre ($p < 0,01$) y *Myriophyllum* ($p < 0,05$) (Tabla 7.2).

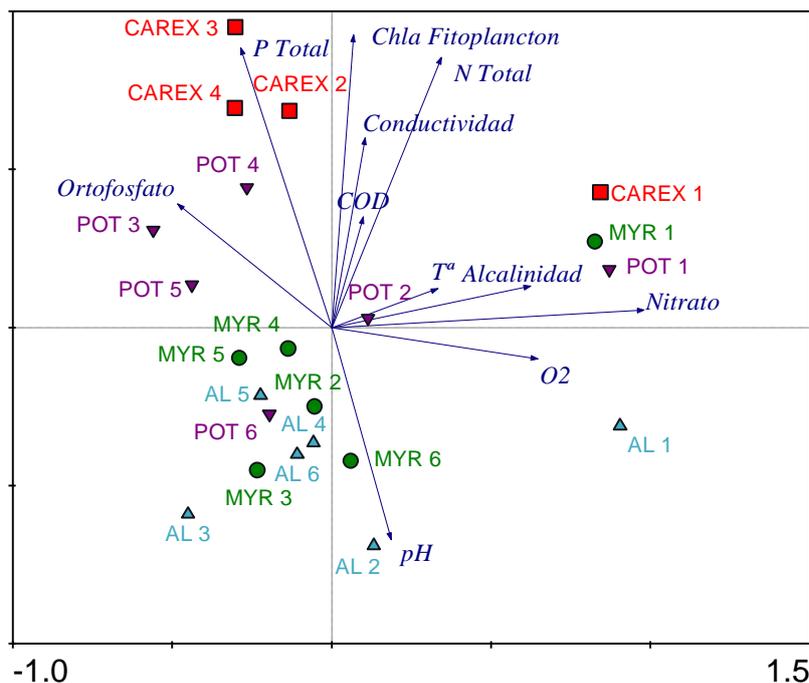


Figura 7.6. Análisis de Componentes Principales realizado con las variables medidas en el agua en las zonas de muestreo con y sin vegetación del lago Isoba. Abreviaturas: AL = Agua libre; CAREX = *Carex rostrata*; POT = *Potamogeton natans*; MYR = *Myriophyllum alterniflorum*.

Tabla 7.1. Resultados del Análisis de Componentes Principales en las zonas de muestreo con y sin vegetación del lago Isoba.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4	Varianza total
Autovalores	0,497	0,294	0,165	0,017	1,000
% de varianza acumulado de los datos de especies	49,7	79,1	95,6	97,3	1,000
Suma de todos los autovalores					1,000

Tabla 7.2. Resultados del ANOSIM en las zonas de muestreo con y sin vegetación del lago Isoba. Aparecen destacados los grupos de hábitats entre los que las diferencias fueron significativas. Abreviaturas: CAREX = *Carex rostrata*; POT = *Potamogeton natans*; MYR = *Myriophyllum alterniflorum*; AL = Agua libre.

	CAREX	POT	MYR	AL
CAREX				
POT	0,2665			
MYR	0,0336	0,4422		
AL	0,0058	0,1591	0,6926	

3.2. Grupos funcionales de macrófitos

En el Análisis de Componentes Principales realizado a partir de las variables medidas en el agua y las relacionadas con el perifiton en los tres hábitats creados por los macrófitos presentes en el lago Isoba, los dos primeros ejes del mismo explicaron el 83,4% de la variabilidad en los datos originales (Tabla 7.3). Una gran proporción de la variabilidad entre formas de crecimiento fue explicada por el primer eje (67,2%), con el que mostraron una fuerte correlación las variables relativas al perifiton (clorofila *a*, feopigmentos, SST y SSV). El extremo positivo del mismo estuvo determinado principalmente por los nutrientes totales, el COD y la clorofila *a* del fitoplancton. Por su parte, las formas solubles de nitrógeno y fósforo fueron las variables más correlacionadas con el segundo eje (Figura 7.7).

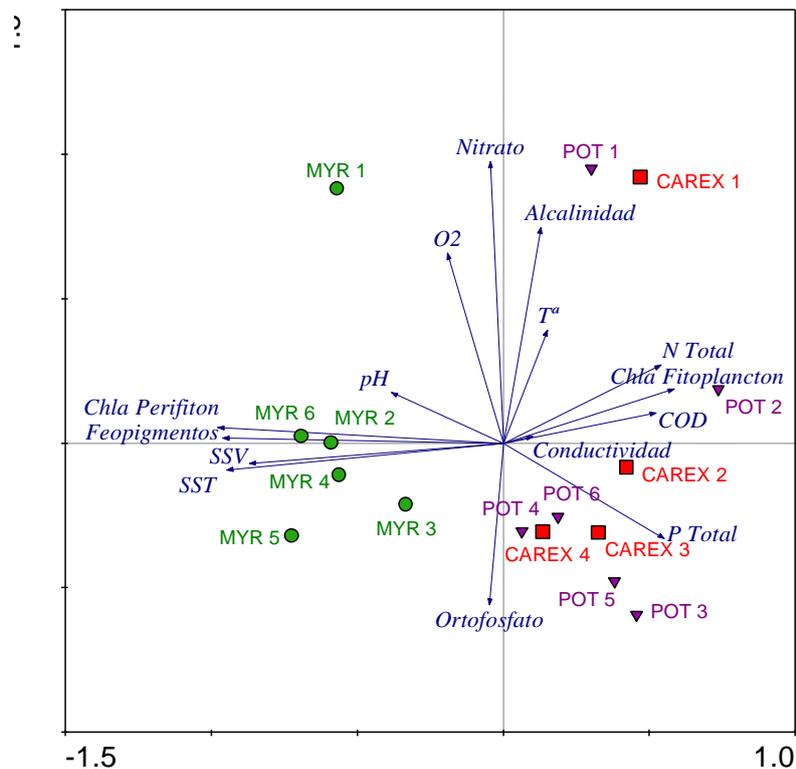


Figura 7.7. Análisis de Componentes Principales realizado con las variables medidas en el agua y las relacionadas con el perifiton en las zonas de muestreo con vegetación del lago Isoba. Abreviaturas: CAREX = *Carex rostrata*; POT = *Potamogeton natans*; MYR = *Myriophyllum alterniflorum*.

Tabla 7.3. Resultados del Análisis de Componentes Principales en las zonas de muestreo con vegetación del lago Isoba.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4	Varianza total
Autovalores	0,672	0,162	0,065	0,053	1,000
% de varianza acumulado de los datos de especies	67,2	83,4	89,9	95,1	1,000
Suma de todos los autovalores					1,000

En la diferenciación de los hábitats creados por los macrófitos fue determinante el mayor desarrollo de perifiton en la zona dominada por *M. alterniflorum*. Todas las muestras en el hábitat de esta especie aparecen agrupadas en torno a las variables relacionadas con el perifiton, a excepción de la recogida en el primer muestreo. En el extremo opuesto se situaron *P. natans* y, especialmente, *C. rostrata*, en cuyo hábitat se registraron las concentraciones más altas de nutrientes totales y de clorofila *a* fitoplanctónica. Al igual que ocurría en el caso de *Myriophyllum*, la muestra recogida en junio en el área ocupada por estas formas de crecimiento aparece diferenciada del resto. Este hecho implica que el muestreo 1 fue el único que se diferenció a escala temporal, motivado principalmente por los valores más altos de nitrato registrados en el mismo, que fue la variable vinculada en mayor medida al eje 2 en su extremo positivo (Figura 7.7).

Las diferencias en las variables hidroquímicas de las zonas dominadas por el grupo funcional de macrófitos sumergidos y las otras dos formas de crecimiento presentes en el lago Isoba sugeridas por el ACP, fueron corroboradas mediante el análisis de similitud ANOSIM ($R = 0,7123$; $p < 0,001$). Tanto las diferencias detectadas entre *M. alterniflorum* y *C. rostrata* ($p = 0,0047$) como entre el primero y *P. natans* ($p = 0,0027$) fueron significativas. Sin embargo, los hábitats de *Carex* y *Potamogeton* no fueron estadísticamente diferentes (Tabla 7.4).

Tabla 7.4. Resultados del ANOSIM en las zonas de muestreo con vegetación del lago Isoba. Aparecen destacados los grupos de hábitats entre los que las diferencias fueron significativas. Abreviaturas: CAREX = *Carex rostrata*; POT = *Potamogeton natans*; MYR = *Myriophyllum alterniflorum*.

	CAREX	POT	MYR
CAREX			
POT	0,4671		
MYR	0,0047	0,0027	

4. Composición funcional de la comunidad zooplanctónica del lago Isoba y de los hábitats dominantes

Para el conjunto del lago, la comunidad zooplanctónica estuvo dominada por rotíferos, que supusieron el 98,82% del total de individuos. Sin embargo, la representación de cladóceros y copépodos fue mucho menor. Dentro de éstos, los más abundantes fueron los cladóceros < 500 µm, que representaron el 1,05% del total de individuos. La abundancia relativa de copépodos y cladóceros > 500 µm fue sólo el 0,1 y 0,003%, respectivamente, del total de individuos.

El hábitat creado por *Myriophyllum alterniflorum* albergó la mayor abundancia de zooplancton, con un 63,5% del total de los individuos identificados, superando los 10.000 individuos/litro. En segundo lugar, el hábitat preferido por el zooplancton fue la zona de agua profunda, donde se registró el 15,3% del total de zooplancters, lo que en términos de abundancia equivale a unos 2.500 individuos/litro. Sin embargo, la zona más superficial del agua sin vegetación únicamente albergó un 2,4% del total del zooplancton. En cuanto a los hábitats creados por los otros dos grupos funcionales de macrófitos, la abundancia relativa de zooplancton fue similar, aunque ligeramente superior en la zona dominada por *Carex rostrata* (10,1% frente al 8,7% de individuos registrados en el hábitat de *Potamogeton natans*) (Figuras 7.8 y 7.9 y Tabla 7.5).

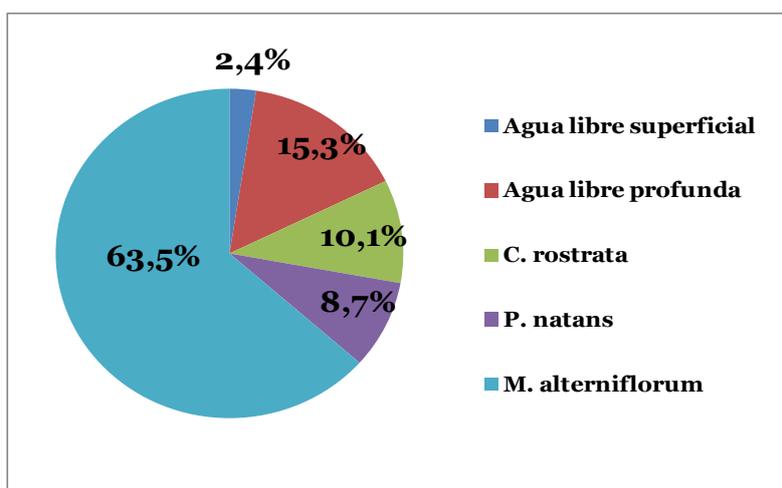


Figura 7.8. Abundancia relativa (%) del total del zooplancton identificado en los diferentes hábitats establecidos en el lago Isoba.

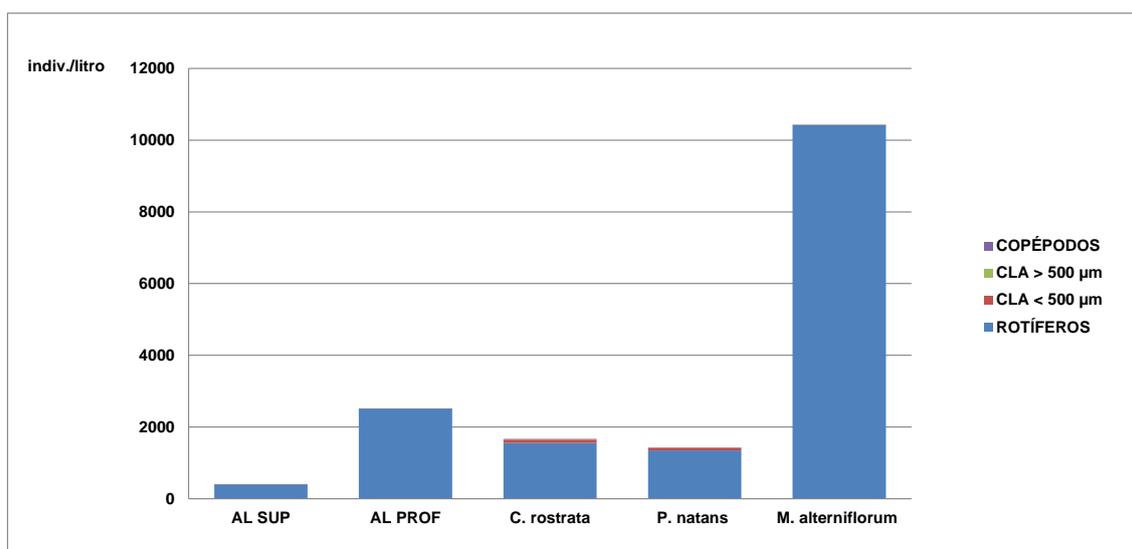


Figura 7.9. Abundancia absoluta de cada grupo de zooplancton identificado en los diferentes hábitats establecidos en el lago Isoba.

Tabla 7.5. Valores medios de abundancia y desviación estándar de cada grupo de zooplancton en los diferentes hábitats establecidos en el lago Isoba. Abreviaturas: AL SUP = agua libre superficial; AL PROF = agua libre profunda; CAREX = *Carex rostrata*; POT = *Potamogeton natans*; MYR = *Myriophyllum alterniflorum*.

	AL SUP	AL PROF	CAREX	POT	MYR
COPÉPODOS	1,27 ± 2,20	0,13 ± 0,18	12,31 ± 6,33	2,19 ± 1,17	0,66 ± 1,02
CLA > 500 µm	0,06 ± 0,10	0	4,36 ± 3,66	0	0,06 ± 0,06
CLA < 500 µm	0,76 ± 0,91	0,90 ± 0,82	91,42 ± 49,73	76,03 ± 49,64	5,50 ± 3,37
ROTÍFEROS	401,02 ± 238,6	2513,70 ± 924,14	1557,04 ± 229,20	1345,42 ± 341,25	10422,26 ± 3267,95

La elevada abundancia de rotíferos en relación al resto de grupos de zooplancton implicó que los cinco hábitats estudiados estuviesen claramente dominados por rotíferos, especialmente en el caso de los lechos de *Myriophyllum*, así como la zona central del lago donde no se observó la presencia de vegetación y en la que supusieron más del 99% del total de zooplancters. Aunque también dominada por rotíferos, la zona litoral, en la que *Carex* y *Potamogeton* se disponen a modo de cinturones en la parte más externa del lago, registró una mayor representación de copépodos y cladóceros, y en particular cladóceros < 500 µm (Figura 7.10).

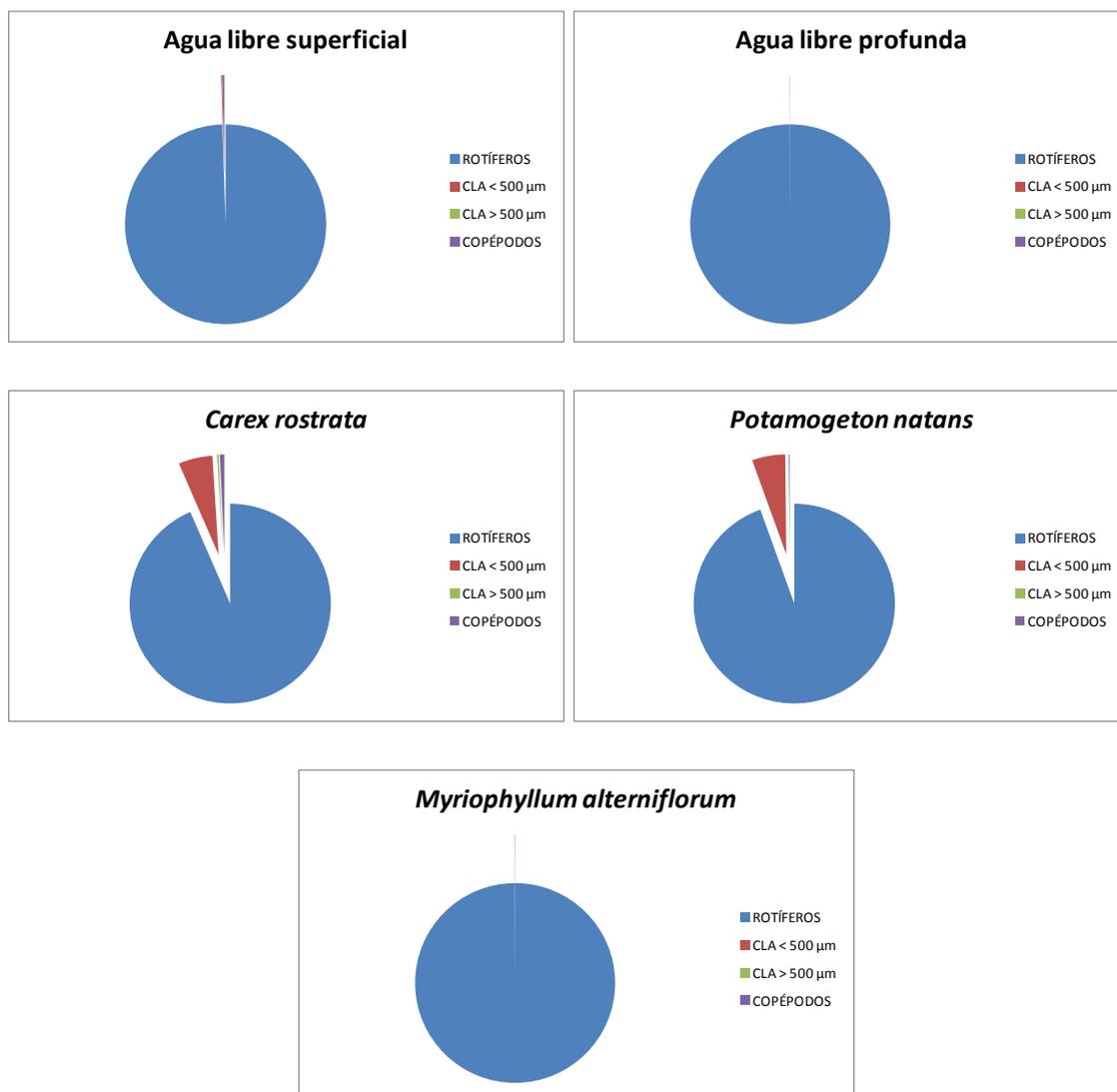


Figura 7.10. Abundancia relativa (%) de cada grupo de zooplancton en cada hábitat del lago Isoba.

En cuanto a la preferencia de cada grupo de zooplancton por los diferentes hábitats estudiados, los rotíferos aparecieron mayoritariamente vinculados al hábitat dominado por *Myriophyllum*, que albergó aproximadamente el 64% del total. Por detrás de esta zona, destaca el agua libre profunda, donde se registraron en torno al 15% de los rotíferos. Cladóceros y copépodos, por su parte, aparecieron fundamentalmente en la zona litoral del lago, dominada por *Carex* y *Potamogeton*. Los cladóceros pequeños aparecen distribuidos casi por igual en ambos hábitats, mientras que los copépodos y, especialmente, los cladóceros > 500 μm prefirieron el área más externa del lago, donde dominaba *Carex* (Figura 7.11).

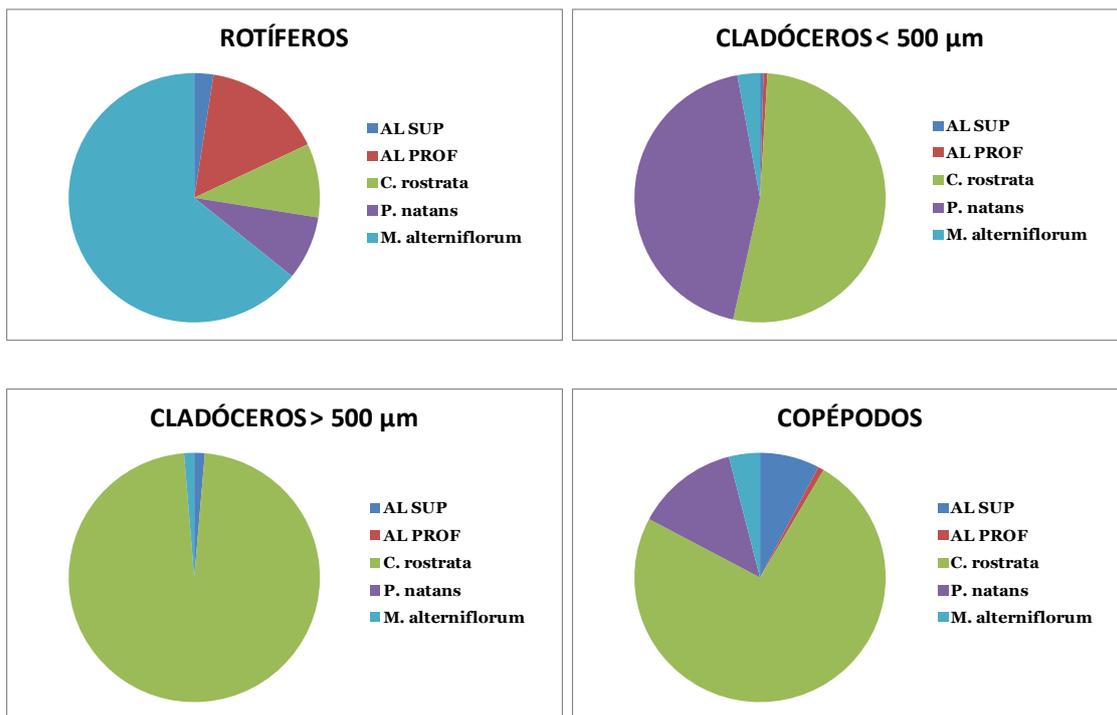


Figura 7.11. Distribución (%) de los diferentes grupos de zooplancton en los cinco hábitats del lago Isoba.

Las comunidades zooplanctónicas ligadas a *Myriophyllum* y al agua libre superficial fueron las más diferenciadas del resto de hábitats. En ambos casos el motivo de esta diferenciación estuvo en los rotíferos; en *Myriophyllum* se debió a su mayor abundancia, y en el agua libre al escaso número registrado de individuos de este grupo. Por ello, las comunidades de ambos hábitats son las más diferenciadas entre sí, con una disimilitud media del 92,20%. Las comunidades de zooplancton más similares fueron las vinculadas a *Carex* y *Potamogeton*, que se diferenciaron únicamente en un 13,24%. Además, destaca el hecho de que las comunidades registradas en las zonas de agua libre, superficial y profunda, no fueron muy similares, existiendo incluso una mayor semejanza de esta última con el hábitat litoral (Figura 7.12 y Tabla 7.6).

Tabla 7.6. Resultados del análisis SIMPER sobre los datos de abundancia de los diferentes grupos de zooplancton en los cinco hábitats establecidos en el lago Isoba. Se muestran los grupos con mayor contribución a la disimilitud de los mismos (nivel de corte 90%).

Grupos de zooplancton	AL SUP	<i>M. alterniflorum</i>	Disimilitud media: 92,20%	
<i>Abundancia media</i>	<i>Abundancia media</i>	<i>Abundancia media</i>	<i>% contribución</i>	<i>% acumulado</i>
Rotíferos	401,02	10422,26	99,94	99,94
Grupos de zooplancton	<i>P. natans</i>	<i>M. alterniflorum</i>	Disimilitud media: 76,17%	
<i>Abundancia media</i>	<i>Abundancia media</i>	<i>Abundancia media</i>	<i>% contribución</i>	<i>% acumulado</i>
Rotíferos	1345,52	10422,26	99,15	99,15
Grupos de zooplancton	<i>C. rostrata</i>	<i>M. alterniflorum</i>	Disimilitud media: 72,97%	
<i>Abundancia media</i>	<i>Abundancia media</i>	<i>Abundancia media</i>	<i>% contribución</i>	<i>% acumulado</i>
Rotíferos	1557,04	10422,26	98,79	98,79
Grupos de zooplancton	AL SUP	AL PROF	Disimilitud media: 71,76%	
<i>Abundancia media</i>	<i>Abundancia media</i>	<i>Abundancia media</i>	<i>% contribución</i>	<i>% acumulado</i>
Rotíferos	401,02	2513,70	99,88	99,88
Grupos de zooplancton	AL SUP	<i>C. rostrata</i>	Disimilitud media: 62,09%	
<i>Abundancia media</i>	<i>Abundancia media</i>	<i>Abundancia media</i>	<i>% contribución</i>	<i>% acumulado</i>
Rotíferos	401,02	1557,04	91,97	91,97
Grupos de zooplancton	AL PROF	<i>M. alterniflorum</i>	Disimilitud media: 60,09%	
<i>Abundancia media</i>	<i>Abundancia media</i>	<i>Abundancia media</i>	<i>% contribución</i>	<i>% acumulado</i>
Rotíferos	2513,70	10422,26	99,94	99,94
Grupos de zooplancton	AL SUP	<i>P. natans</i>	Disimilitud media: 56,95%	
<i>Abundancia media</i>	<i>Abundancia media</i>	<i>Abundancia media</i>	<i>% contribución</i>	<i>% acumulado</i>
Rotíferos	401,02	1345,52	92,31	92,31
Grupos de zooplancton	AL PROF	<i>P. natans</i>	Disimilitud media: 30%	
<i>Abundancia media</i>	<i>Abundancia media</i>	<i>Abundancia media</i>	<i>% contribución</i>	<i>% acumulado</i>
Rotíferos	2513,70	1345,52	93,18	93,18
Grupos de zooplancton	AL PROF	<i>C. rostrata</i>	Disimilitud media: 23,49%	
<i>Abundancia media</i>	<i>Abundancia media</i>	<i>Abundancia media</i>	<i>% contribución</i>	<i>% acumulado</i>
Rotíferos	2513,70	1557,04	88,89	88,89
Cladóceros < 500 µm	0,90	91,42	9,14	98,03
Grupos de zooplancton	<i>C. rostrata</i>	<i>P. natans</i>	Disimilitud media: 13,24%	
<i>Abundancia media</i>	<i>Abundancia media</i>	<i>Abundancia media</i>	<i>% contribución</i>	<i>% acumulado</i>
Rotíferos	1557,04	1345,52	84,46	84,46
Cladóceros < 500 µm	91,42	76,03	12,1	96,56

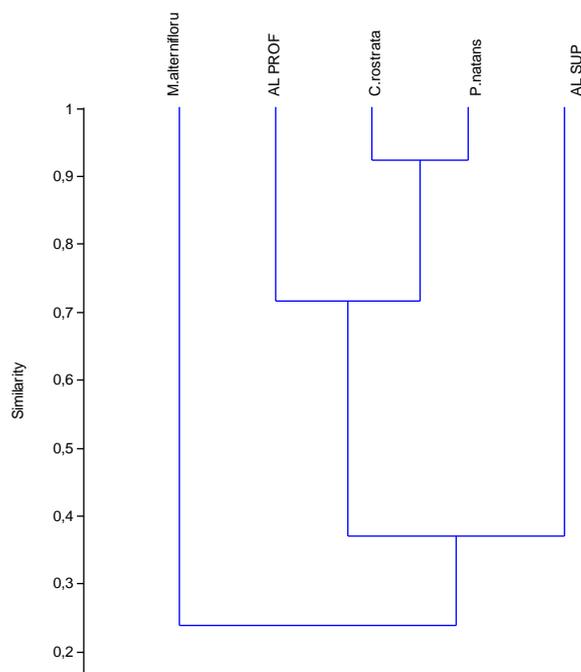


Figura 7.12. Resultado del análisis cluster (Medida de similitud Bray-Curtis) con los datos de abundancia media de los diferentes grupos de zooplancton en los cinco hábitats del lago Isoba.

Al analizar la abundancia de los diferentes grupos de zooplancton en los cinco hábitats estudiados se constató la ausencia de diferencias significativas entre ellos en relación a la abundancia de grandes cladóceros. En cuanto a los cladóceros $< 500 \mu\text{m}$, aunque su abundancia global en el lago también fue reducida, la mayoría aparecieron asociados a la zona ocupada por *Potamogeton* y, especialmente, a la dominada por *Carex*, de ahí la diferencia significativa entre las comunidades de ambas especies y de éstas en relación a los restantes hábitats. La mayoría de los copépodos estuvieron asociados a *Carex*, siendo las diferencias entre este hábitat y el resto significativas, especialmente en relación al agua libre superficial y al hidrófito de hojas flotantes. Por último, el grupo de los rotíferos fue el que marcó el mayor número de diferencias entre hábitats, ya que fueron significativamente menos abundantes en el agua superficial que en el resto de hábitats y, especialmente, en relación a *Myriophyllum* y al hábitat de agua profunda. Igualmente, se detectaron diferencias significativas entre la abundancia de rotíferos en los lechos de *Myriophyllum* y los restantes hábitats (Tabla 7.7).

Tabla 7.7. Resultados del modelo lineal generalizado (GLM: Generalized Linear Model) realizado a partir de los datos de abundancia de las diferentes comunidades de zooplancton en los cinco hábitats estudiados en el lago Isoba. En la tabla se han destacado los pares de hábitats entre los que se registraron diferencias significativas (***) = $p < 0,001$; ** = $p < 0,01$; * = $p < 0,05$). Las abreviaturas son: AL SUP = Agua libre superficial; AL PROF = Agua libre profunda; CAREX = *Carex rostrata*; POT = *Potamogeton natans*; MYR = *Myriophyllum alterniflorum*.

ISOBA	ROTÍFEROS	CLA < 500 μm	CLA > 500 μm	COPEPODOS
AL SUP-AL PROF	***	n.S.	n.S.	n.S.
AL SUP-CAREX	**	***	n.S.	***
AL SUP-POT	*	***	n.S.	n.S.
AL SUP-MYR	***	n.S.	n.S.	n.S.
AL PROF-CAREX	n.S.	***	n.S.	**
AL PROF-POT	n.S.	***	n.S.	n.S.
AL PROF-MYR	***	n.S.	n.S.	n.S.
CAREX-POT	n.S.	***	n.S.	***
CAREX-MYR	***	***	n.S.	**
POT-MYR	***	***	n.S.	n.S.

5. Comunidad de rotíferos

5.1. Composición de la comunidad de rotíferos. Distribución en los diferentes hábitats.

En el lago Isoba se identificaron un total de 17 géneros de rotíferos. El género más abundante fue *Keratella*, que supuso el 33% del total de individuos, con más de 5.200 individuos/litro, más del doble que el siguiente género más abundante, que fue *Testudinella*. Estos dos géneros junto con *Ascomorpha*, *Colurella* y *Cephalodella* sumaron más del 75% del total de individuos. En el extremo opuesto se situaron como géneros menos abundantes *Squatinella*, *Mytillina*, *Euchlanis*, *Anuraeopsis*, *Synchaeta* y *Trichortria*, que no superaron el 1% del total de individuos, lo que en términos de abundancia total equivale a valores entre 157 y 27 individuos/litro (Figuras 7.13 y 7.14).

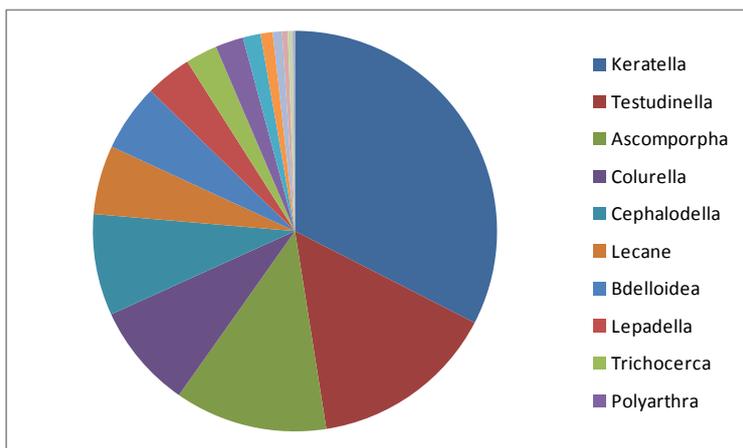


Figura 7.13. Abundancia relativa (%) de los diferentes géneros de rotíferos identificados en el lago Isoba.

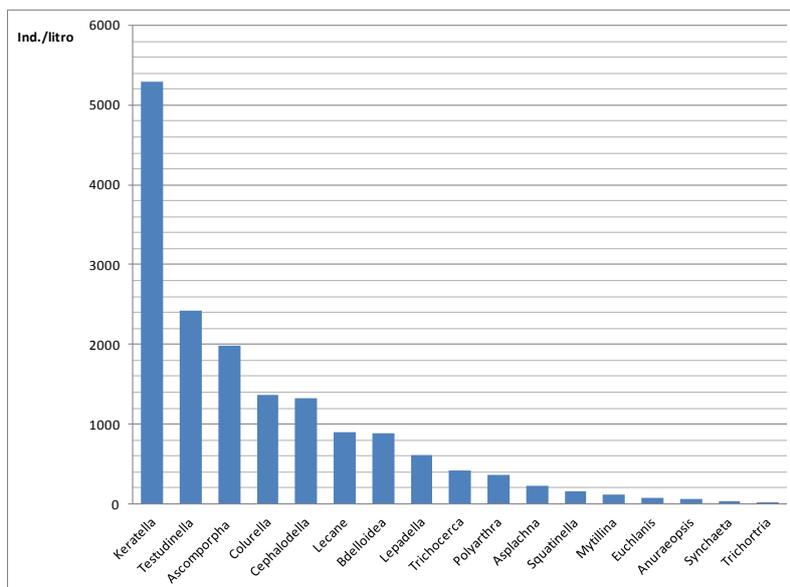


Figura 7.14. Abundancia absoluta de los diferentes géneros de rotíferos identificados en el lago Isoba.

La mayoría de los géneros estudiados encontraron su ambiente óptimo en alguno de los hábitats con vegetación, puesto que estuvieron ausentes o con una escasa presencia en las áreas de agua sin macrófitos. En los hábitats dominados por *Carex* y *Potamogeton* se registraron 16 de los 17 géneros identificados, mientras que las áreas sin macrófitos presentaron entre 7 y 8. El número de géneros encontrados en el entorno de *Myriophyllum* también fue bastante alto (14). Únicamente cuatro de los géneros de rotíferos identificados (*Ascomorpha*, *Asplanchna*, *Keratella* y *Polyarthra*) aparecieron en todos los hábitats estudiados. No obstante, pareció existir uno o a lo sumo dos hábitats preferentes en los que se concentró la mayor proporción de

individuos. Tal es el caso de *Ascomorpha*, con más del 90% de sus individuos distribuidos entre el agua libre profunda y el lecho de *Myriophyllum*. Únicamente la totalidad de individuos de un género, *Trichortria* sp., fueron registrados en un único hábitat, concretamente en la zona del lago dominada por *Carex*. Igualmente, sólo el género *Synchaeta* concentró la mayor parte de sus individuos en el agua libre sin vegetación, mientras que los individuos de 8 géneros prefirieron mayoritariamente el hábitat dominado por *Myriophyllum* (Tabla 7.8).

El agua libre estuvo claramente dominada por dos géneros: *Keratella*, que supuso más del 60% de los individuos identificados tanto en la zona superficial como en la profunda, y *Ascomoporha*, con el 35% del total de individuos en ambos casos. A diferencia del agua libre, las zonas con vegetación albergaron una comunidad de rotíferos más diversa, especialmente *C. rostrata* y *P. natans*, ya que varios géneros estuvieron bien representados en estos hábitats. Los géneros más abundante en *Carex* fueron *Colurella* (18%), *Testudinella* (16%) y *Lepadella* (12%), mientras que en *Potamogeton* destacó especialmente *Lepadella* (28%), aunque también estuvo bien representado *Keratella* (15%). Por último, la comunidad de rotíferos de *Myriophyllum* estuvo dominada, al igual que el agua libre, por el género *Keratella* (30%) y, en menor medida, por *Testudinella* (21%) (Figura 7.15).

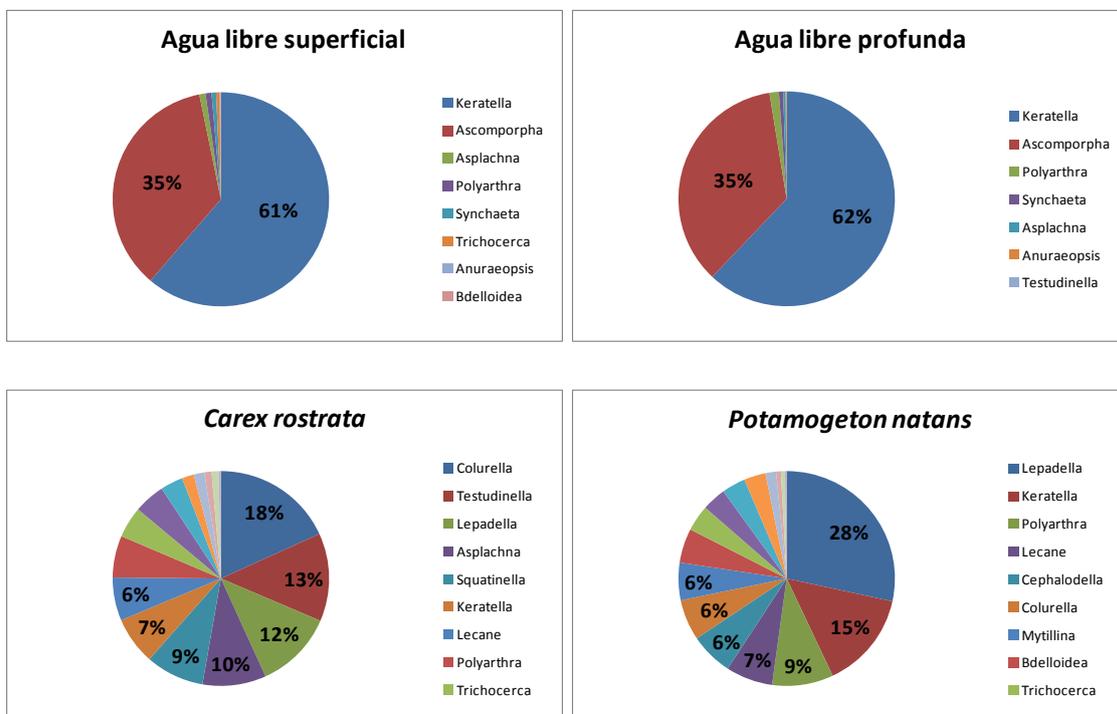


Figura 7.15. Abundancia relativa de los géneros de rotíferos en cada hábitat estudiado en el lago Isoba.

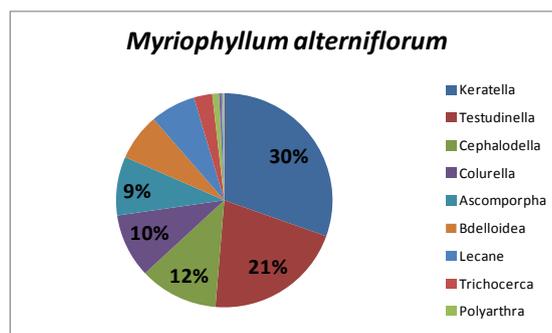


Figura 7.15. (Continuación)

El DCA mostró una ordenación de los hábitats, asociada fundamentalmente al primer eje, con una longitud de gradiente de 2,304 frente a 1,088 del segundo de los ejes. Ambos ejes explicaron conjuntamente un 71,4% de la varianza acumulada de los datos de las especies. Los hábitats más diferenciados según esta ordenación fueron *Carex* y *Potamogeton*. Los géneros de rotíferos *Trichortria*, *Anuraeopsis*, *Squatinella* y *Asplanchna* fueron los que determinaron, fundamentalmente, la diferenciación de la vegetación emergente, mientras que *Polyarthra*, *Euchlanis*, *Lepadella* y *Mytilina* hicieron lo propio en el caso del hidrófito de hojas flotantes. (Figura 7.16 y Tabla 7.9).

Tabla 7.9. Resultados del DCA realizado a partir de la abundancia de los géneros de rotíferos en las zonas identificadas en el lago Isoba.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4	Inercia total
Autovalores	0,418	0,110	0,000	0,000	0,740
Longitud de gradiente	2,304	1,088	0,238	0,238	
% de varianza acumulado de los datos de especies	56,5	71,4	71,4	71,4	
Suma de todos los autovalores					0,740

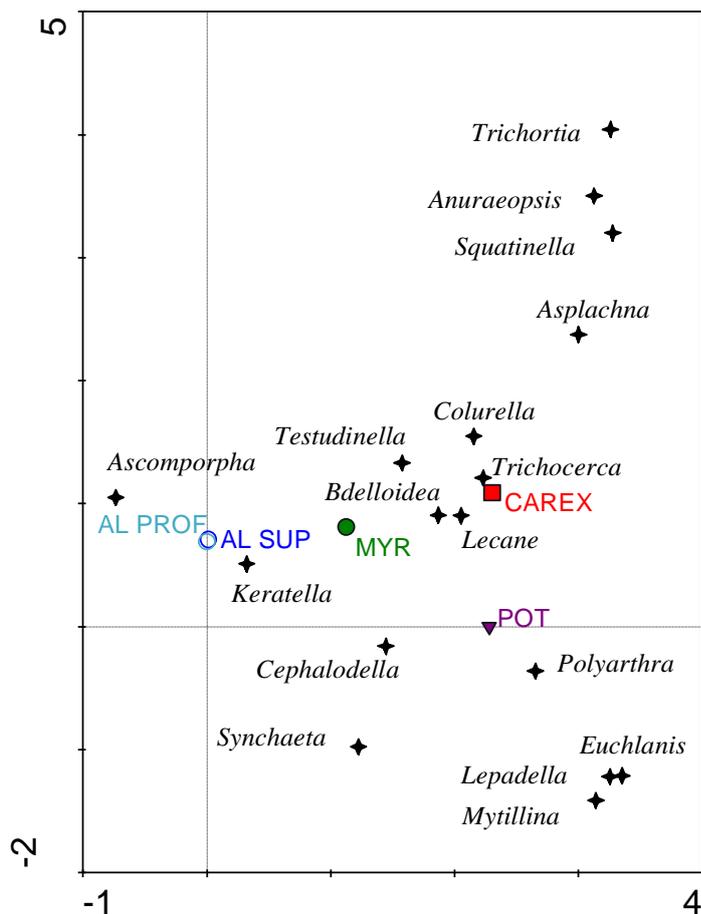


Figura 7.16. DCA representado con los datos de abundancia media de los diferentes géneros de rotíferos en los cinco hábitats estudiados en el lago Isoba. Las abreviaturas son: AL SUP = Agua libre superficial; AL PROF = Agua libre profunda; CAREX = *C. rostrata*; POT = *P. natans*; MYR= *M. alterniflorum*.

Tabla 7.8. Porcentajes de abundancia de cada género de rotíferos en cada hábitat estudiado en el lago Isoba. Las abreviaturas son: AL SUP = Agua libre superficial; AL PROF = Agua libre profunda; CAREX = *Carex rostrata* POT = *Potamogeton natans*; MYR = *Myriophyllum alterniflorum*.

%	ANUR	ASCO	ASPL	BDEL	CEPH	COLU	EUCH	KERA	LECA	LEPA	MYTI	POLY	SQUA	SYNC	TEST	TRIC	TRICH	TOTAL GÉNEROS
AL SUP	0,62	7,18	1,61	0,04	0	0	0	4,65	0	0	0	0,98	0	9,93	0	0,5	0	8 géneros
AL PROF	6,02	44,82	3,98	0	0	0	0	29,51	0	0	0	9,67	0	57,57	0,01	0	0	7 géneros
CAREX	87,8	0,85	64,26	8,26	1,24	20,63	33,88	2,11	11,18	30,39	23,13	26,87	86,44	0	8,51	17,64	100	16 géneros
POT	5,56	0,48	19	7,89	6,51	6,01	66,12	3,71	10,44	63,3	63,05	33,77	13,48	29,61	1,97	12,77	0	16 géneros
MYR	0	46,67	11,15	83,81	92,25	73,36	0	60,02	78,38	6,31	13,82	28,71	0,08	2,89	89,51	69,09	0	14 géneros

ANUR: Anuraeopsis; **ASCO:** Ascomorpha; **ASPL:** Asplanchna; **BDEL:** Bdelloidea; **CEPH:** Cephalodella; **COLU:** Colurella; **EUCH:** Euchlanis; **KERA:** Keratella; **LECA:** Lecane; **LEPA:** Lepadella; **MYTI:** Mytillina; **POLY:** Polyarthra; **SQUA:** Squatinella; **SYNC:** Synchaeta; **TEST:** Testudinella; **TRIC:** Trichocerca; **TRICH:** Trichortria

5.2. Estructura de la comunidad de rotíferos.

Los hábitats creados por las especies dominantes de macrófitos en el lago Isoba albergaron comunidades de rotíferos más ricas y diversas que el agua sin vegetación, destacando especialmente el entorno del hábitat litoral dominado por *Carex* y el cinturón de *Potamogeton*. El número de géneros identificados en estas zonas osciló entre 15 y 16 en el primero de los hábitats y entre 14 y 16 en el área de *Potamogeton*. En los lechos de *Myriophyllum* la riqueza fue, por término medio, de 12 géneros, mientras que en el agua sin vegetación no se superaron los 6 géneros. La diversidad media en la zona litoral alcanzó los 3,3 y 3,4 bits/individuo, mientras que en el hábitat creado por *Myriophyllum* fue ligeramente inferior (2,7 bits/individuo). La ausencia de vegetación implicó la existencia de comunidades de rotíferos mucho menos diversas, con un valor medio de 1,1 bits/individuo. De igual modo, los hábitats dominados por macrófitos fueron mucho más uniformes (valores medios de uniformidad entre 0,7 y 0,8) que las áreas sin vegetación (valor medio en torno a 0,4). En el caso de la abundancia total, en todos los hábitats a excepción del creado por *Myriophyllum* se registraron valores medios entre 400 y 2.500 individuos/litro, medidos, respectivamente, en la parte superficial y profunda del agua libre de vegetación, mientras que en los lechos de *Myriophyllum* la abundancia media superó los 10.000 individuos/litro (Figura 7.17).

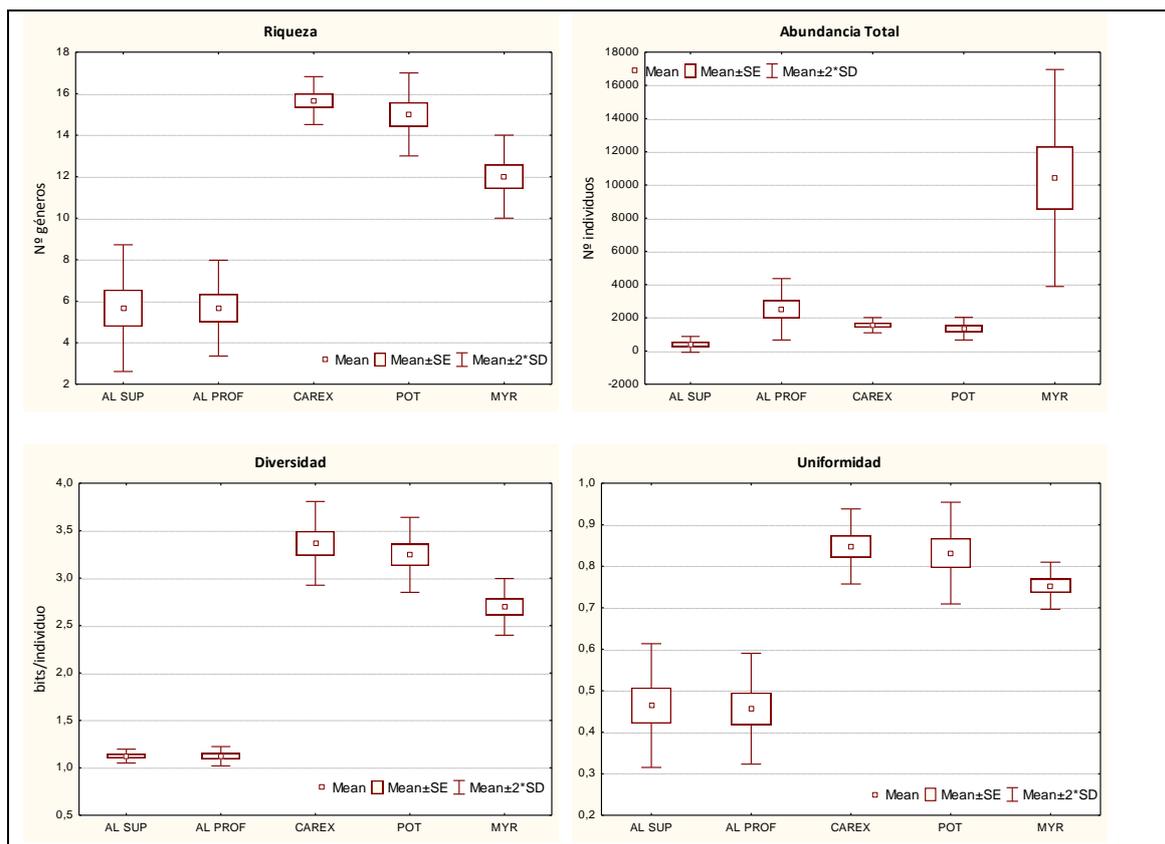


Figura 7.17. Gráficos box-plot de la riqueza, abundancia total, diversidad y uniformidad de los cinco hábitats estudiados en Isoba. Las abreviaturas son: AL SUP = Agua libre superficial; AL PROF = Agua libre profunda; CAREX = *C. rostrata*; POT = *P. natans*; MYR = *M. alterniflorum*.

RESULTADOS: LAGUNA GRANDE DE BABIA

1. Evolución temporal de las variables físico-químicas y del perifiton

1.1. Hábitats con y sin macrófitos

El análisis de la evolución temporal de las variables físico-químicas de los cuatro hábitats con vegetación (CV) frente al agua sin vegetación (SV) en la laguna Grande de Babia, mostró valores muy similares en ambas zonas durante todo el periodo de estudio.

El pH, la conductividad y la alcalinidad mostraron valores muy similares en ambos hábitats. El pH se mantuvo prácticamente constante en valores cercanos a 9. Por

su parte, tanto conductividad como alcalinidad mostraron una tendencia ligeramente ascendente. En el mes de junio la conductividad se situó en torno a 100 $\mu\text{S}/\text{cm}$ en las áreas sin vegetación y 120 $\mu\text{S}/\text{cm}$ en las zonas dominadas por las plantas, alcanzando en ambos casos un valor de 140 $\mu\text{S}/\text{cm}$, aproximadamente, en el mes de octubre. Inicialmente la alcalinidad en ambos hábitats fue de aproximadamente 0,9 meq/l y aumentó hasta alcanzar valores en torno a 1,2 y 1,3 meq/l en las zonas con y sin vegetación, respectivamente (Figura 7.18).

La concentración de nitrato fue también muy similar en ambos hábitats, manteniéndose prácticamente constante, con valores ligeramente superiores a cero durante todo el estudio, a excepción de un ascenso marcado en las áreas dominadas por macrófitos a principios de septiembre, alcanzando un valor superior a 0,06 mg/l. La concentración de nitrógeno total osciló entre 0,8 y 1,4 mg/l aproximadamente, destacando dos descensos a principios de agosto y a finales de septiembre. En el caso de las concentraciones de ortofosfato y fósforo total, la evolución temporal fue similar en ambos hábitats. Los valores más bajos de ortofosfato fueron registrados en junio y julio, con concentraciones entre 5-15 $\mu\text{g}/\text{l}$, seguidos de un aumento marcado en agosto, alcanzando un máximo en torno a 90 y 60 $\mu\text{g}/\text{l}$ en hábitats sin y con vegetación, respectivamente. La concentración de este nutriente disminuyó considerablemente en los muestreos finales, pero sin alcanzar los niveles iniciales. En cuanto al fósforo total, en ambos hábitats se registró un aumento destacable en el mes de julio, superando los 60 $\mu\text{g}/\text{l}$ en las áreas sin macrófitos y los 70 $\mu\text{g}/\text{l}$ en los hábitats dominados por la vegetación. Tras un descenso a principios de agosto las concentraciones de fósforo total se mantuvieron prácticamente constantes durante el resto del estudio, a excepción de la muestra recogida a principios de septiembre, cuando volvieron a ascender, especialmente en el agua sin vegetación (Figura 7.18).

Durante todo el periodo de estudio, la temperatura fue más alta en la zona con macrófitos, a excepción del muestreo inicial, cuando se registraron valores en torno a los 21 °C en los dos hábitats. La evolución temporal de esta variable fue similar en las zonas con y sin vegetación, puesto que tras un descenso marcado en el mes de julio, con valores en torno a 15 °C, la temperatura ascendió hasta alcanzar a mediados de agosto los valores más altos (aproximadamente 23 y 20 °C en los lechos de macrófitos y en el hábitat sin vegetación, respectivamente). A partir de ese momento, la temperatura disminuyó progresivamente hasta alcanzar valores alrededor de 12-13 °C en octubre. Por su parte, la concentración de clorofila *a* del fitoplancton mostró una tendencia ligeramente ascendente en las áreas ocupadas por macrófitos, pasando de 30 $\mu\text{g}/\text{l}$ a 50 $\mu\text{g}/\text{l}$ al final del estudio. En el agua sin vegetación, la concentración de clorofila se

mantuvo prácticamente constante, en torno a 30 µg/l, exceptuando la primera muestra recogida en septiembre, cuándo aumentó más del doble. La concentración de COD se mantuvo prácticamente constante en los lechos de macrófitos, oscilando entre 6 y 7 mg/l, mientras que en las áreas sin vegetación el rango de variación fue más amplio, entre 4,5 y 8 mg/l, aproximadamente. Por último, el % de saturación de oxígeno se mantuvo en todo el estudio en los dos hábitats en valores iguales o superiores al 100%, aunque la en el caso de las áreas ocupadas por macrófitos la variación entre especies fue considerable, especialmente hasta agosto (Figura 7.18).

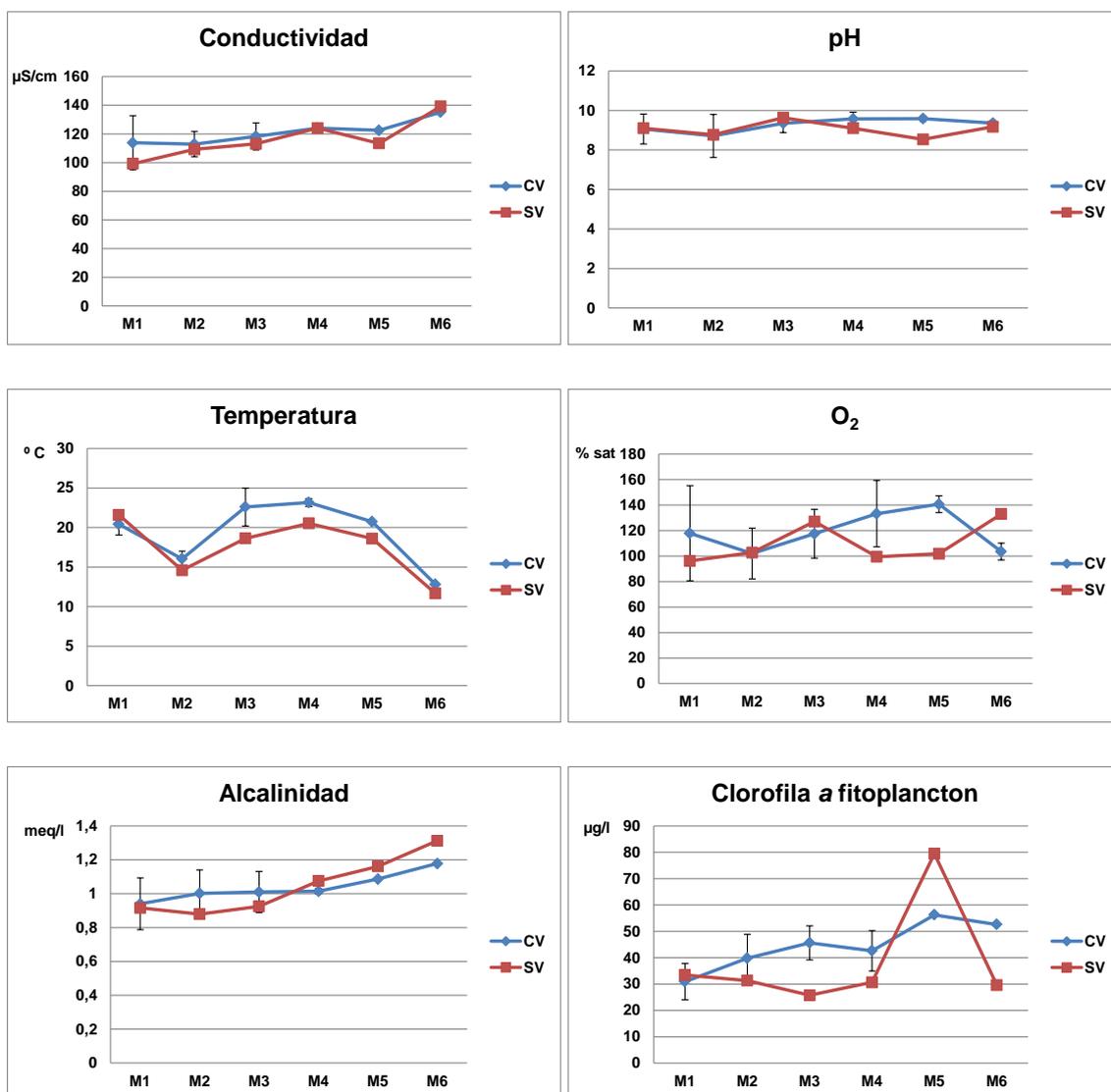


Figura 7.18. Evolución temporal de las variables físico-químicas en las áreas con vegetación (CV) y sin vegetación (SV) en la laguna Grande de Babia.

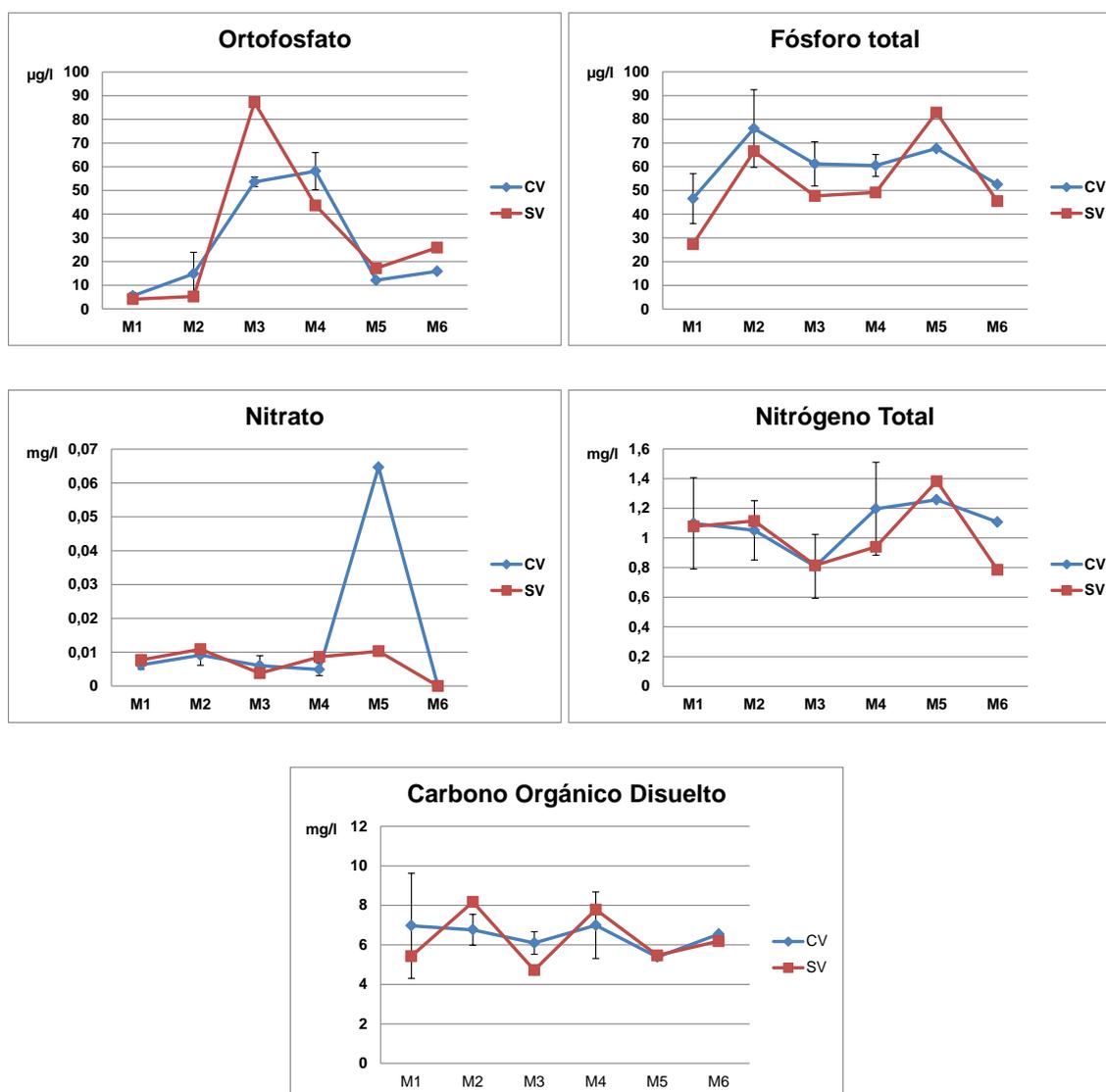


Figura 7.18. (Continuación)

1.2. Grupos funcionales de macrófitos y agua libre

La temperatura del agua mostró una evolución temporal similar en todos los hábitats ocupados por macrófitos, con máximos en agosto y una disminución progresiva hasta valores en torno a 12 °C al final del periodo de estudio. La conductividad y la alcalinidad aumentaron ligeramente, con valores muy similares en todos los hábitats a excepción del correspondiente a *Polygonum amphibium*, en el que tanto el contenido iónico como la alcalinidad fueron superiores. La conductividad fluctuó entre 100-140 µS/cm, mientras que la alcalinidad varió entre 0,8-1,3 meq/l, aproximadamente. Sin embargo, la conductividad en el hábitat de *Polygonum* disminuyó a lo largo del periodo estival, mientras que la alcalinidad se mantuvo prácticamente constante, en torno a 1,2 meq/l. Este hábitat también se diferenció del

resto en cuanto al valor de pH, pero en este caso por presentar valores ligeramente inferiores (8-9 frente 9-10 de los otros hábitats con vegetación) (Figura 7.19).

Los diferentes hábitats ocupados por macrófitos no coincidieron en el cambio temporal experimentado por el porcentaje de saturación O₂. Las principales diferencias entre hábitats estuvieron marcadas por las zonas dominadas por *Myriophyllum spicatum* y por *Polygonum*. En el hábitat del primero se midieron los valores más altos, entre 140-160%, mientras que el hábitat de *Polygonum*, por su parte, presentó los valores más bajos, pero con una tendencia temporal ascendente (Figura 7.19).

Las concentraciones de nitrato y ortofosfato fueron muy similares en todos los hábitats estudiados. En el caso del nitrato, su concentración se mantuvo prácticamente constante en valores ligeramente superiores a cero durante todo el estudio, exceptuando un ascenso marcado en el lecho de *Myriophyllum* a principios de septiembre, alcanzando un valor superior a 0,06 mg/l. La concentración de ortofosfato, por su parte, mostró una tendencia claramente ascendente hasta el mes de agosto, especialmente en la zona sin vegetación, donde se registraron valores superiores a 80 µg/l. Durante el resto del estudio, la concentración de este nutriente disminuyó considerablemente, pero sin llegar a los niveles iniciales. En cuanto a la concentración de fósforo total, osciló entre 25 y 100 µg/l, aproximadamente. Los valores más altos fueron registrados en el entorno de *Polygonum*, mientras que en la zona de agua libre se midieron los más bajos. La evolución temporal de este nutriente en todos los hábitats fue muy parecida, con ascensos a finales de junio y principios de septiembre. En el caso del nitrógeno total, en el hábitat creado por *Myriophyllum* se midieron las concentraciones más altas (entre 1 y 1,5 mg/l, aproximadamente). La concentración en el resto de hábitats fue bastante similar, aunque ligeramente inferior en el lecho de *Polygonum*, con valores entre 0,5 y 1,1 mg/l. La evolución temporal fue similar en todos los hábitats (Figura 7.19).

La concentración de clorofila *a* del fitoplancton en las áreas sin vegetación fue por lo general durante todo el estudio ligeramente inferior a la de los hábitats creados por los macrófitos. Las mayores concentraciones se registraron hasta agosto en el lecho de *Polygonum* y durante el resto del periodo de estudio en el entorno de *Myriophyllum*, a excepción del máximo recogido en el agua sin vegetación. En cuanto a la concentración de COD, no existió una tendencia temporal definida. Los valores registrados al inicio del estudio en los hábitats creados por *Ranunculus* y *Myriophyllum* casi duplicaron los del resto de hábitats (valores de aproximadamente 9 mg/l, frente a 4-5,5 mg/l en el resto de zonas). Sin embargo, en las muestras recogidas a finales de julio las diferencias no fueron tan marcadas y a partir de agosto la

tendencia temporal de esta variable en todos los hábitats fue muy parecida (Figura 7.19).

Para cada una de las especies analizadas, la evolución temporal de las variables relacionadas con el perifiton (clorofila *a*, SST, SSV y feopigmentos) fue muy similar; sin embargo existieron diferencias importantes entre ellas, aunque hay que tener en cuenta que la comparación sólo ha sido posible en la primera fase del periodo de estudio. Solo en el perifiton asociado a *Ranunculus peltatus* y sobre todo a *Myriophyllum*, se observó una cierta tendencia de cambio temporal, con un aumento en todos los parámetros a partir de agosto, alcanzándose valores muy superiores a los que se habían registrado para todas las especies hasta dicho mes. Las concentraciones más bajas de clorofila *a* y feopigmentos se midieron en el perifiton de *Glyceria fluitans*, mientras que SST y SSV fueron inicialmente más bajos en *Polygonum*. El índice de autótrofos correspondiente a *Ranunculus* y *Myriophyllum* fue especialmente bajo, aunque se incrementó hasta alcanzar máximos en torno a 100. *Polygonum* presentó inicialmente valores del índice similares *Ranunculus* y *Myriophyllum*, aumentando marcadamente en agosto. Por último, en el perifiton que crece sobre *Glyceria*, se registraron, de forma general, los valores más altos del índice, especialmente a finales de julio, cuando el valor del mismo ascendió a 250 (Figura 7.19).

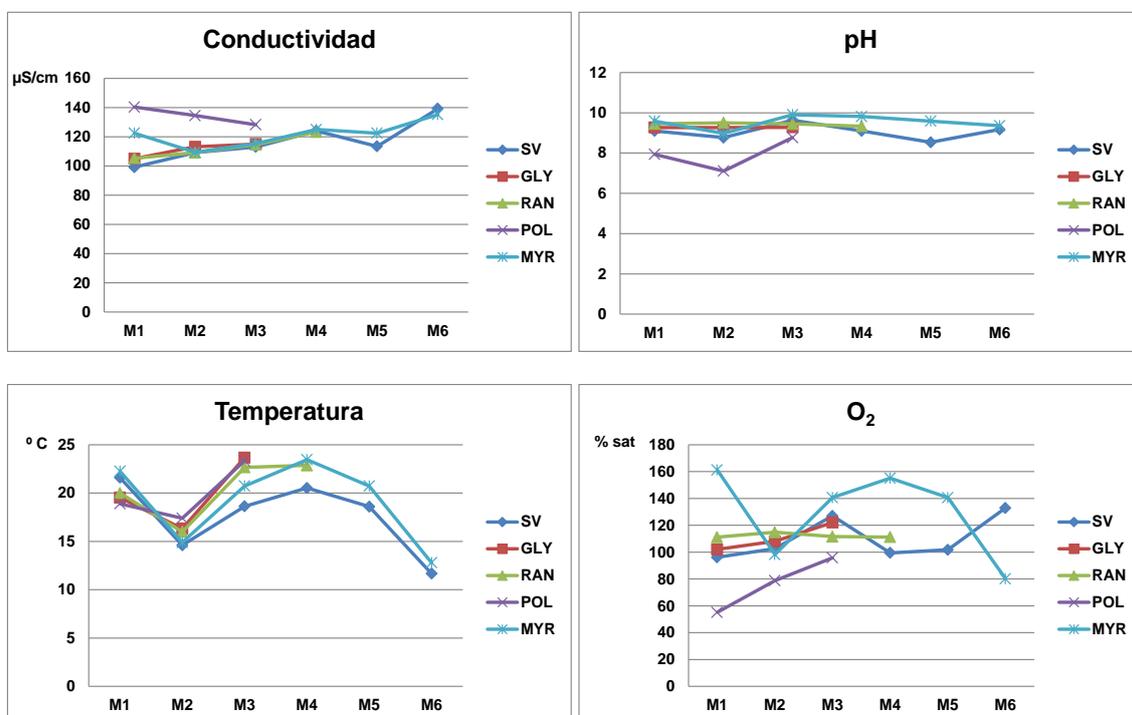
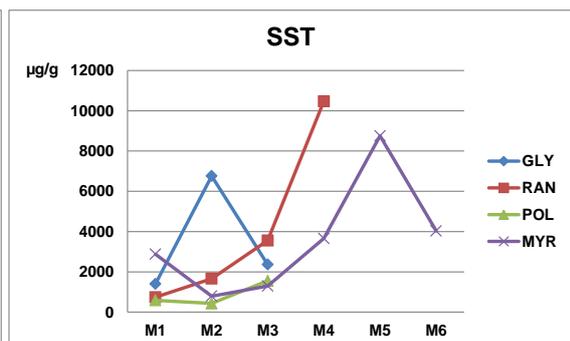
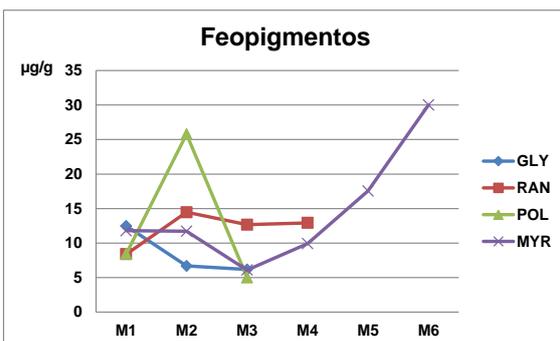
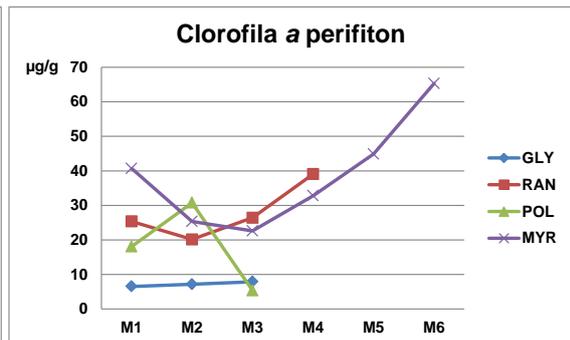
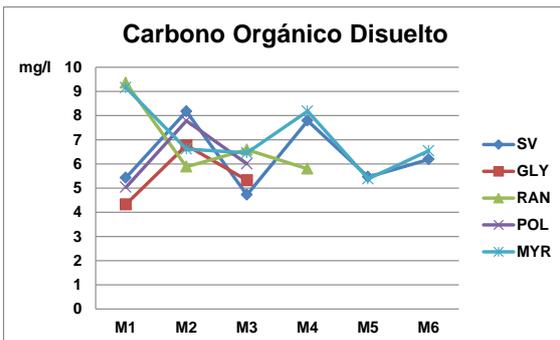
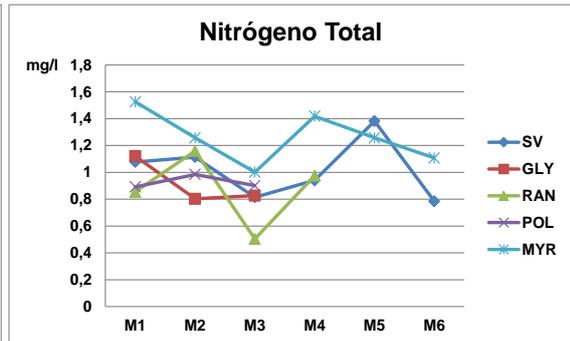
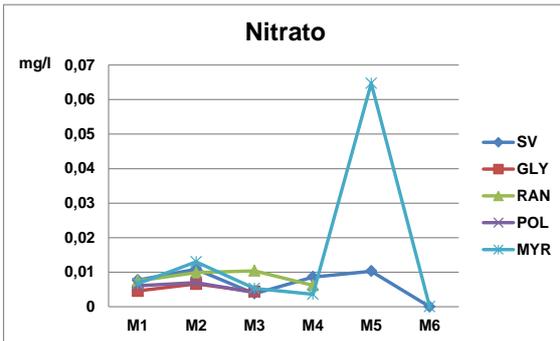
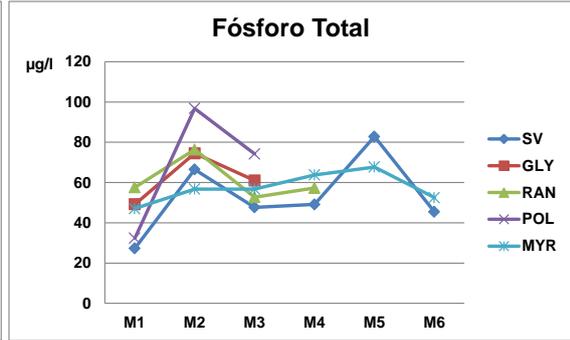
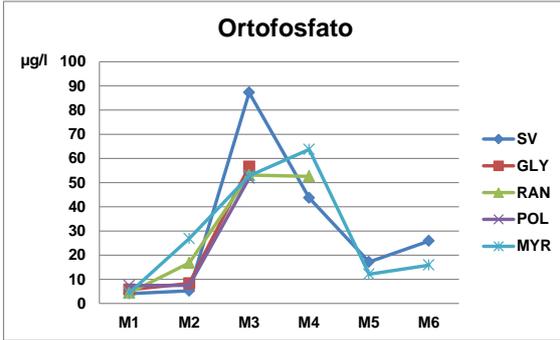
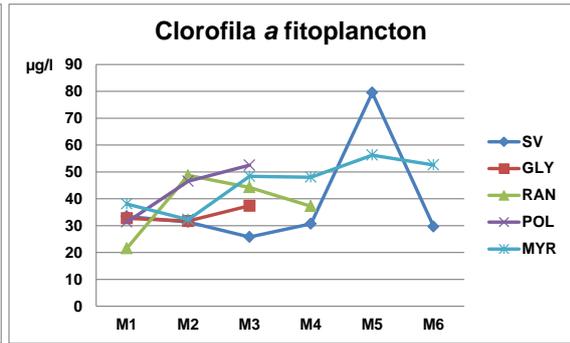
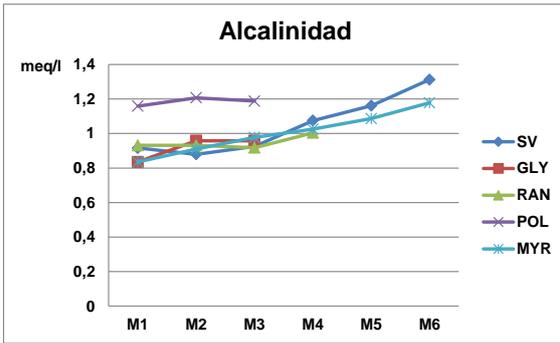


Figura 7.19. Evolución temporal de las variables físico-químicas y del perifiton en los cinco hábitats estudiados en la laguna Grande de Babia. Abreviaturas: SV = sin vegetación; GLY = *Glyceria fluitans*; RAN = *Ranunculus peltatus*; POL = *Polygonum amphibium*; MYR = *Myriophyllum spicatum*.



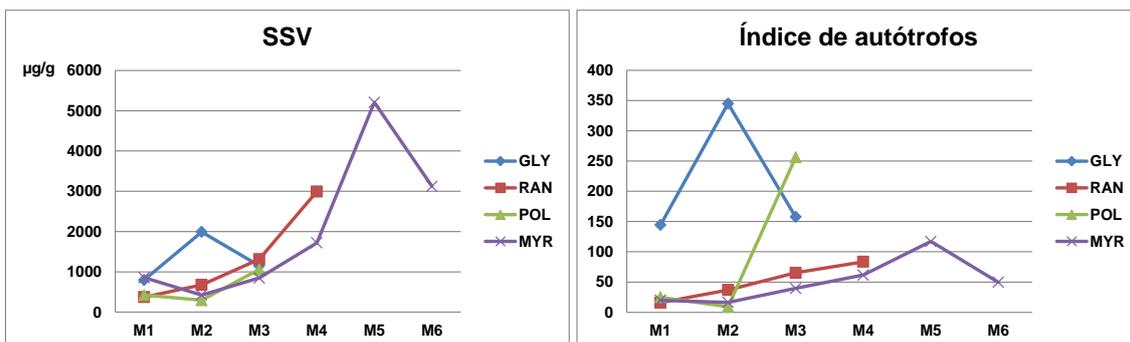


Figura 7.19. (Continuación)

2. Evolución temporal de la biomasa de los macrófitos

La biomasa de *M. spicatum* fue mucho mayor que la del resto de macrófitos. Esta especie mostró su máximo desarrollo en el mes de julio, con valores por encima de 1100 g/m². Sin embargo, su biomasa disminuyó marcadamente en agosto, volviendo a aumentar en los muestreos finales, cuando se registró un repunte de crecimiento, alcanzando valores en torno a 1000 g/m². La biomasa de *G. fluitans* y de *P. amphibium* apenas varió durante el período en el que estuvieron presentes, mientras que la biomasa de *R. peltatus* disminuyó a lo largo del todo el periodo de estudio (Figura 7.20).

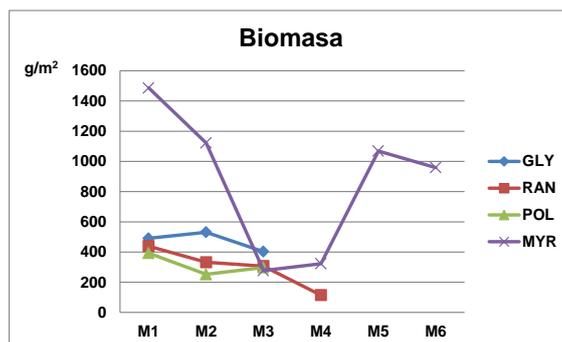


Figura 7.20. Evolución temporal de la biomasa de los macrófitos estudiados en la laguna Grande de Babia. Abreviaturas: SV = sin vegetación; GLY = *Glyceria fluitans*; RAN = *Ranunculus peltatus*; POL = *Polygonum amphibium*; MYR = *Myriophyllum spicatum*.

3. Diferenciación de hábitats en función de las características químicas

3.1. Grupos funcionales de macrófitos y agua libre

En el Análisis de Componentes Principales realizado a partir de las características químicas medidas en todos los hábitats, incluido el área libre de vegetación, los dos primeros ejes explicaron el 78,4% de la variabilidad del conjunto de los datos (Tabla 7.10). Las formas disueltas de los nutrientes se mostraron como las variables más determinantes de la ordenación de los hábitats estudiados. El ortofosfato fue la variable más correlacionada con el primer eje, que explicó casi el 67% de la varianza total, mientras que el segundo eje estuvo definido por el resto de las variables relacionadas con el estado trófico de la laguna, es decir las formas totales de nitrógeno y fósforo, clorofila y nitrato, aunque esta última fue la variable más correlacionada con el eje 2. Las concentraciones de clorofila *a* del fitoplancton, fósforo total y nitrógeno total también estuvieron relacionadas con este eje (Figura 7.21).

En el diagrama de ordenación, las muestras recogidas en los diferentes muestreos, independientemente del hábitat, se situaron próximas entre sí, lo que indica una ordenación temporal del conjunto del lago, más que diferencias creadas por los diferentes hábitats. Por lo general, las muestras correspondientes al inicio del periodo de crecimiento de los macrófitos se situaron en los extremos negativos de ambos gradientes como reflejo de una menor concentración de nutrientes y de clorofila *a* del fitoplancton (Figura 7.21).

El ANOSIM corroboró la ausencia de diferencias significativas entre hábitats ($R = -0,1668$; $p = 0,9913$).

Tabla 7.10. Resultados del Análisis de Componentes Principales en las zonas de muestreo con y sin vegetación de la laguna Grande de Babia.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4	Varianza total
Autovalores	0,669	0,115	0,071	0,049	1,000
% de varianza acumulado de los datos de especies	66,9	78,4	85,5	90,5	1,000
Suma de todos los autovalores					1,000

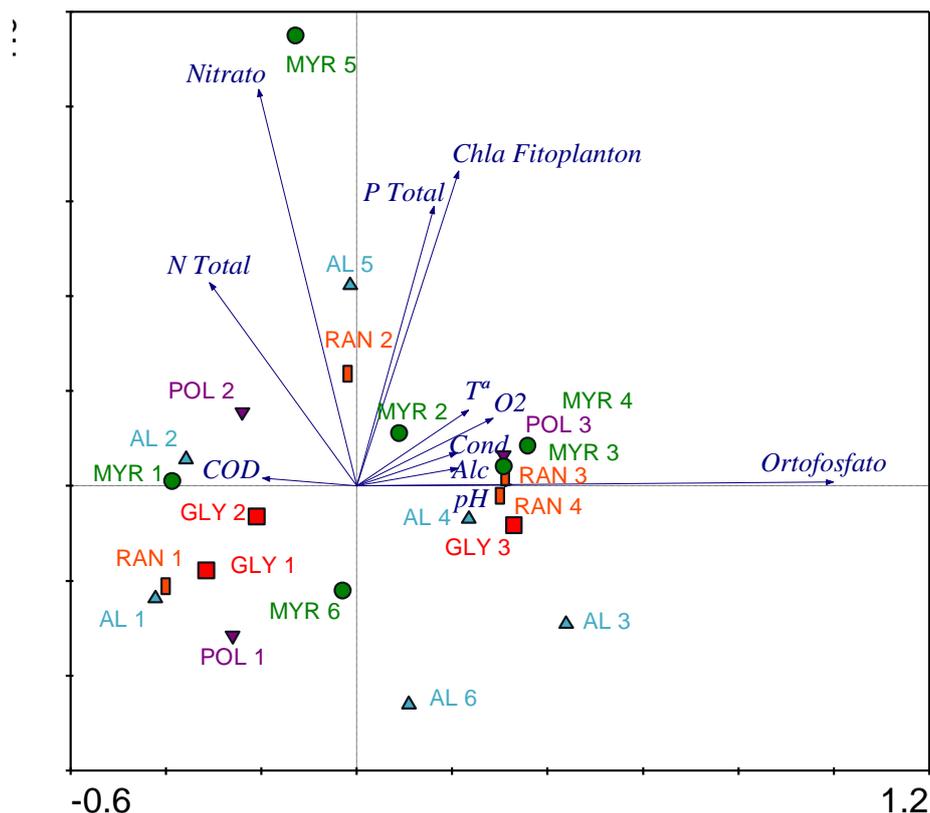


Figura 7.21. Análisis de Componentes Principales realizado con las variables medidas en el agua en las zonas de muestreo con vegetación de la laguna Grande de Babia. Abreviaturas: GLY = *Glyceria fluitans*; RAN = *Ranunculus peltatus*; POL = *Polygonum amphibium*; MYR = *Myriophyllum spicatum*; AL = Agua libre de vegetación.

3.2. Grupos funcionales de macrófitos

En el Análisis de Componentes Principales realizado a partir de las variables medidas en el agua y las relacionadas con el perifiton en los diferentes hábitats creados por los macrófitos en la laguna Grande de Babia, los dos primeros ejes explicaron el 63,2% de la variabilidad total de los datos (Tabla 7.11). La ordenación a lo largo del primer eje estuvo determinada fundamentalmente por SST y SSV y, en menor medida, por el pH, la clorofila *a* del fitoplancton y el % de saturación de oxígeno. Estas variables representaron conjuntamente el 40,9% de la variabilidad total. Las concentraciones de ortofosfato, clorofila *a* del perifiton y feopigmentos fueron las variables con una correlación más elevada con el segundo eje (Figura 7.22).

Las características físico-químicas y perifíticas de los diferentes hábitats creados por los cuatro macrófitos dominantes en la laguna Grande de Babia no determinan una segregación clara de hábitats, sino que la ordenación está determinada fundamentalmente por variaciones temporales de las variables en el conjunto del sistema lacustre. En general, se observa un aumento de perifiton con el paso del tiempo

y, en menor medida, de fitoplancton. Las variaciones en el contenido de ortofosfato también se reflejaron en esta ordenación, diferenciándose claramente las muestras del tercer muestreo (Figura 7.22).

La ausencia de diferencias notables en la hidroquímica entre hábitats de macrófitos fue corroborada por el ANOSIM ($R = -0,0227$; $p = 0,4414$), que no detectó ninguna diferencia estadísticamente significativa.

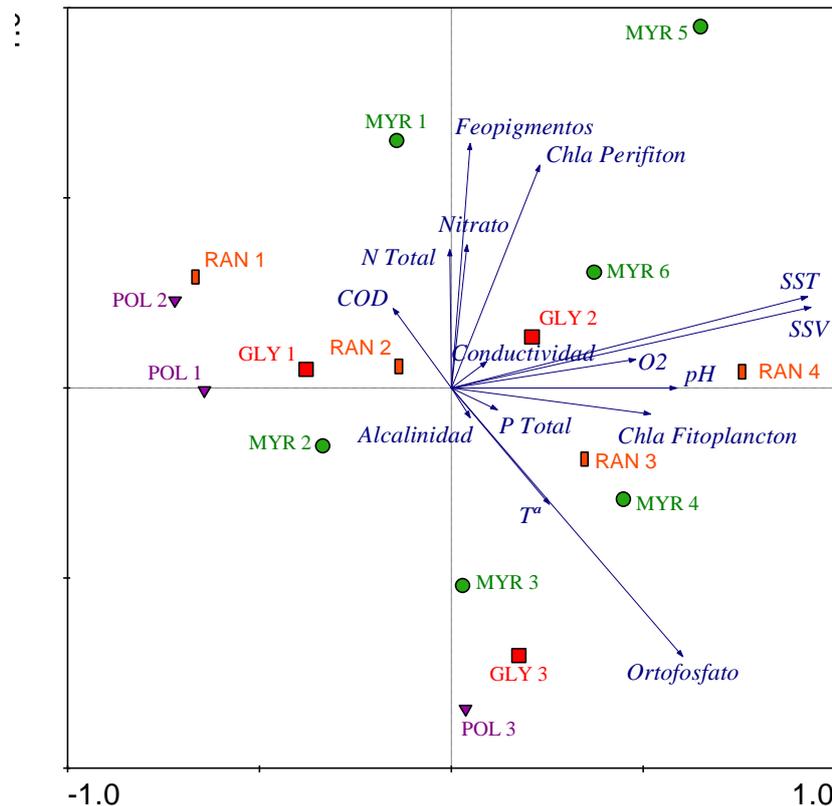


Figura 7.22. Análisis de Componentes Principales realizado con las variables medidas en el agua y las relacionadas con el perifiton en las zonas de muestreo con vegetación de la laguna Grande de Babia. Abreviaturas: GLY = *Glyceria fluitans*; RAN = *Ranunculus peltatus*; POL = *Polygonum amphibium*; MYR = *Myriophyllum spicatum*.

Tabla 7.11. Resultados del Análisis de Componentes Principales en las zonas de muestreo con vegetación de la laguna Grande de Babia.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4	Varianza total
Autovalores	0,409	0,223	0,153	0,122	1,000
% de varianza acumulado de los datos de especies	40,9	63,2	78,4	90,6	1,000
Suma de todos los autovalores					1,000

4. Composición funcional de la comunidad zooplanctónica de la laguna Grande de Babia y de los hábitats dominantes

La comunidad zooplanctónica estuvo dominada por rotíferos, que representaron el 98,29% del total de individuos, siendo la abundancia de cladóceros y copépodos mucho menor. Dentro de éstos, los más abundantes fueron los copépodos, que representaron el 1,36 % del total de individuos. La abundancia relativa de cladóceros pequeños y grandes fue tan solo del 0,32 y 0,03%, respectivamente.

El hábitat creado por *Myriophyllum spicatum* albergó la mayor parte del zooplancton en esta laguna (43% del total de individuos identificados), lo que equivale a más de 8.000 individuos/litro. El resto de zooplancters prefirieron, prioritariamente, la zona litoral del lago, distribuyéndose el 25% del total en el entorno de *Glyceria fluitans*, lo que en términos de abundancia absoluta equivale a más de 4.500 individuos/litro. Entre los hidrófitos de hojas flotantes, *Ranunculus peltatus* y *Polygonum amphibium*, existió cierta preferencia por el primero, de hojas más diseccionadas. El porcentaje de individuos recogidos en la zona sin vegetación fue muy bajo, con menos de 200 individuos/litro, lo que supone un 1,1% del total de la comunidad zooplanctónica (Figuras 7.23 y 7.24 y Tabla 7.12).

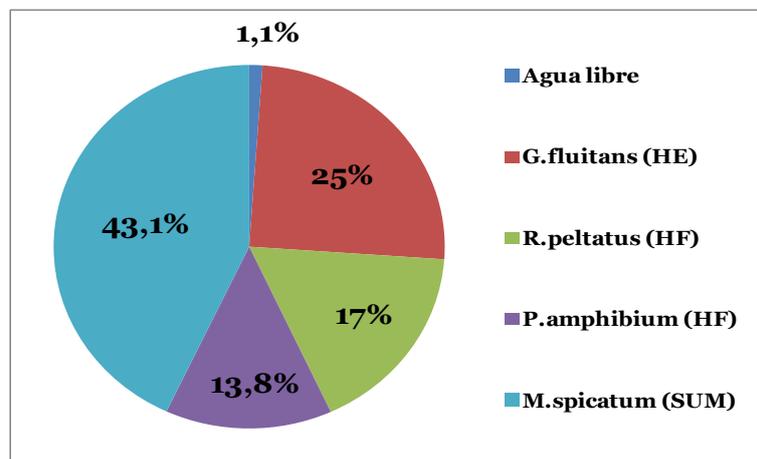


Figura 7.23. Abundancia relativa (%) del total del zooplancton identificado en los diferentes hábitats establecidos en la laguna Grande de Babia.

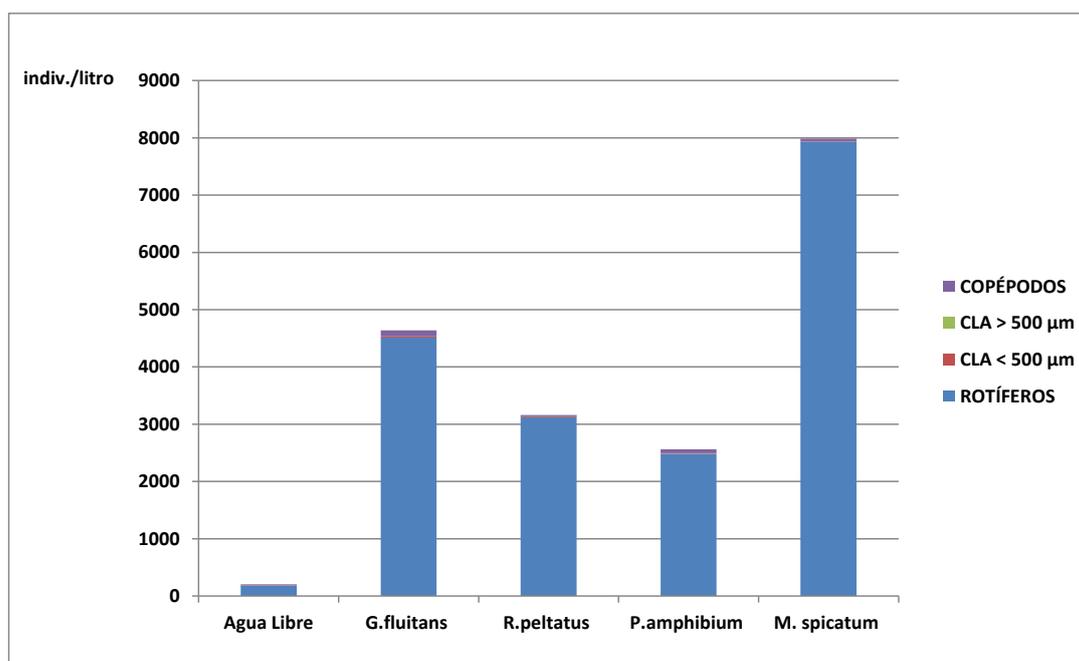


Figura 7.24. Abundancia absoluta de cada grupo de zooplancton identificado en los diferentes hábitats establecidos en la laguna Grande de Babia.

Tabla 7.12. Valores medios de abundancia y desviación estándar de cada grupo de zooplancton en los diferentes hábitats establecidos en la laguna Grande de Babia. Abreviaturas: AL = agua libre; GLY = *Glyceria fluitans*; RAN = *Ranunculus peltatus*; POL = *Polygonum amphibium*; MYR = *Myriophyllum spicatum*.

	AL	GLY	RAN	POL	MYR
COPÉPODOS	15,55 ± 2,20	108,20 ± 60,26	21,50 ± 0,50	68,60 ± 87,33	38,37 ± 23,34
CLA > 500 µm	0,39 ± 0,05	1,61 ± 1,83	0,764 ± 0,40	0,94 ± 0,96	1,03 ± 0,96
CLA < 500 µm	8,96 ± 2,11	15,94 ± 5,84	15,92 ± 18,80	10,61 ± 11,95	7,95 ± 3,64
ROTÍFEROS	177,62 ± 82,23	4513,32 ± 2026,31	3122,22 ± 200,23	2480,37 ± 1392,21	7936,30 ± 1074,23

La elevada abundancia de rotíferos implicó que los cinco hábitats estudiados estuviesen dominados por este grupo. En todos los lechos de macrófitos la abundancia relativa de rotíferos superó el 96% del total, mientras que en la zona central del lago, sin vegetación, este valor fue ligeramente inferior, en torno al 87%. En este hábitat los copépodos y cladóceros < 500 µm tuvieron cierta importancia, con abundancias relativas de 7,7 y 4,4%, respectivamente (Figura 7.25).

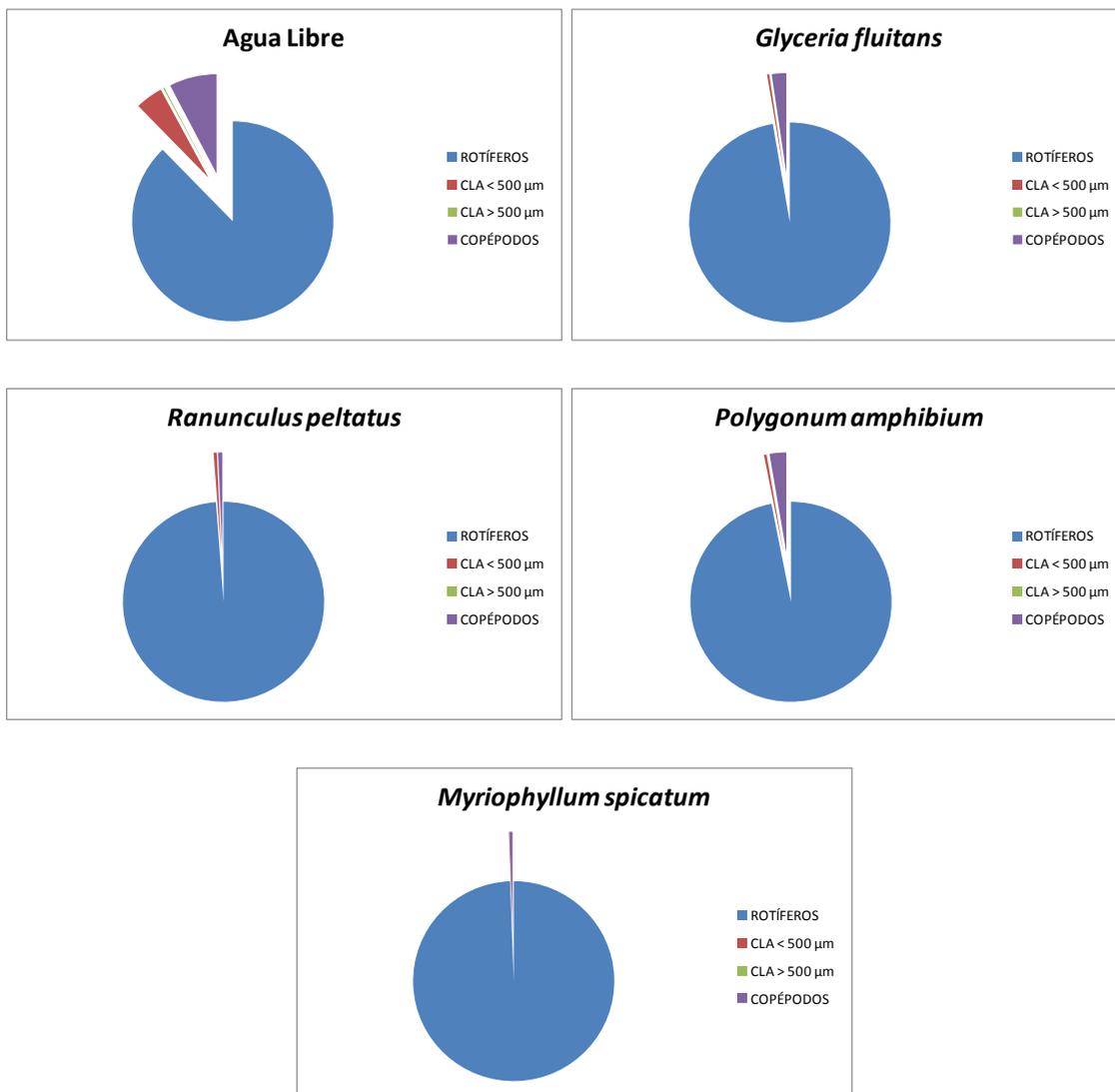


Figura 7.25. Abundancia relativa (%) de cada grupo de zooplancton en cada hábitat de la laguna Grande de Babia.

En cuanto a la preferencia de cada grupo de zooplancton por los diferentes hábitats estudiados, aunque más del 40% de los rotíferos se contabilizaron en el área ocupada por *Myriophyllum*, también estuvieron presentes en las restantes formas de crecimiento, especialmente asociados a *Glyceria* (25%). Sin embargo, su presencia en las áreas sin vegetación se redujo a un 1%. Además, en el hábitat dominado por *Glyceria* se midieron las mayores abundancias de copépodos y cladóceros > 500 µm, contrariamente a lo registrado en el agua libre, hábitat que albergó el 6 y 8%, respectivamente, de los mismos. Más de la mitad de los cladóceros pequeños se distribuyeron entre los lechos de *Glyceria* y *Ranunculus*, aunque también estuvieron presentes en porcentajes entre el 13 y el 18% en el resto de hábitats (Figura 7.26).

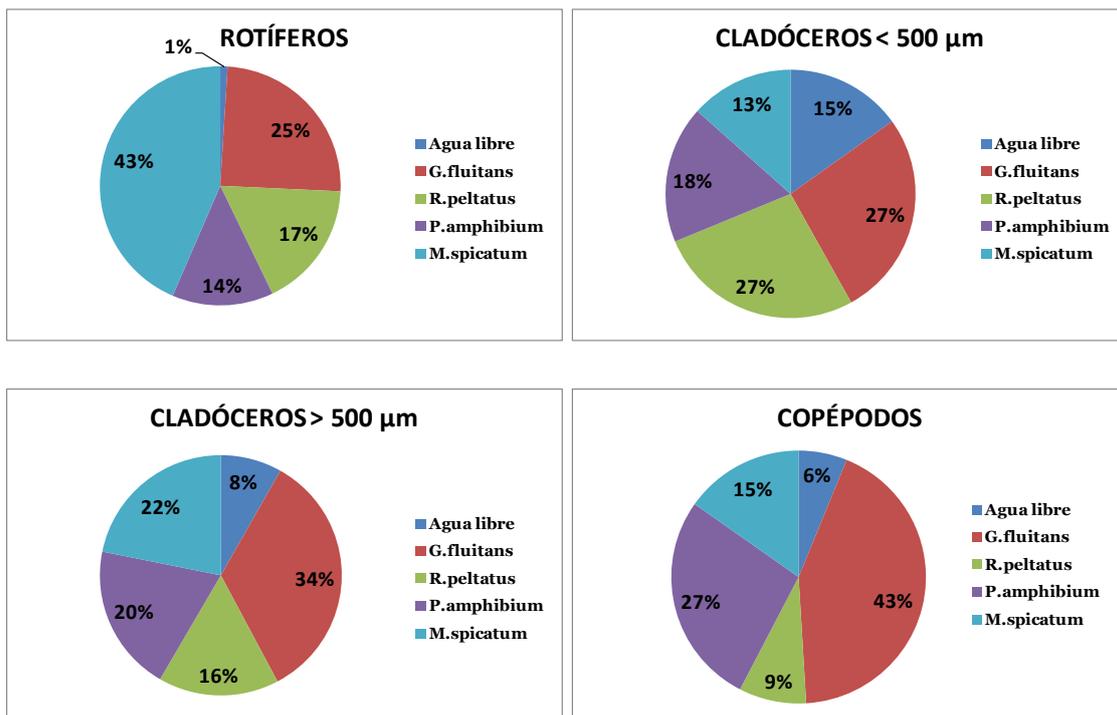


Figura 7.26. Distribución (%) de los diferentes grupos de zooplancton en los cinco hábitats de la laguna Grande de Babia.

Las diferencias entre hábitats estuvieron motivadas, fundamentalmente, por diferencias en la abundancia de rotíferos. La comunidad zooplanctónica ligada al agua libre fue la que mostró mayores diferencias con el resto de hábitats (valores de disimilitud media por encima del 83% en todos los casos), como consecuencia de la escasa presencia de rotíferos. La diferencia fue especialmente marcada respecto a *Myriophyllum*, con una disimilitud media superior al 95%. Por el contrario, el zooplancton de los hábitats creados por *Glyceria*, *Ranunculus* y *Polygonum* fue bastante similar, con disimilitudes entre 24 y 34 %, aproximadamente (Figura 7.27 y Tabla 7.13).

Tabla 7.13. Resultados del análisis SIMPER sobre los datos de abundancia de los diferentes grupos de zooplancton en los cinco hábitats establecidos en la laguna Grande de Babia. Se muestran los grupos con mayor contribución a la disimilitud de los mismos (nivel de corte 90%).

	Agua libre	<i>M. spicatum</i>	Disimilitud media: 95,09%	
Grupos de zooplancton	<u>Abundancia media</u>	<u>Abundancia media</u>	<u>% contribución</u>	<u>% acumulado</u>
Rotíferos	178	7940	99,62	99,62
	Agua libre	<i>G. fluitans</i>	Disimilitud media: 90,51 %	
Grupos de zooplancton	<u>Abundancia media</u>	<u>Abundancia media</u>	<u>% contribución</u>	<u>% acumulado</u>
Rotíferos	178	4510	96,93	96,93
	Agua libre	<i>R. peltatus</i>	Disimilitud media: 88,15%	
Grupos de zooplancton	<u>Abundancia media</u>	<u>Abundancia media</u>	<u>% contribución</u>	<u>% acumulado</u>
Rotíferos	178	3120	99,39	99,39
	Agua libre	<i>P. amphibium</i>	Disimilitud media: 83,36%	
Grupos de zooplancton	<u>Abundancia media</u>	<u>Abundancia media</u>	<u>% contribución</u>	<u>% acumulado</u>
Rotíferos	178	2480	98,04	98,04
	<i>P. amphibium</i>	<i>M. spicatum</i>	Disimilitud media: 53,87%	
Grupos de zooplancton	<u>Abundancia media</u>	<u>Abundancia media</u>	<u>% contribución</u>	<u>% acumulado</u>
Rotíferos	2480	7940	98,86	98,86
	<i>R. peltatus</i>	<i>M. spicatum</i>	Disimilitud media: 43,22%	
Grupos de zooplancton	<u>Abundancia media</u>	<u>Abundancia media</u>	<u>% contribución</u>	<u>% acumulado</u>
Rotíferos	3120	7940	99,23	99,23
	<i>G. fluitans</i>	<i>P. amphibium</i>	Disimilitud media: 34,41%	
Grupos de zooplancton	<u>Abundancia media</u>	<u>Abundancia media</u>	<u>% contribución</u>	<u>% acumulado</u>
Rotíferos	4510	2480	95,44	95,44
	<i>G. fluitans</i>	<i>M. spicatum</i>	Disimilitud media: 29,69%	
Grupos de zooplancton	<u>Abundancia media</u>	<u>Abundancia media</u>	<u>% contribución</u>	<u>% acumulado</u>
Rotíferos	4510	7940	97,67	97,67
	<i>R. peltatus</i>	<i>P. amphibium</i>	Disimilitud media: 25,10%	
Grupos de zooplancton	<u>Abundancia media</u>	<u>Abundancia media</u>	<u>% contribución</u>	<u>% acumulado</u>
Rotíferos	3120	2480	96,05	96,05
	<i>G. fluitans</i>	<i>R. peltatus</i>	Disimilitud media: 23,66%	
Grupos de zooplancton	<u>Abundancia media</u>	<u>Abundancia media</u>	<u>% contribución</u>	<u>% acumulado</u>
Rotíferos	4510	3120	93,61	93,61

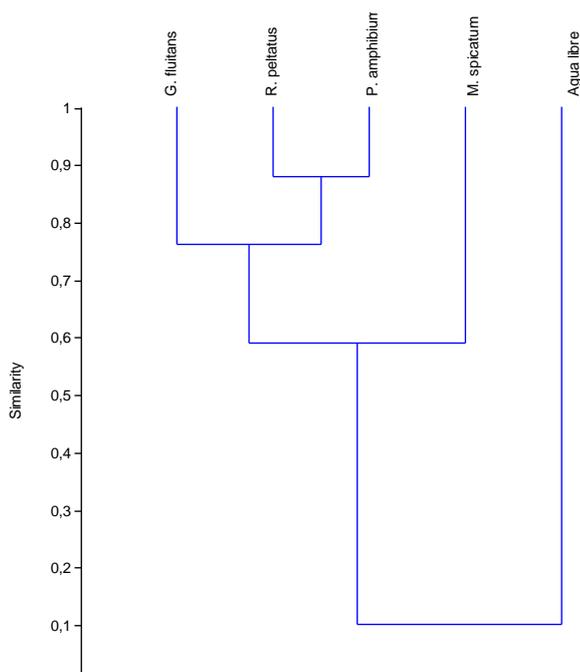


Figura 7.27. Resultado del análisis cluster (Medida de similitud Bray-Curtis) con los datos de abundancia media de los diferentes grupos de zooplancton en los cinco hábitats de la laguna Grande de Babia.

Al igual que en Isoba, no existieron diferencias significativas entre los hábitats estudiados en relación a los cladóceros de mayor tamaño. Sin embargo, en los cladóceros < 500 µm se detectaron diferencias entre el hábitat creado por *Glyceria* y los lechos de *Ranunculus* y *Polygonum*, debido a que, exceptuando en una de las réplicas recogidas en cada uno de los hábitats asociados a los hidrófitos flotantes, la abundancia de este grupo de zooplancton en el entorno de los mismos fue bastante baja. Los copépodos ocuparon principalmente el hábitat de *Glyceria*, lo que lo diferenció significativamente del resto. La elevada abundancia de rotíferos en el entorno de *Myriophyllum* lo diferenció significativamente del resto de hábitats. Ocurre lo mismo con el agua libre, pero en este caso debido a la reducida abundancia de rotíferos en este hábitat. Además, la mayor abundancia de este grupo de zooplancton en el entorno de *Glyceria* lo diferenció del hábitat creado por *Polygonum* (Tabla 7.14).

Tabla 7.14. Resultados del modelo lineal generalizado (GLM: Generalized Linear Model) realizado a partir de los datos de abundancia de las diferentes comunidades de zooplancton en los 5 hábitats estudiados en la laguna Grande de Babia. En la tabla se han destacado los pares de hábitats entre los que se registraron diferencias significativas (*) = $p < 0,001$; ** = $p < 0,01$; * = $p < 0,05$). Las abreviaturas son: AL = Agua libre; GLY = *Glyceria fluitans*; RAN = *Ranunculus peltatus*; POL = *Polygonum amphibium*; MYR = *Myriophyllum spicatum*.**

BABIA	ROTÍFEROS	CLA < 500 μ m	CLA > 500 μ m	COPEÓPODOS
AL-GLY	***	n.S.	n.S.	**
AL-RAN	***	n.S.	n.S.	n.S.
AL-POL	***	n.S.	n.S.	n.S.
AL-MYR	***	n.S.	n.S.	n.S.
GLY-RAN	n.S.	*	n.S.	**
GLY-POL	*	*	n.S.	*
GLY-MYR	***	n.S.	n.S.	*
RAN-POL	n.S.	n.S.	n.S.	n.S.
RAN-MYR	***	n.S.	n.S.	n.S.
POL-MYR	***	n.S.	n.S.	n.S.

5. Comunidad de rotíferos

5.1. Composición de la comunidad de rotíferos. Distribución en los diferentes hábitats.

En la laguna Grande de Babia se identificaron 18 géneros de rotíferos. El género más abundante fue *Colurella*, que supuso el 27% del total de individuos, lo que equivale a más de 5.000 individuos/litro. Este género junto con *Lecane*, *Trichocerca*, *Bdelloidea* y *Polyarthra* englobaron más del 75% de todos los individuos identificados. La abundancia absoluta de estos cuatro géneros superó los 2000 individuos/litro en todos los casos. En el extremo opuesto se situaron géneros como *Mytillina*, *Synchaeta*, *Squatinella* o *Filinia*, cuya presencia fue muy limitada, con abundancias absolutas entre 0 y 5 individuos/litro. (Figuras 7.28 y 7.29).

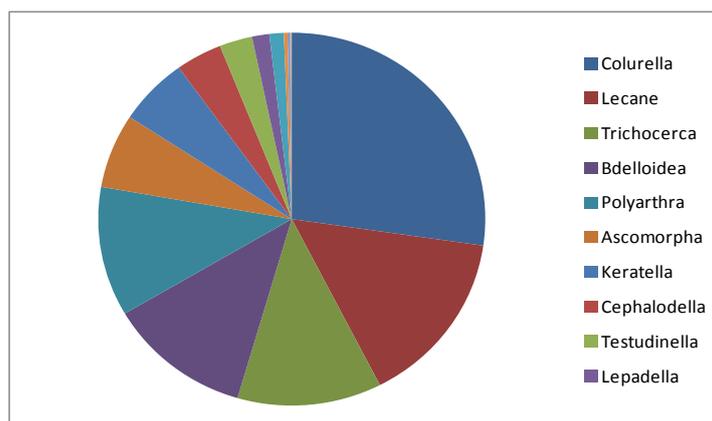


Figura 7.28. Abundancia relativa (%) de los diferentes géneros de rotíferos identificados en la laguna Grande de Babia.

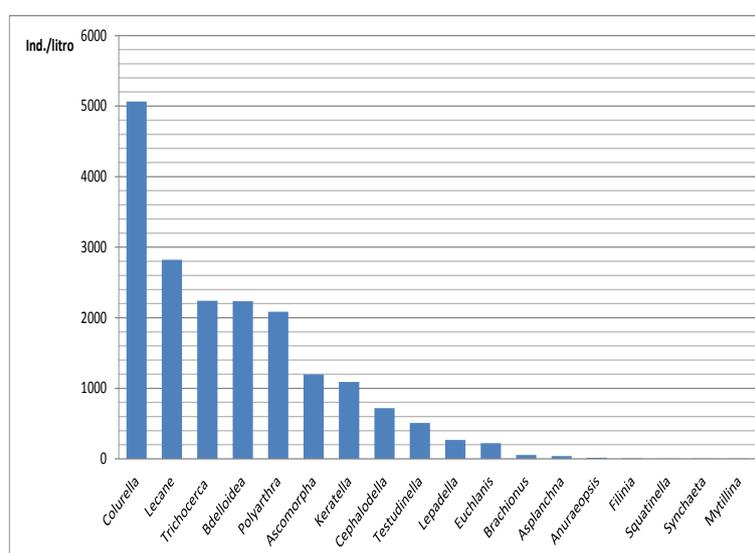


Figura 7.29. Abundancia absoluta de los diferentes géneros de rotíferos identificados en la laguna Grande de Babia.

A diferencia de lo que ocurría en el lago Isoba, donde las áreas sin vegetación albergaron un escaso número de géneros de rotíferos, este hábitat en la laguna Grande de Babia registró 16 de los 18 géneros de rotíferos identificados; si bien la abundancia relativa de alguno de ellos fue reducida. Además, los individuos de dos géneros, *Myrtilina* y *Synchaeta*, aparecieron exclusivamente en esta zona, y albergó, también, la mayor proporción de individuos del género *Asplanchna* (34%). Las áreas con vegetación también presentaron un número elevado de géneros, aunque ligeramente inferior al del agua libre (entre 13 en *Glyceria* y 15 en *Myriophyllum*). No existieron diferencias en la riqueza de géneros de rotíferos entre hábitats, ya que más de la mitad de los mismos (11 de 18) aparecieron en todos ellos. No obstante, el hábitat creado por *Myriophyllum* fue el que concentró la mayor abundancia de 9 de los géneros (Tabla 7.15).

A pesar del elevado número de géneros detectados en el agua libre, la reducida abundancia de la mayoría de ellos implicó que esta zona estuviese claramente dominada por el género *Keratella* (60% de abundancia relativa). Este género junto con *Colurella* y *Testudinella* supusieron más del 80% del total de individuos identificados en los hábitats sin macrófitos. Sin embargo, en la mayoría de los hábitats creados por la vegetación no existió un claro dominio de un género, a excepción del entorno de *Polygonum* donde el 51% de los rotíferos identificados pertenecieron al género *Polyarthra*. El género *Colurella* fue el dominante en las áreas dominadas por *Glyceria* y *Ranunculus* (39 y 36% de la abundancia total, respectivamente), seguido por *Lecane*. Por último, en el hábitat creado por *Myriophyllum* se registraron abundancias muy similares de tres géneros: *Colurella*, *Trichocera* y *Bdelloidea* (Figura 7.30).

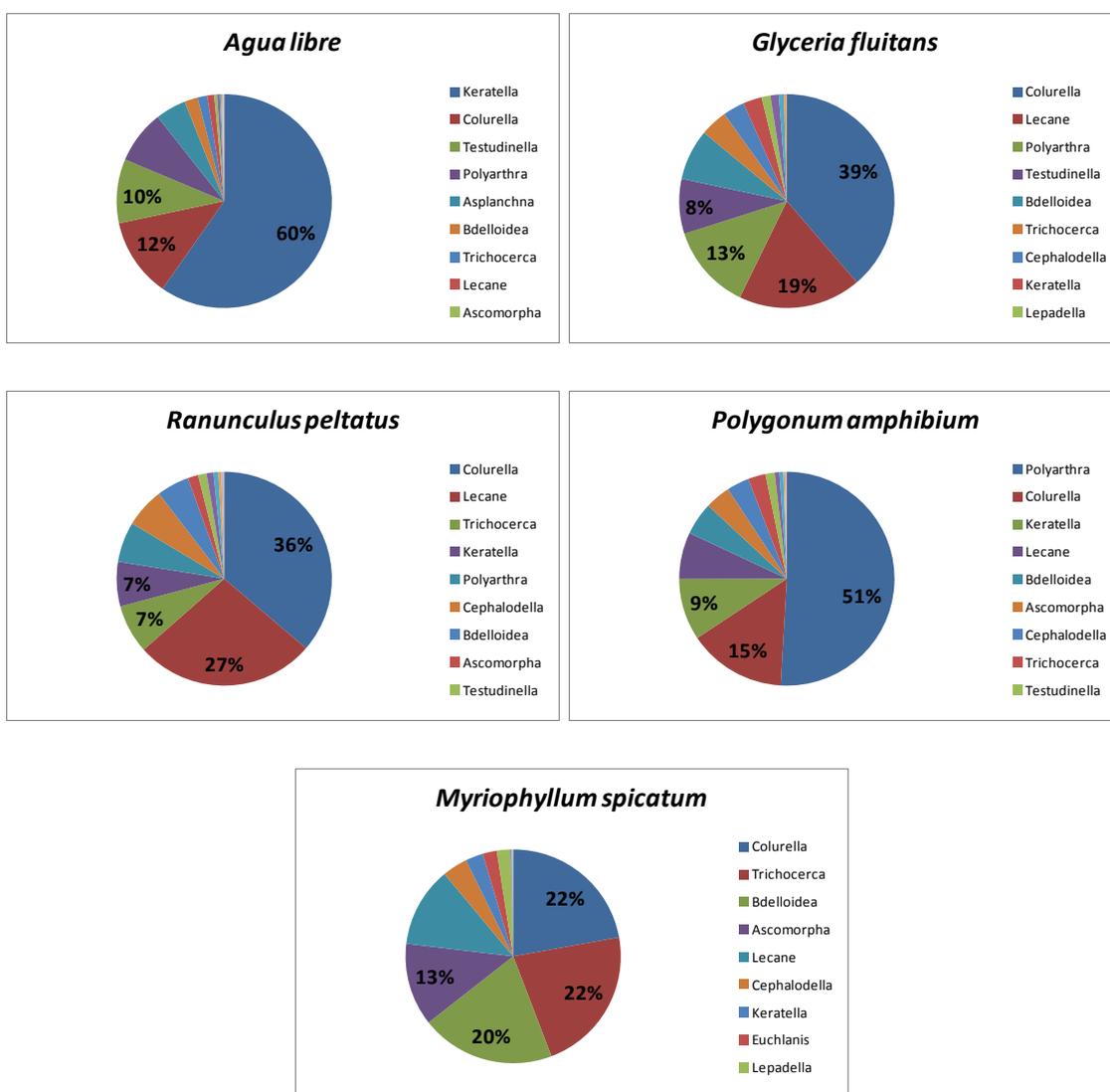


Figura 7.30. Abundancia relativa de los géneros de rotíferos en cada hábitat estudiado en la laguna Grande de Babia.

Tabla 7.15. Porcentajes de abundancia de cada género de rotíferos en cada hábitat estudiado en la laguna Grande de Babia. Las abreviaturas son: AL = Agua libre; GLY = *Glyceria fluitans*; RAN = *Ranunculus peltatus*; POL = *Polygonum amphibium*; MYR = *Myriophyllum spicatum*.

%	ANUR	ASCO	ASPL	BDEL	BRAC	CEPH	COLU	EUCH	FILI	KERA	LECA	LEPA	MYTI	POLY	SQUA	SYNC	TEST	TRIC
AL	4,7	0,03	34	0,1	0	0,03	0,5	0	2,7	12	0,1	0,2	100	0,6	6	100	3,1	7
GLY	0	4,75	10,1	15,6	62	20,5	35	7,6	0	14,3	29,6	22,2	0	28,3	0	0	79	0
RAN	75,3	4,12	9,6	6,8	24,3	26	22,5	10,3	0	23,7	30,1	12	0	9,6	0	0	8,4	0
POL	0	7,9	20,9	5,5	5,9	11,6	7	6,5	97,3	26	6,2	6,5	0	61,5	0	0	7,3	0
MYR	20	83,2	25,4	72	7,8	41,87	35	75,6	0	24	34	59,1	0	0,4	94	0	2,2	0

ANUR: Anuraeopsis; **ASCO:** Ascomorpha; **ASPL:** Asplanchna; **BDEL:** Bdelloidea; **BRAC:** Brachionus; **CEPH:** Cephalodella; **COLU:** Colurella; **EUCH:** Euchlanis; **FILI:** Filinia; **KERA:** Keratella; **LECA:** Lecane; **LEPA:** Lepadella; **MYTI:** Mytilina; **POLY:** Polyarthra; **SQUA:** Squatinella; **SYNC:** Synchaeta; **TEST:** Testudinella; **TRIC:** Trichocerca

El DCA mostró que la ordenación de hábitats en la laguna Grande de Babia estuvo determinada casi por igual por los dos primeros ejes, ya que la longitud de gradiente del primero de ellos fue de 1,807 y la del segundo 1,738. Ambos ejes explicaron, conjuntamente, un 58,9% de la varianza acumulada en los datos de las especies. El hábitat mejor diferenciado fue el agua sin vegetación, como consecuencia de la elevada proporción de individuos de los géneros *Synchaeta*, *Mytilina* y *Asplanchna* registrada en el mismo. Dentro de los macrófitos, las áreas dominadas por *Polygonum* fueron las que se diferenciaron en mayor medida del resto como consecuencia de las elevadas abundancias de los géneros *Polyarthra* y *Filinia* (Figura 7.31 y Tabla 7.16).

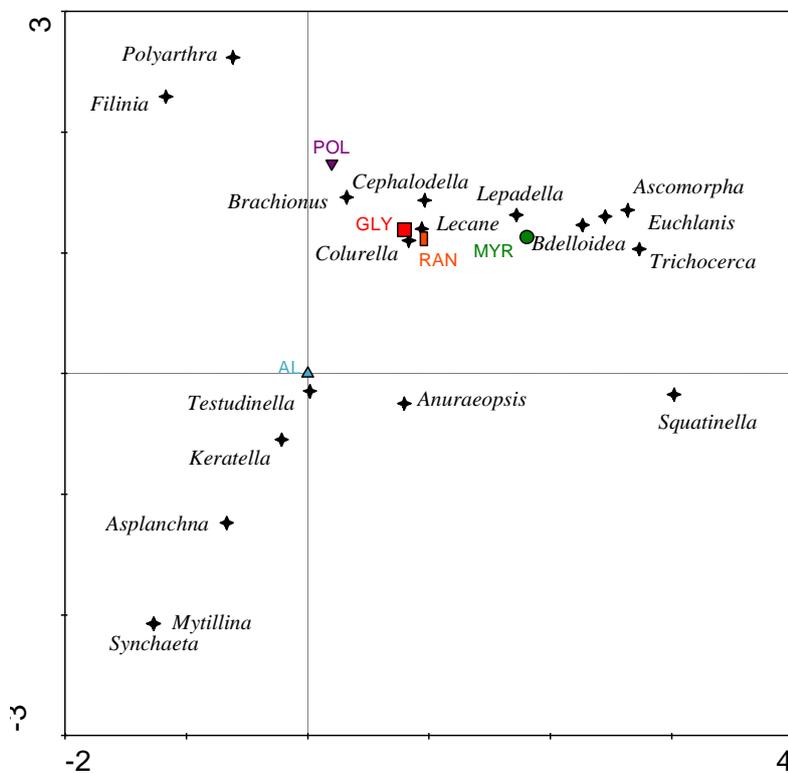


Figura 7.31. DCA representado con los datos de abundancia media de los diferentes géneros de rotíferos en los cinco hábitats estudiados en la laguna Grande de Babia. Las abreviaturas son: AL = Agua libre; GLY = *Glyceria fluitans*; RAN = *Ranunculus peltatus*; POL = *Polygonum amphibium*; MYR= *Myriophyllum spicatum*.

Tabla 7.16. Resultados del DCA realizado a partir de la abundancia de los géneros de rotíferos en las zonas identificadas en la laguna Grande de Babia.

	Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4	Inercia total
Autovalores	0,352	0,058	0,003	0,000	0,696
Longitud de gradiente	1,807	1,738	0,501	0,501	
% de varianza acumulado de los datos de especies	50,6	58,9	59,4	59,4	
Suma de todos los autovalores					0,696

5.2. Estructura de la comunidad de rotíferos.

El agua libre sin vegetación albergó una comunidad de rotíferos con una estructura bastante similar a las comunidades que se desarrollaron en los lechos de macrófitos. Sin embargo, la abundancia total fue considerablemente menor que en estos últimos. El hábitat creado por *M. spicatum* destacó por presentar, por término medio, los valores más elevados de abundancia (8.000 individuos/litro), seguido del entorno de *G. fluitans* (4.500 individuos/litro, por término medio); si bien, la variabilidad en este área fue considerable, al igual que ocurre en los lechos de *Polygonum* (2.500 individuos/litro, por término medio). La riqueza, diversidad y uniformidad de la comunidad en el agua sin vegetación también fueron menores que en el resto de hábitats, aunque las diferencias fueron mucho menos marcadas que en el lago Isoba. La riqueza de géneros de rotíferos osciló en las diferentes muestras entre 10 y 13, siendo más alta, por término medio, en el hábitat dominado por *Ranunculus*. Los valores de diversidad y uniformidad de las comunidades de rotíferos en los diferentes macrófitos fueron muy parecidos, destacando ligeramente los registrados en el entorno de *Myriophyllum*. En general, los valores de diversidad en las áreas con vegetación oscilaron entre 2,4 y 2,9 bits/individuo, y los de uniformidad entre 0,6 y 0,8 (Figura 7.32).

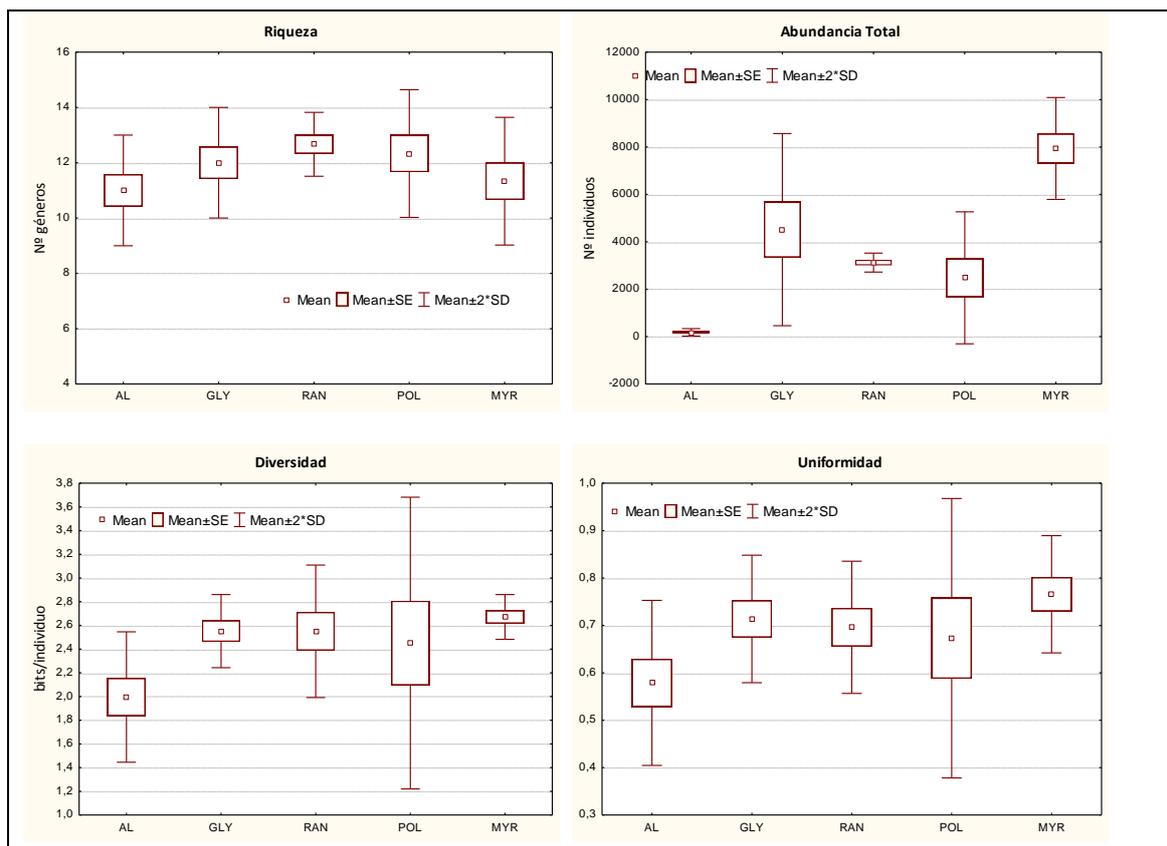


Figura 7.32. Gráficos box-plot de la riqueza, abundancia total, diversidad y uniformidad de los cinco hábitats estudiados en la Laguna Grande de Babia. Las abreviaturas son: AL = Agua libre; GLY = *Glyceria fluitans*; RAN = *Ranunculus peltatus*; POL = *Polygonum amphibium*; MYR= *Myriophyllum spicatum*.

DISCUSIÓN

El desarrollo de una vegetación diversa en los sistemas lacustres contribuye a aumentar la diferenciación de las características propias del hábitat acuático (Joniak et al., 2007). El papel de los macrófitos no solo está en su contribución a la producción primaria, sino que también cumplen otras funciones, tales como la creación de microclimas en las zonas litorales, influyen en procesos hidroquímicos o sirven como sustrato para el desarrollo de perifiton e invertebrados (Raspopov et al., 2002). Es decir, crean condiciones específicas que pueden afectar al funcionamiento del resto de la biota acuática (Přibáň, 1973; Přibáň et al., 1977, 1986; Westlake et al., 1998), entre la que se encuentra el zooplancton. La variación en la composición del zooplancton a lo largo de los diferentes hábitats creados por los macrófitos se ve afectada por la variedad estructural que implica la presencia de éstos, a través de diferencias en aspectos tales como la morfología, cobertura y biomasa de la planta, la composición de la comunidad epífita o la exclusión de depredadores (Lauridsen et al., 1996; Scheffer, 2001; Bozkurt & Guven, 2009).

Las diferentes formas de crecimiento de macrófitos presentan rasgos estructurales y necesidades de luz que implican que su desarrollo óptimo tenga lugar a una determinada profundidad (Hannon & Gaillard, 1997). De forma general, las zonas más someras de un lago están dominadas por especies emergentes, las profundidades intermedias por hidrófitos de hojas flotantes y las áreas más profundas solo pueden ser colonizadas por hidrófitos sumergidos. La profundidad máxima en los lagos estudiados difirió en gran medida, desde los 3,6 metros medidos en la laguna Grande de Babia, a los 8 metros del lago Isoba. Este hecho determinó que en Isoba los macrófitos se desarrollasen en cinturones de vegetación, quedando claramente delimitadas las zonas ocupadas por las especies dominantes, así como una zona de agua libre en la parte más profunda del lago y alejada de la orilla. Sin embargo, la laguna Grande de Babia presenta una forma alargada y no existe un claro gradiente de profundidad desde la orilla hacia el centro, lo que impide el desarrollo de claros cinturones de vegetación. Por ello, los macrófitos emergentes, que son pequeños helófitos con fase juvenil acuática, y los hidrófitos de hojas flotantes se distribuyen en forma de pequeñas manchas a lo largo de la orilla, entremezclándose en ocasiones.

Cambios en la hidroquímica asociados a la presencia de vegetación

La evolución temporal de las variables físico-químicas en el conjunto de hábitats con vegetación y en el agua libre fue muy similar dentro de cada lago. Este hecho no resulta sorprendente, especialmente en la laguna Grande de Babia, puesto que la mezcla diaria del agua a lo largo del eje horizontal del humedal, debido fundamentalmente al viento, anularía las diferencias en las variables limnológicas entre los diferentes ambientes existentes en la laguna (Maia-Barbosa et al., 2008). En el lago Isoba, se detectaron ligeras diferencias entre áreas con y sin vegetación en las variables clorofila *a* del fitoplancton y nutrientes. En las zonas cubiertas por macrófitos la concentración de clorofila fitoplanctónica fue mayor. Diversas investigaciones indican la existencia de una mayor abundancia del fitoplancton entre los hábitats creados por los macrófitos que en el agua desprovista de vegetación (Kuczyńska-Kippen & Nagengast, 2006; Joniak & Kuczyńska-Kippen, 2008; Bozkurt & Guven, 2009), lo cual se puede relacionar con el uso de nutrientes procedentes de los macrófitos como fuente nutricional del fitoplancton (Jeppesen et al., 2005; Phillips et al., 2008). Las concentraciones de nutrientes fueron, por lo general, superiores en las áreas ocupadas por macrófitos y además disminuyeron coincidiendo con la reducción de su biomasa. La menor disponibilidad de nutrientes es un factor, que probablemente limitó al final del periodo de estudio el desarrollo de fitoplancton.

Características ambientales de los hábitats definidos por la presencia de macrófitos

Nuestros resultados, especialmente en el lago Isoba, apuntan hacia las especies emergentes y las sumergidas como aquellas formas de crecimiento capaces de generar los hábitats más diferenciados en cuanto a sus características hidroquímicas y de perfiton dentro de un lago. En ambos lagos, estos grupos funcionales, y especialmente las especies sumergidas presentaron, en general, la mayor biomasa. Goldyn (2010) apuntó que cuanto mayor es la biomasa desarrollada por una especie, mayor será la modificación del hábitat que ocupa. Sin embargo, dentro de una misma forma de crecimiento, las especies pueden presentar características muy diferentes, tal y como quedó reflejado en las especies emergentes estudiadas. En el lago Isoba el ambiente asociado a *Carex rostrata* presentó unas características físico-químicas que difirieron en gran medida del resto de hábitats, mientras que la zona dominada por *Glyceria fluitans* en la laguna Grande de Babia no presentó tales diferencias. Este resultado se justificaría, por un lado, teniendo en cuenta que en Isoba existe una clara delimitación

de una franja de vegetación, que crea un hábitat litoral más aislado del resto de ambientes acuáticos que en el caso de la laguna Grande de Babia. Por otro lado, *G. fluitans* es un helófito con fase juvenil acuática que en las fases iniciales de su desarrollo se asemeja morfológicamente a un hidrófito de hojas flotantes y la biomasa que alcanza en las fases finales es inferior a la de *C. rostrata*. Dada la mayor biomasa de *C. rostrata* se espera que su impacto sobre las condiciones físico-químicas del sistema lacustre sea mayor que el que pueda causar *G. fluitans*. Se considera que una elevada biomasa de especies emergentes modifica en gran medida el hábitat que ocupan, principalmente en aspectos tales como la toma de nutrientes y la estabilización de las condiciones físicas (Goldyn, 2010). En el caso de los hábitats dominados por hidrófitos sumergidos, las diferencias con el resto de ambientes en el lago estuvieron motivadas por el gran desarrollo de perfiton en su entorno, especialmente en el área ocupada por *Myriophyllum alterniflorum* en Isoba.

Los resultados obtenidos, especialmente en el lago Isoba, identificaron tres tipos de variables como principales determinantes de las diferencias entre los hábitats estudiados: perifiton, clorofila *a* del fitoplancton y nutrientes. La primera de ellas diferenció al hábitat de *M. alterniflorum*, mientras que las mayores concentraciones de nutrientes y clorofila *a* del fitoplancton registradas en el entorno de *C. rostrata* lo diferenciaron del resto de ambientes.

❖ **Perifiton**

En los ambientes acuáticos, la mayoría de las superficies sumergidas están cubiertas por perifiton, del que forman parte algas e invertebrados macro y microscópicos, bacterias y materia orgánica muerta (Hansen, 2007). Los macrófitos son un sustrato óptimo para la colonización del perifiton, principalmente porque aportan grandes áreas para su desarrollo y, además, como ya se indicó anteriormente, son capaces de favorecer el status nutricional en su entorno a través de la liberación de nutrientes (Burkholder, 1996; Vadeboncoeur & Steinman, 2002). Sin embargo, se espera que la composición y producción del perifiton difiera entre las diferentes especies de macrófitos como resultado de las diferencias en su estructura macro y microscópica (Kuczyńska-Kippen et al., 2005; Messyasz & Kuczyńska-Kippen, 2006; Hansen, 2007).

Como ya se ha comentado, *M. alterniflorum* albergó las mayores abundancias de perifiton en el lago Isoba. Aunque las diferencias entre hábitats no fueron tan marcadas como en este caso, en la laguna Grande de Babia, *M. spicatum* también fue el hábitat con mayor desarrollo perifítico. Estas especies se caracterizan por presentar

hojas finamente divididas, así como por su elevada biomasa. Diversos estudios han demostrado que este tipo de hojas aportan un sustrato más adecuado para los epífitos que las hojas no divididas o laminares como las que presentan los hidrófitos de hojas flotantes (Lalonde & Downing, 1991; Cheruvilil et al., 2002). Además, las partes emergentes o sombreadas de los macrófitos tampoco favorecen el desarrollo (Cattaneo et al., 1998), de ahí el menor desarrollo de epífitos en los hábitats dominados por las especies emergentes. Por ello, se considera que el grupo funcional que reúne las mejores condiciones para albergar una abundante comunidad epífita son los macrófitos sumergidos (Blindow, 1987). Sin embargo, cabe destacar que en la Laguna Grande de Babia, una de las especies perteneciente al grupo funcional de hidrófitos de hojas flotantes, *Ranunculus peltatus*, presentó concentraciones de clorofila *a* del perifiton semejantes a las detectadas en el macrófito sumergido. Esta especie se caracteriza por tener hojas sumergidas muy ramificadas, con una estructura similar a la del hidrófito sumergido, siendo, además, las hojas flotantes de pequeño tamaño.

Aunque dentro de los hábitats de la laguna Grande de Babia, el mayor desarrollo de perifiton se registró en *M. spicatum*, este fue menor que el del hábitat de la especie del mismo género, *M. alterniflorum*, en Isoba. Estructuralmente son especies muy parecidas, pero se han constatado ciertas diferencias a pequeña escala, como que *M. alterniflorum* tiende a ramificarse en mayor medida, sus hojas son ligeramente más pequeñas y presenta una mayor área específica de hoja (área superficial de hoja/peso seco de la hoja), lo que favorece la presencia de epífitos en sus hojas (Gerber & Les, 1994). Además, *M. spicatum* es una de las especies mejor investigadas entre los macrófitos sumergidos con actividad alelopática y se ha constatado que libera químicos que limitan el crecimiento de ciertos tipos de epífitos habituales del perifiton (Gross et al., 2003; Lindén & Lehtiniemi, 2005).

Además de una preferencia espacial entre los diferentes grupos funcionales de macrófitos, se ha constatado una variabilidad temporal de las características del perifiton asociada al desarrollo temporal de las plantas y, por tanto, a factores estacionales (Giorgi & Feijoó, 2010). En nuestro estudio, esta variabilidad fue más marcada en la laguna Grande de Babia, puesto que la biomasa de perifiton, cuantificada mediante la concentración de clorofila *a*, evolucionó de manera paralela a la biomasa de *M. spicatum*. En el caso de las especies con hojas flotantes, *R. peltatus* y *P. amphibium*, la evolución del perifiton es contraria a la de la biomasa de las mismas, por lo que se puede sugerir como posible explicación un mayor efecto de sombreado, que dificulta el desarrollo del mismo (Cattaneo et al., 1998).

Mediante el índice de autótrofos se expresa el porcentaje de organismos heterótrofos y autótrofos presentes en una muestra. La contaminación orgánica desencadena un cambio hacia una comunidad más heterótrofa, causando un aumento del índice. Los valores por encima de 100 indican condiciones heterotróficas, y consiguientemente una pérdida de calidad del agua; mientras que valores del índice por debajo de 100 reflejarían condiciones autótrofas, con una mejor calidad ambiental. (Weber, 1973). De forma general, nuestros resultados indican un predominio de las condiciones autótrofas en el perifiton de los hábitats dominados por macrófitos, especialmente en los creados por las dos especies del género *Myriophyllum*. Cabe destacar las condiciones heterótrofas registradas en el entorno de *G. fluitans*, la cual se desarrolla en la franja más litoral de la laguna Grande de Babia.

❖ **Nutrientes y clorofila fitoplanctónica**

Además de las diferencias en el desarrollo de perifiton, los macrófitos crearon ambientes diferenciados en variables como la concentración de nutrientes y, consecuentemente, en la clorofila *a* del fitoplancton, especialmente en el lago Isoba. El aumento de la carga de nutrientes, y particularmente del fósforo, provoca habitualmente un aumento de la biomasa de fitoplancton (Jeppesen et al., 2005; Joniak et al., 2008; Phillips et al., 2008). Este grupo de organismos también puede verse afectado por la modificación en cuanto a condiciones de luz se refiere que determina la existencia de vegetación, puesto que el sombreado por los macrófitos ha sido propuesto como uno de los principales factores determinantes de la abundancia reducida de fitoplancton en determinadas áreas (Wetzel, 1975; Ozimek et al., 1990; Joniak et al., 2008).

Estas relaciones entre nutrientes, fitoplancton y estructura de la planta quedaron claramente reflejada en los resultados del lago Isoba. El hábitat creado por *C. rostrata* mostró las concentraciones más altas de nutrientes, tanto totales como disueltos. Además, la estructura de esta planta, con grandes tallos y hojas emergentes dificulta en menor medida la entrada de luz a la columna de agua que las hojas flotantes de *P. natans* o los grandes lechos sumergidos formados por *M. alterniflorum*. Ambas características, nutrientes y disponibilidad de luz, permitieron que en el área dominada por *C. rostrata* se registraran las mayores abundancias de fitoplancton. Sin embargo, debe apuntarse que la mayor disponibilidad de nutrientes en el área litoral del lago podría tener un origen externo relacionado con la afluencia turística, puesto que este lago supone un atractivo turístico en la provincia de León, dada su situación y su fácil accesibilidad o la ganadería presente en sus inmediaciones. Los impactos de estas actividades antrópicas sobre los ecosistemas lacustres tienen lugar

fundamentalmente a nivel de la orilla, espacio ocupado por la especie emergente. Se ha constatado que las actividades humanas en el entorno de un lago aumentan la carga de nutrientes y pueden intensificar el proceso de eutrofización (Khan & Ansari, 2005; Dodds, 2002).

Sin embargo, la menor profundidad registrada en la laguna Grande de Babia, dado su carácter somero, y, por tanto, la ausencia de hábitats de macrófitos claramente diferenciados entre sí, implicó que las concentraciones de nutrientes y la abundancia del fitoplancton fueran muy similares en el conjunto de la laguna. Los lagos someros normalmente están completamente mezclados, lo que afecta claramente a la disponibilidad de nutrientes para el fitoplancton (Lamper & Sommer, 2001). En este caso, únicamente se puede hablar de un ligera evolución temporal de la concentración de clorofila *a* del fitoplancton, puesto que fue un poco más elevada en los últimos muestreos.

❖ **Otras variables**

En el resto de variables físico-químicas estudiadas, aunque se podrían esperar diferencias, especialmente entre las áreas con y sin vegetación, nuestros resultados no demuestran grandes variaciones entre tales hábitats. Es el caso de variables como pH, alcalinidad, conductividad, oxígeno, temperatura y COD. Los niveles de mineralización y acidez en un lago, representados por las variables alcalinidad, conductividad y pH, son determinados en gran medida por la litología de la cuenca sobre la que se asienta el sistema lacustre (Heegard *et al.*, 2001; Lacoul & Freedman, 2006), por lo que no son esperables grandes diferencias entre los diferentes hábitats dentro de un mismo lago. En el caso del Carbono Orgánico Disuelto (COD), se considera que los macrófitos en crecimiento activo liberan entre un 1-10% del carbón fijado fotosintéticamente al agua en forma de compuestos orgánicos disueltos (Hough & Wetzel, 1975; Søndergaard, 1981). Esta materia orgánica contribuye al metabolismo de bacterias y microorganismos que se desarrollan sobre la superficie de los macrófitos (Allen, 1971). Sin embargo, nuestros resultados no mostraron una tendencia clara puesto que las diferencias fueron muy pequeñas entre áreas con y sin vegetación. En cuanto al oxígeno, aunque algunos estudios han indicado que los macrófitos sumergidos oxigenan el agua de manera más efectiva que los de hojas flotantes (Carpenter & Lodge, 1986) nuestro trabajo no permite extraer conclusiones claras al respecto, mientras que, en relación a la temperatura, pocos estudios han documentado diferencias de temperatura entre la zona pelágica y la zona litoral (Barko & James, 1998), tal y como ha ocurrido en nuestros resultados.

Influencia de los hábitats de macrófitos sobre la comunidad zooplanctónica

En los lagos la mayoría de las especies de zooplancton son formas litorales, con solo unas pocas adaptadas a vivir en el agua abierta. La vegetación acuática juega, por tanto, un papel extremadamente importante en la estructuración de las comunidades de zooplancton de agua dulce, ya que el mosaico que crea proporciona una alta variedad de nichos ecológicos (Gliwicz & Rybak, 1976; Scheffer, 2001; Kuczyńska-Kippen & Nagengast, 2003). El estudio realizado en los lagos Isoba y Grande de Babia destacó el papel de los macrófitos como hábitat prioritario de los diferentes grupos de zooplancton frente al agua libre. La preferencia de la comunidad de zooplancton por las áreas con vegetación, a diferencia del agua libre, confirma la idea generalizada de que las condiciones existentes en los hábitats sin vegetación en un lago son menos favorables para el desarrollo del mismo (Watkins *et al.*, 1983; Grzegorz & Kuczyńska-Kippen, 2004).

Al igual que se puso de manifiesto en el análisis de las variables ambientales, la distribución de abundancias de la comunidad de zooplancton entre los diferentes hábitats de macrófitos en los dos lagos mostró la existencia de una mayor heterogeneidad ambiental en el lago Isoba. No obstante, en ambos casos, la distribución entre formas de crecimiento de macrófitos no fue homogénea, ya que la mayor proporción del zooplancton se registró en los hábitats dominados por los hidrófitos sumergidos. Este resultado está en consonancia con las observaciones de otros autores (Jeppesen *et al.*, 1997; Moss *et al.*, 1998; Kuczyńska-Kippen & Nagengast, 2006). A pesar de la preferencia del zooplancton por los macrófitos sumergidos, destacaron los valores de abundancia hallados en ambientes más litorales en la laguna Grande de Babia. Estudios realizados en lagos someros como es el caso de esta laguna, indicaron la existencia de pocas diferencias en cuanto a la abundancia de zooplancton entre los diferentes hábitats del sistema acuático (Kuczyńska-Kippen, 2006). Los hábitats en esta laguna, tanto a nivel de variables físico-químicas como de perifiton fueron más homogéneos que en el caso de Isoba, donde la existencia de claros cinturones de vegetación determinó una mayor diferenciación de ambientes. Además, una menor profundidad favorece la mezcla de agua en un sistema acuático, por lo que el movimiento de agua en los lagos someros, y la consecuente homogeneización de ambientes, supone un factor determinante de la distribución horizontal del zooplancton (Saunders-Davies, 1989).

Dentro de la comunidad zooplanctónica los rotíferos fueron claramente dominantes frente a cladóceros y copepodos y en ambas lagunas mostraron una

evidente preferencia por los hábitats dominados por las dos especies de hidrófitos sumergidos: *M. alterniflorum* y *M. spicatum*. Las especies sumergidas *M. alterniflorum* y *M. spicatum* comparten una serie de rasgos que las diferencian del resto de macrófitos. Del conjunto de especies estudiadas, son las más complejas estructuralmente, puesto que presentan tallos alargados y hojas más ramificadas que el resto (Gerber & Les, 1994), así como una mayor biomasa y un mayor desarrollo de perifiton en su entorno, como se puso de manifiesto en el estudio de las características ambientales de los hábitats ligados a los macrófitos. La influencia positiva de un aumento de la densidad y la complejidad estructural de macrófitos sobre la presencia de zooplancton entre la vegetación acuática radica, por un lado, en el uso de la planta como un refugio efectivo contra los depredadores (Lauridsen & Lodge, 1996; Jeppesen et al., 2002; Norlin et al., 2005). Por otro lado, las partes sumergidas de los macrófitos son un sustrato óptimo para la colonización del perifiton, puesto que suponen grandes áreas para su desarrollo (Vadeboncoeur & Steinman, 2002; Dos Santos et al., 2013).

El perifiton es una fuente de alimento para muchos individuos de la comunidad de zooplancton y, específicamente, es el alimento prioritario de los rotíferos (Burks et al., 2002). La relación entre rotíferos y perifiton quedó claramente constatada en nuestro estudio. Tal y como se comentó en el apartado dedicado al análisis de las características ambientales, en los hábitats creados por las especies sumergidas la abundancia de perifiton fue mucho mayor que en el resto de ambientes. Sin embargo, las diferencias estructurales y las relacionadas con la actividad alelopática entre *M. alterniflorum* y *M. spicatum* (Gerber & Les, 1994; Gross, 2003; Lindén & Lehtiniemi, 2005) también tuvieron su reflejo tanto en la abundancia del zooplancton en general como en la de los rotíferos en particular. En los hábitats de *M. alterniflorum* la cantidad de perifiton fue superior a la medida en *M. spicatum*, lo que se tradujo en una mayor abundancia de zooplancton en la primera de las especies.

Un resultado sorprendente en nuestro estudio ha sido la elevada abundancia de rotíferos registrada en el agua libre profunda del lago Isoba, dado que el zooplancton se concentra en la zona fótica de los lagos (Gliwicz & Rybak, 1976). Se podría explicar este resultado teniendo en cuenta que aunque en la zona central del lago, la profundidad impide la observación del fondo no se descarta la existencia de un lecho de carófitos, puesto que estudios anteriores han indicado la presencia de *Chara delicatula* en las áreas más profundas de este lago (Fernández-Alález et al., 1987).

Al igual que los rotíferos, la abundancia de cladóceros y copépodos también fue mayor en las zonas de los lagos ocupadas por vegetación, aunque estos dos grupos ocuparon preferentemente las áreas dominadas por vegetación emergente e hidrófitos

de hojas flotantes. Según señala Jeppesen (1998), si las plantas están presentes, cladóceros de pequeño tamaño y copépodos ciclopoideos, pueden ser más abundantes en la zona litoral que en el agua abierta. Además, algunos de los géneros identificados en este estudio, como *Alona* o *Chydorus*, son individuos típicamente asociados a las comunidades de macrófitos (Scourfield & Harding, 1966).

Además de las importantes diferencias detectadas en relación a los valores de abundancia, los hábitats dominados por macrófitos albergaron comunidades de rotíferos más diversas, abundantes y uniformes que las del área sin vegetación, tal y como ha sido indicado en numerosos estudios previos (Arora & Mehra, 2003; Hann, 1995; Sakuma et al., 2002; Ali et al., 2007).

Cabe resaltar que las diferencias en cuanto a parámetros estructurales de la comunidad de rotíferos en el hábitat de agua libre en la laguna Grande de Babia fueron menos marcadas que en el lago Isoba. En Babia, la zona sin vegetación, no es una típica zona de agua libre claramente diferenciada del resto, puesto que la menor profundidad registrada en esta laguna, en comparación con Isoba, permite un abundante desarrollo de vegetación acuática sumergida. Las pequeñas dimensiones del área más profunda, y sin vegetación, unido a que se encuentra completamente rodeada por *M. spicatum*, puede facilitar que zooplancton asociado a este hábitat pueda acceder con facilidad al agua libre. En el caso de Isoba, la mejor delimitación del hábitat sin vegetación implicó una mayor diferenciación de tales parámetros en relación a las zonas con macrófitos.

En los dos lagos el agua libre fue el hábitat que estuvo más claramente dominado por un número reducido de especies de rotíferos. Esta zona supone el hábitat más homogéneo de un lago, por lo que no proporciona a los organismos que lo habitan una variedad de nichos, lo que puede restringir el número de especies y sus requerimientos tróficos. En esta zona, las especies pelágicas se alimentan de fitoplancton y detritus principalmente, por lo que las especies competidoras solo coexistirán cuando sus necesidades ambientales difieran, por ejemplo, al alimentarse de distinto tipo o tamaño de comida; de lo contrario, el número de especies dominantes será reducido (Kuczyńska-Kippen, 2006).

Una estructura de la comunidad de zooplancton como la existente en los lagos Isoba y Grande de Babia, dominada por rotíferos, sugiere una fuerte predación selectiva sobre el zooplancton de mayor tamaño por parte de peces planctívoros (Meerhoff et al., 2007; Iglesias et al., 2008). Los rotíferos son, a menudo, el objeto de una depredación intensa por parte de invertebrados y peces pequeños (Moore & Gilbert, 1987; Hewitt & George, 1987). Aunque en este estudio no se han incluido datos sobre la comunidad de

peces, en otros trabajos realizados en estos lagos (datos no publicados) se ha indicado su presencia (*Phoxinus phoxinus*), por lo que no habría que descartar su influencia en la distribución del zooplancton y en el dominio de los rotíferos.

BIBLIOGRAFÍA

Ali, M. M., Mageed, A. A., Heika, M. (2007). *Importance of aquatic macrophyte for invertebrate diversity in large subtropical reservoir.* *Limnologica-Ecology and Management of Inland Waters*, 37(2): 155-169.

Allen, L.H. (1971). *Variations in carbon dioxide concentration over an agricultural field.* *Agric. Meteorol.*, 8: 5-24.

Arora, J., Mehra, N. K. (2003). *Species diversity of Planktonic and Epiphytic Rotifers in the Backwaters of the Delhi Segment of the Yamuna River with Remarks on New Records from India.* *Zoological Studies*, 42(2): 239-247.

Barko, J. W., James, W. F. (1998). *Effects of submerged macrophytes on nutrient dynamics, sedimentation, and resuspension.* In Jeppesen, E, Søndergaard, Ma, Søndergaard, Mo, Christoffersen, K (eds). *The Structuring role of Submerged Macrophytes in Lakes.* Ecological studies. Springer-Verlag, New York: 197-214.

Basu, B. K., Kalf, J., Pinel-Alloul, B. (2000). *The influence of macrophyte beds on plankton communities and their export from fluvial lakes in the St. Lawrence River.* *Freshwater Biology*, 45: 373-382.

Binzer, T., Sand-Jensen, K. (2006). *Community photosynthesis of aquatic macrophyte.* *Limnology and Oceanography*, 51(6): 2722-2733.

Bozkurt, A., Guven, S. E. (2009). *Zooplankton Composition and Distribution in Vegetated and Unvegetated Area of Three Reservoirs in Hatay, Turkey.* *Journal of Animal and Veterinary Advances*, 8(5): 984-994.

Brönmark, C., Vermaat, J. (1998). *Complex fish-snail-epiphyton interactions and their effects on submerged freshwater macrophytes.* In: E. Jeppesen, M. Søndergaard, M. Søndergaard, K. Christoffersen (eds.): *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes.* Springer Verlag., New York: 47-68.

Burkholder, J. M. (1996). *Surface water issues in North Carolina.* In *Solutions: A technical conference on water quality: 11-15.* Symp. Proc. N. C. State Univ., Raleigh.

Burks, R.L., Lodge, D.M., Jeppesen, E., Lauridsen, T.L. (2002). *Diel horizontal migration of zooplankton, costs and benefits of inhabiting the littoral.* *Freshwater Biology*, 47: 343-365.

Carpenter, S. R., Gasith, A. (1978). *Mechanical cutting of submerged macrophytes: Immediate effects on littoral water chemistry and metabolism.* *Water Resources*, 12: 55-57.

Carpenter, S. R. (1980). *Enrichment of Lake Wingra, Wisconsin, by submersed macrophyte decay.* Ecology, 61: 1145-1155.

Carpenter, S. R. (1983). *Submersed macrophyte community structure and internal loading: Relationship to lake ecosystem productivity and succession.* Lake and Reservoir Management, 2: 105-111.

Carpenter, S. R., Lodge, D. M. (1986). *Effects of submerged macrophytes on ecosystem processes.* Aquatic Botany, 26: 341-370.

Cattaneo, A., Kalff, J. (1980). *The relative contribution of aquatic macrophytes and their epiphytes to the production of macrophyte beds.* Limnology and Oceanography, 25: 280-289.

Cattaneo, A., Galanti, G., Gentinetta, S., Romo, S. (1998). *Epiphytic algae and macroinvertebrates on submerged and floating-leaved macrophytes in an Italian lake.* Freshwater Biology, 39: 725-740.

Cazzanelli, M., Warming, T. P., Christoffersen, K. S. (2008). *Emergent and floating-leaved macrophytes as refuge for zooplankton in a eutrophic temperate lake without submerged vegetation.* Hydrobiologia, 605: 113-122.

Cheruvilil, K.S., Soranno, P.A., Madsen, J.A., Robertson, M.J. (2002). *Plant architecture and the role of an exotic dissected macrophyte.* J. N. Am. Benthol. Soc., 21: 261-277.

Clarke, K.R. (1993). *Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure.* Australian Journal of Ecology, 18: 117-143.

Crowder, L. B., Cooper, W. E. (1982). *Habitat structural complexity and the interaction between bluegills and their prey.* Ecology, 63: 1802-1813.

Davis, J. C. (1986). *Statistics and data analysis in geology.* 2 ed. Wiley, New York.

Dodds, W. K. (2002). *Freshwater ecology: concepts and environmental applications.* Academic Press.

dos Santos, T. R., Ferragut, C., Bicudo, C. E. M. (2013). *Does macrophyte architecture influence periphyton? Relationships among *Utricularia foliosa*, periphyton assemblage structure and its nutrient (C, N, P) status.* Hydrobiologia, 714: 71-83.

Downing, J.A., Cyr, H. (1986). *Quantitative estimation of epiphytic invertebrate populations.* Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 42: 1570-1579.

Duggan, I. C., Green, J. D., Thompson, K., Shiel, R. J. (1998). *Rotifers in relation to littoral ecotone structure in Lake Rotomanuka, North Island, New Zealand.* Hydrobiologia (387/388): 179-197.

- Dvorak, J. (1970).** *Horizontal zonation of macrovegetation, water properties and macrofauna in a littoral stand of Glyceria aquatica L. Wahlb. in a pond in South Bohemia.* Hydrobiologia, 35 (1): 17-30.
- Engel, S. (1985).** *Aquatic community interactions of submerged macrophytes.* Wisconsin Department of Natural Resources Tech. Bulletin N° 156.
- Feldmann (2012).** *The structuring role of lakes conditions for aquatic macrophytes.* (Doctoral Thesis). Estonia University of Life Sciences.
- Fernández-Aláez, M, Calabuig, E. L., Fernández-Aláez, C. (1987).** *Análisis y distribución de la vegetación macrófita en lagos de montaña de la Provincia de León.* Lazaroa, 7: 221-233.
- Fonseca, M. S., Fisher, J. S., Zieman, J. C., Thayer, G. W. (1982).** *Influence of the seagrass Zostera marina L., on currentflow.* Estuarine, Coastal and Shelf Science, 15: 351-364.
- Gerber, D. T., Les, D. H. (1994).** *Comparison of Leaf Morphology Among Submersed Species of Myriophyllum (Haloragaceae) from Different Habitats and Geographical Distributions.* American Journal of Biology, 81(8): 973-979.
- Giorgi, A., Feijoó, C. (2010).** *Variación temporal de la biomasa del perifiton de Egeria densa Planch. en un arroyo pampeano.* Limnetica 29(2): 269-278.
- Gliwicz, Z.M., Rybak, J.I. (1976).** *Zooplankton.* In: E. Pieczyńska (ed.), Selected problems of lake littoral ecology. Uniwersytet Warszawski Press, Warszawa: 69-96.
- Goldyn, H. (2010).** *Changes in plant species diversity of aquatic ecosystems in the agricultural landscape in West Poland in the last 30 years.* Biodivers. Conserv., 19: 61–80.
- Gregg, W. W., Rose, F. L. (1982).** *The effects of aquatic macrophytes on the stream micro-environment.* Aquatic Botany, 209-324.
- Gross, E.M., (2003).** *Allelopathy of aquatic autotrophs.* Crit. Rev. Plant Sci. 22: 313–339.
- Gross, E. M., Feldbaum, C., Graf, A. (2003).** *Epiphyte biomass and elemental composition on submersed macrophytes in shallow eutrophic lakes.* Hydrobiologia, 506-509: 559-565.
- Grzegorz, G., Kuczyńska-Kippen, N. (2004).** *The rotifer and crustacean plankton in differentiated phytocoenosis of the aquatic vegetation of Piaseczno Lake.* Teka Komisji Ochrony i Kształtowania Środowiska Przyrodniczego, 1: 64-70.
- Hammer, Ø. (1999-2012).** *PAleontological STatistics (PAST), Version 2.14.* Natural History Museum. University of Oslo.

- Hann, B. J. (1995).** *Invertebrates associations with submersed aquatic plants in a prairie wetland.* USF (Delta Marsh), Annual report, Vol. 30.
- Hannon, G., Gaillard, M.-J. (1997).** The plant macrofossil record of past lake-level changes. *Journal of Paleolimnology*, 18: 15-28.
- Hansen, J. (2007).** *The role of submersed angiosperms and charophytes for aquatic fauna communities.* (Doctoral Thesis). Plant Ecology. Department of Botany. Stockholm University.
- Harper, D.A.T. (ed.) (1999).** *Numerical Palaeobiology.* John Wiley & Sons, New York.
- Havens, K.E. (1991).** Summer zooplankton dynamics in the limnetic and littoral zones of a humic acid lake. *Hydrobiologia*, 215: 21-29.
- Heck, K. L., Crowder, L. B. (1991).** *Habitat structure and predator-prey interactions.* In: Bell, S.S., McCoy, E., Mushinsky, H. (eds). *Habitat complexity: the physical arrangement of objects in space.* Chapman & Hall, New York, 281-299.
- 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.
- Hewitt, D. P., George, D. G. (1987).** *The population dynamics of Keratella cochlearis in a hypereutrophic tarn and the possible impact of predation by young roach.* *Hydrobiologia*, 147: 221-227.
- Horppila, J., Nurminen, L. (2001).** *The effect of an emergent macrophyte (Typha angustifolia) on sediment resuspension in a shallow north temperate lake.* *Freshwater Biology*, 46: 1447-1455.
- Hough, R. A., Wetzel, R. G. (1975).** *The release of dissolved organic carbon from submersed aquatic macrophytes: Diel, seasonal, and community relationships.* *Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. Verh.*, 19: 939-948.
- Hutchinson, G.E. (1975).** *A Treatise on Limnology*, Vol. III: Limnological Botany. Willey, New York.
- Iglesias, C., Mazzeo, N., Goyenola, G., Fosalba, C., Teixeira de Mello, F., García, S., Jeppesen, E. (20078).** *Field and experimental evidence of the effect of Jenynsia multidentata, a small omnivorous-planktivorous fish, on the size distribution of zooplankton in subtropical lakes.* *Freshwater Biology*, 53: 1797-1807.
- Jaynes, M. L., Carpenter, S. R. (1986).** *Effects of Vascular and Nonvascular Macrophytes on Sediment Redox and Solute Dynamics.* *Ecology*, 67: 875-882.

Jeppesen, E., Jensen, J. P., Søndergaard, M., Lauridsen, T., Pedersen, L. J., Jensen, L. (1997). Top-down control in freshwater lakes: the role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth. *Hydrobiologia*, 342/343:151–164.

Jeppesen, E. (1998). *The Ecology of Shallow Lakes-Trophic Interactions in the Pelagial*. D. Sc. Dissertation. NERI Report no. 247, Ministry of Environment and Energy, National Environmental Research Institute, Silkeborg, Denmark.

Jeppesen, E., Jensen, J.P., Søndergaard, M. (2002). *Response of phytoplankton, zooplankton and fish to reoligotrophication: an 11-year study of 23 Danish lakes*. *Aquat. Ecosys. Health & Manage.*, 5: 31-43.

Jeppesen, E., Søndergaard, M., Jensen, J.P., Havens, K., Anneville, O., Carvalho, L., Coveney, M.F., Deneke, R., Dokulil, M.T., Foy, B., Gerdeaux, D., Hampton, S.E., Hilt, S., Kangur, K., Kohler, J., Lammens, E.H.H.R., Lauridsen, T.L., Manca, M., Miracle, M.R., Moss, B., Nöges, P., Persson, G., Phillips, G., Portielje, R., Romo, S., Schelske, C.L., Straile, D., Tatrai, I., Willen, E., Winder, M. (2005). *Lake responses to reduced nutrient loading - an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies*. *Freshwater Biology*, 50: 1747-1771.

Jones, L. I., Li, W., Maberly, S. C. (2003). *Area, altitude and aquatic plant diversity*. *Ecography*, 26: 411-420.

Joniak, T., Kuczyńska-Kippen, N., Nagengast, B. (2007). *The role of aquatic macrophytes in microhabitatual transformation of physical-chemical features of small water bodies*. *Hydrobiologia*, 584: 101-109.

Joniak, T, Kuczyńska-Kippen, N. (2008). *The Effect of Submerged Macrophytes on Water Trophy Formation in Lakes and the Great Water Bodies of the Wielkopolska Region (Western Poland)*. Sengupta, M., Dalwani, R. (eds.). *Proceedings of Taal 2007: The 12th World Lake Conference*: 2254-2257.

Kairesalo, T., Tátrai, I., Luokkanen (1998). *Impacts of waterweed (Elodea canadensis Michx) on fish-plankton interactions in the lake littoral*. *Verhandlung Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 26: 1846-1851.

Khan, F. A., Ansari, A. A. (2005). *Eutrophication: an ecological vision*. *Botanical Review* 71: 449-482.

Kornijów, R. (1996). *Cumulative consumption of the lake macrophyte *Elodea* by abundant generalist invertebrate herbivores*. *Hydrobiologia*, 319: 185-190.

Koste, W. (1978). *Rotatoria*. Ed. Gebrüder Borntraeger, Berlin.

- Krebs, C. J. (2001).** *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance*. Benjamin Cummings, San Francisco, CA.
- Kuczyńska-Kippen N., Nagengast, B., (2003).** *The impact of the spatial structure of hydromacrophytes on the similarity of rotifer communities (Budzyńskie Lake, Poland)*. *Hydrobiologia*, 5006/1: 333-338.
- Kuczyńska-Kippen N., Messyasz, B., Nagengast, B., Celewicz, S., Klimko, M. A. (2005).** *Comparative study of periphyton communities on the reed complex and Chara tomentosa in three shallow lakes of Wielkopolska area, Poland*. *Biologia Bratislava*, 60 (4): 1–7.
- Kuczyńska-Kippen, N. (2006).** *Zooplankton structure in architecturally differentiated macrophyte habitats of shallow lakes in the Wielkopolska Region, Poland*. *Oceanological and Hydrobiological Studies XXXV/2*: 179-191.
- Kuczyńska-Kippen, N., Nagengast, B. (2006).** *The influence of the spatial structure of hydromacrophytes and differentiating habitat on the structure of rotifer and cladoceran communities*. *Hydrobiologia*, 559: 203-212.
- Kuczyńska-Kippen, N. (2007).** *Habitat choice in Rotifera communities of three shallow lakes: impact of macrophyte substratum and season*. *Hydrobiologia*, 593: 27-37.
- Lacoul, P., Freedman, B. (2006).** *Relationships between aquatic plants and environmental factors along a steep Himalayan altitudinal gradient*. *Aquatic Botany*, 84: 3-16.
- Lalonde S, Downing JA. (1991).** *Epiphyton biomass is related to lake trophic status, depth and macrophyte architecture*. *Can J Fish Aquat Sci.*, 48:2285–2291.
- Lampert, W., Sommer, U. (2001).** *Ekologia Wód Śródladowych* [Freshwater ecology]. PWN Warszawa, 389 pp.
- Lansac-Tôhac, F. A., Velho, L. F. M., Bonecker, C. C. (2004).** *Composition species richness and abundance of the zooplankton community*. In: Thomaz, S. M., Agostinho, A. A., Hahn, N. S. (Eds.). *The Upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Leiden Backhuys Publishers: 145-190.
- Lauridsen, T. L., Lodge, D. M. (1996).** *Avoidance by Daphnia magna of fish and macrophyte: chemical cues and predator-mediated use of macrophyte habitat*. *Limnology and Oceanography*, 41: 794–798.
- Lauridsen T., Pedersen L.J., Jeppesen E. & Søndergaard M. (1996).** *The importance of macrophyte bed size for cladoceran composition and horizontal migration in a shallow lake*. *Journal of Plankton Research*, 18, 2283– 2294.

- Lindén, E., Lehtiniemi, M. (2005).** *The lethal and sublethal effects of the aquatic macrophyte Myriophyllum spicatum on Baltic littoral planktivores.* Limnology and Oceanography, 50: 405-411.
- Lodge, D. M., Stein, R. A., Brown, K. M., Covich, A. O., Bronmark, C., Garvey, J. E., Klosiewski, S. P. (1998).** *Predicting impact of freshwater exotic species on native biodiversity: challenges in spatial scaling.* Australian Journal of Ecology, 23: 53-67.
- Madsen, T. V., Wrancke, E. (1983).** *Velocities of currents around and within submerged aquatic vegetation.* Archiv Fur Hydrobiologie, 97: 389-394.
- Maia-Barbosa, P. M., Peixoto, R. S., Guimarães, A. S. (2008).** *Zooplankton in littoral waters of a tropical lake: a revisited biodiversity.* Braz. J. Biol., 68(4, Suppl.): 1069-1078.
- Meerhoff, M., Iglesias, C., Teixeira de Mello, F., Clemente, J. M., Jensen, E., Lauridsen, T. L., Jeppesen, E. (2007).** *Effects of habitat complexity on community structure and predator avoidance behaviour of littoral zooplankton in temperate versus subtropical shallow lakes.* Freshwater Biology, 52: 1009-1021.
- Messyasz B., Kuczyńska-Kippen N. (2006).** *Habitat selectivity of epiphytic algae communities: a comparison of the rushes and stoneworts zones in three shallow lakes (Wielkopolska, Poland).* Pol. J. Ecol. 54/1, 15-27.
- Mittelbach, G. G., Osenberg, C. W. (1993).** *Stage-structured interactions in bluegill: Consequences of adult resource variation.* Ecology, 74: 2381-2394.
- Moore, M. V., Gilbert, J. J. (1987).** *Age-specific Chaoborus predation on rotifer prey.* Freshwater Biology, 17: 223-236.
- Moss, B., Kornijow, R., Measey, G. J. (1998).** *The effects of nymphaeid (Nuphar lutea) density and predation by perch (Perca fluviatilis) on the zooplankton communities in a shallow lake.* Freshwater Biology, 39: 689-697.
- Norlin, J. I., Bayley, S. E., Ross, L. C. M. (2005).** *Submerged macrophytes, zooplankton and the predominante of low-over-high-chlorophyll states in western boreal shallow-water wetlandas.* Freshwater Biology, 50: 868-881.
- Ozimek.T., Gulati,R.D., VanDonk,E. (1990).** *Can macrophytes be useful in biomanipulation of lakes? The Lake Zwemlust example.* Hydrobiologia, 200/201: 399-407.
- Persson, L. (1993).** *Predator-mediated competition in prey refuges: The importance of habitat dependent prey resources.* Oikos, 68: 12-22.
- Persson, L., Eklöv, P. (1995).** *Prey refuges affecting interactions between piscivorous perch and juvenile perch and roach.* Ecology, 76: 763-784.

Phillips, G., Pietilainen, O.-P., Carvalho, L., Solimini, A., Lyche Solheim, A., Cardoso, A.C. (2008). *Chlorophyll-nutrient relationships of different lake types using a large European dataset.* *Aquatic Ecology*, 42: 213–226.

Pourroit, R., Francez, A.-J. (1986). *Rotifères. Introduction pratique a la systematique des organisms des eaux continentals françaises.* Extrait du Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon, 55^o année, n^o5. Association Française de Limnologie.

Prentki, R.T., Adams, M.S., Carpenter, S.R., Gasith, A., Smith, C.S., Weiler, P.R. (1979). *The role of submersed weedbeds in internal loading and interception of allochthonous materials in Lake Wingra, Wisconsin, USA.* *Archiv für Hydrobiologie Supplement*, 57: 221-250.

Přibáň K. (1973). *Microclimatic measurements of temperature in a pure reed stand.* In: Hejný S. (ed.). *Ecosystem study on wetland biome in Czechoslovakia*: 65–70. Czechoslovak IBP-PT/PP Report No. 3, Czechoslovak Academy of Sciences, Třeboň.

Přibáň K., Šmíd P., Květ J. (1977). *Microclimatic differentiation in fishpond vegetation.* In: Unger K. (ed.). *Biophysikalische Analyse pflanzlicher Systeme*: 283–289. Fischer-Verlag, Jena.

Přibáň K., Ondok J. P., Jeník J. (1986). *Pattern of temperature and humidity in wetland biotopes.* *Aquatic Botany*, 25: 191–202.

Raspopov, I. M., Adamec, L., Husák, S. (2002). *Influence of aquatic macrophytes on the littoral zone habitats of the Lake Ladoga, NW Russia.* *Prelia, Praha*, 74: 315-321.

Sakuma, M., Hanazato, T., Nakazato, R. (2002). *Methods for quantitative sampling of epiphytic microinvertebrates in lake vegetation.* *Limnology*, 3: 115-119.

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

Saunders-Davies, A. P. (1989). *Horizontal distribution of the plankton rotifers Keratella cochlearis (Bory de St. Vincent) and Polyarthra vulgaris (Carlin) in a small eutrophic lake.* *Hydrobiologia*, 186/187: 153–156.

Scheffer, M. (2001). *Ecology of Shallow Lakes.* Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London, 357 pp.

Schramm, H. L., Jirka, K. J., Hoyer, M. V. (1987). *Epiphytic macroinvertebrates on dominant macrophytes in two control Florida lakes.* *Journal of Freshwater Ecology* 4(2): 151-162.

- Schriver, P., Bøgestrand, J., Jeppesen, E., Søndergaard, M. (1995).** *Impact of submerged macrophytes on fish-zooplankton-phytoplankton interactions - large-scale enclosure experiments in a shallow eutrophic lake.* *Freshwater Biology*, 33: 255-270.
- Scourfield, D. J., Harding, J. P. (1966).** *A key to the British Freshwater Cladocera.* Scientific Publications of the Freshwater Biological Association, No.5: 1-55.
- Sculthorpe, C.D. (1967).** *The biology of aquatic vascular plants.* Edward Arnold, London.
- Søndergaard, M. (1981).** *Kinetics of extracellular release of ¹⁴C labeled organic carbon by submerged macrophytes.* *Oikos*, 36: 331-344.
- ter Braak, C.J.F., Šmilauer, P. (2002).** *CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User`s guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5).* Ithaca, NY, USA. Microcomputer Power.
- Vadeboncoeur, Y., Steinman A. D. (2002).** *Periphyton function in lake ecosystems.* *Sci. World J.*, 2: 1449-1468.
- Vitt, D.H., Bayley, S. (1984).** *The vegetation and water chemistry of four oligotrophic basin mires in northwestern Ontario.* *Canadian Journal of Botany*, 62: 1485-1500.
- Walsh, E.J. (1995).** *Habitat-specific predation susceptibilities of a littoral rotifer to two invertebrate predators.* *Hydrobiologia*, 313-314: 205-211.
- Watkins, C. E., Shireman, J. V., Haller, W. T. (1983).** *The influence of aquatic vegetation upon zooplankton and benthic macroinvertebrates in Orange Lake, Florida.* *Journal of Aquatic Plant Management*, 21: 78-83.
- Weber, C.I. (1973).** *Biological field and laboratory methods for measuring the quality of surface waters and effluents.* U.S. Environmental Protection Agency Report 670/4/73/001.
- Weiß, C.H. (2007).** StatSoft Inc. *STATISTICA version 8.0.*
- Westlake D. F., Květ J. & Szczepanski A. (eds.) (1998).** *Production ecology of wetlands.* Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Wetzel, R.G. (1975).** *Limnology.* W.B. Saunders Co., Philadelphia, 743 pp.
- Wetzel, R.G. (1990).** *Land-water interfaces: metabolic and limnological regulators.* *Verh. Int. Ver Limnol.*, 24: 6-24, 1990.

CONCLUSIONES

Las principales conclusiones extraídas de esta tesis son las siguientes:

1. En los 39 lagos y lagunas estudiados se han identificado 111 taxones, pertenecientes a 65 géneros diferentes. De todas ellas, 44 son especies emergentes y 23 acuáticas, siendo el resto especies acompañantes. Las especies emergentes más habituales fueron *Juncus squarrosus*, *Ranunculus flammula* y *Glyceria fluitans*, mientras que *Sphagnum*, *Ranunculus peltatus*, *Warnstorfia exannulata* y *Callitriche brutia* fueron los hidrófitos más frecuentes.
2. Dentro del conjunto de taxones identificados, cabe destacar la presencia de varias especies catalogadas como amenazadas. La especie *Eleocharis mamillata* subespecie *austriaca* se considera en *peligro crítico* (CR), debido a su riesgo extremadamente alto de extinción en estado silvestre. *Luronium natans* y *Carex diandra* están catalogadas como *en peligro* (EN), *Isoetes velatum* subespecie *asturicense* y *Calliergon cordiflorum* como *vulnerables* (VU) y *Polytrichum commune* y *Racomitrium aciculare* como especies *casi amenazadas* (NT).
3. La longitud del hidropериодо de los sistemas lagunares determina diferencias en la comunidad de macrófitos. Las características intrínsecas de los sistemas temporales (escasa profundidad, tamaño reducido, pendiente litoral suave y predominio de sustrato limoso) favorecen el desarrollo de la vegetación acuática, y especialmente de helófitos y briófitos.
4. Las principales diferencias en la comunidad de macrófitos de los lagos permanentes están determinadas por la posición que ocupan en el paisaje, y en particular la altitud a la que se sitúan. El aumento de altitud favorece condiciones oligotróficas o la existencia de zonas litorales con pendiente acusada y sustrato pedregoso, que dificultan el desarrollo de macrófitos.
5. Variables químicas como la condición trófica del agua y la mineralización y acidez mostraron su influencia sobre el desarrollo de la vegetación acuática en los lagos permanentes. En este sentido, tanto la riqueza como la cobertura y la diversidad de macrófitos se vieron favorecidas por el aumento de la condición trófica del lago, al igual que la riqueza de helófitos y de hidrófitos totales. Por otro lado, la mayor mineralización y menor acidez favoreció la presencia de un número mayor de especies, así como una mayor cobertura, especialmente en el caso del grupo funcional de los carófitos, al contrario de lo que sucede con los briófitos, asociados a los lagos más ácidos.

6. La distribución de macrófitos en los lagos de montaña a nivel taxonómico y de grupos funcionales se vio afectada en proporciones similares por el mismo tipo de variables, aunque el porcentaje de varianza explicada para los grupos funcionales fue mayor. La mayor parte de la variabilidad observada en ambos casos fue atribuible a las variables ambientales locales, tanto físicas como químicas, pero especialmente estas últimas. Sin embargo, las variables a una escala espacial mayor, como las variables de localización o las relacionadas con los usos de la cuenca, explicaron un proporción mucho menor o nula de tal distribución.
7. Las diferencias en las comunidades de macrófitos entre lagunas estuvieron condicionadas en mayor medida por las variables químicas asociadas a las características litológicas de la cuenca, esto es alcalinidad y conductividad. Sin embargo, al considerar la composición de la comunidad en términos de grupos funcionales adquirió importancia el estado trófico, representado por la concentración de fósforo disponible. Las variables físicas que caracterizan la morfometría del lago, como la profundidad y la superficie, también explicaron parte de la varianza observada.
8. Se constata que el uso de grupos funcionales de macrófitos establecidos según la fuente de carbono inorgánico empleado en la fotosíntesis es adecuada para la elaboración de una tipología de los sistemas lacustres de montaña. Sin embargo, se reconoce que la validez de los helófitos es limitada debido a su menor dependencia de las condiciones del agua.
9. La variabilidad en la composición funcional de los macrófitos entre los lagos y lagunas de referencia estuvo determinada fundamentalmente por el pH y el contenido de ortofosfato. La litología, directamente relacionada con el pH del agua, emerge como la principal determinante de las diferencias en la composición macrofítica en los lagos y lagunas de referencia estudiados. La importancia del ortofosfato se relaciona con el papel de los macrófitos en el ciclo de nutrientes.
10. Se propone que una tipología de lagos y lagunas de montaña de referencia en el cuadrante noroccidental de la Península Ibérica debería estar basada fundamentalmente en los valores de pH y ortofosfato del agua. Sin embargo, ninguna de estas variables son determinantes de las tipologías propuestas a

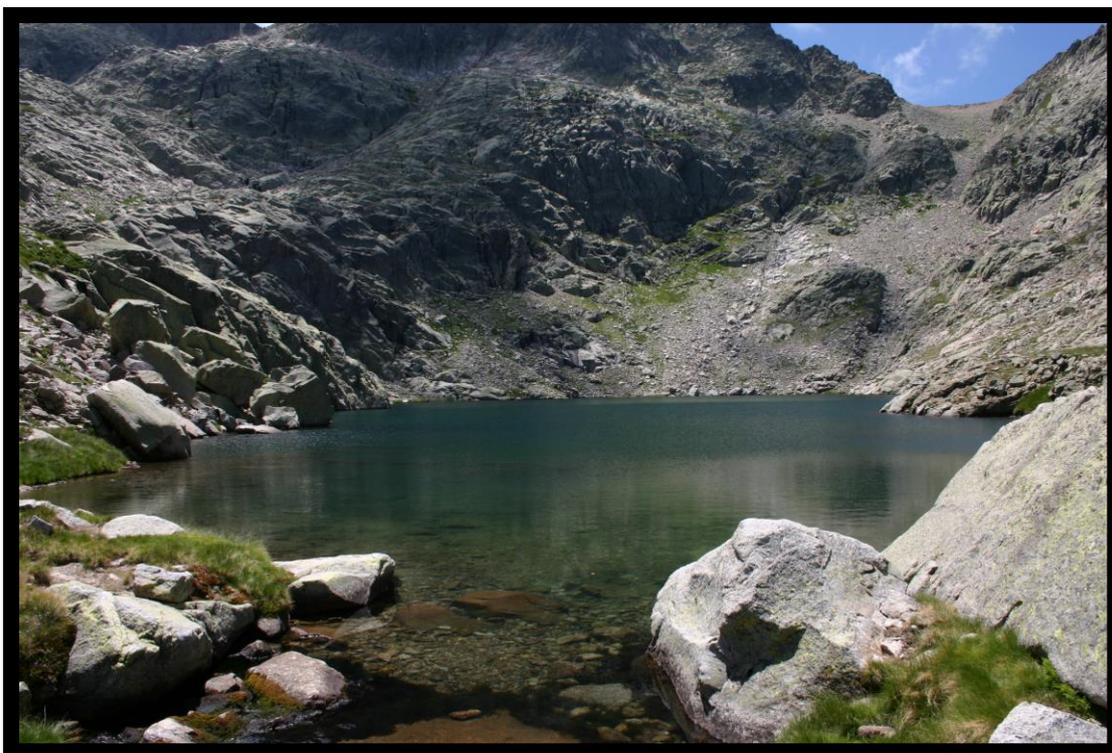
- nivel nacional, por lo que se sugiere una validación posterior con otros sistemas acuáticos de referencia.
11. El estudio del papel de los macrófitos y del agua libre de vegetación en la creación de hábitats diferenciados dentro de los lagos Isoba y Grande de Babia, puso de manifiesto la importancia de la configuración espacial de las comunidades de macrófitos en relación con el gradiente de profundidad como determinante de la heterogeneidad ambiental del sistema.
 12. A pesar de que en la laguna Grande y en lago Isoba aparecen representados los mismos grupos funcionales de macrófitos, las diferencias taxónomicas y de profundidad entre ambos sistemas condicionaron la hidroquímica y el desarrollo de perifiton en los hábitats creados por los macrófitos. En la laguna Grande los cambios detectados respondieron más a la variación temporal que a las condiciones específicas creadas por los macrófitos; sin embargo, en Isoba fueron más evidentes las diferencias entre hábitats.
 13. Como consecuencia de su mayor biomasa, los helófitos y los hidrófitos sumergidos han sido identificados como las formas de crecimiento capaces de generar ambientes con características hidroquímicas y de perifiton más diferenciadas del resto de hábitats, especialmente en el lago Isoba. Las principales diferencias derivan del elevado desarrollo de perifiton detectado en los hidrófitos sumergidos y de las mayores concentraciones de nutrientes y de clorofila *a* del fitoplancton registradas en el entorno de *Carex rostrata*.
 14. La complejidad estructural y la densidad de los macrófitos determina su papel como hábitat prioritario de la comunidad de zooplancton frente al agua libre. Dentro de los macrófitos, la mayor proporción de zooplancton se registró en los hábitats dominados por los hidrófitos sumergidos, *Myriophyllum alterniflorum* y *Myriophyllum spicatum*.
 15. En consonancia con la mayor heterogeneidad ambiental detectada en el lago Isoba, existió una evidente diferenciación en la distribución de abundancias de la comunidad de zooplancton entre los hábitats de macrófitos. Sin embargo, la existencia de ambientes menos diferenciados en la laguna Grande de Babia determinó que una proporción considerable de la comunidad de zooplancton se

registrase en otros hábitats diferentes al dominado por los hidrófitos sumergidos.

16. Dentro de la comunidad zooplanctónica los rotíferos fueron claramente dominantes frente a cladóceros y copépodos y en ambas lagunas mostraron una evidente preferencia por los hábitats dominados por macrófitos, donde además las comunidades fueron más diversas. En particular, los rotíferos prefirieron los hábitats asociados a las dos especies de *Myriophyllum*, que son estructuralmente más complejas, desarrollan elevadas biomásas y presentan un mayor desarrollo de perifiton, aspectos que favorecen la presencia de rotíferos.

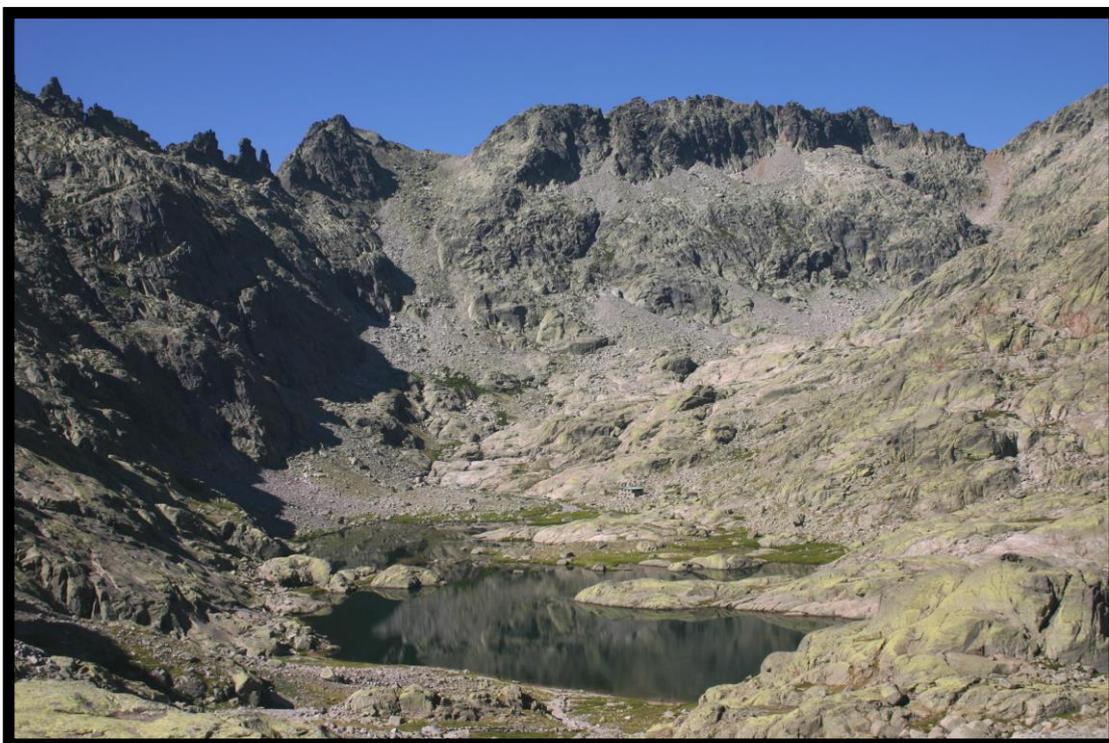
ANEXO

Sistema Central: Laguna Cimera (Ávila)



VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p> pH: 6,51 Conductividad: 6,26 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 0,036 meq/l Nitrato: 0,030 mg/l Nitrógeno Total: 0,282 mg/l Ortofosfato: 3,019 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 7,910 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila α: 1,238 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 78,783 </p>	<p> Superficie: 5,7 ha. Profundidad máx.: 9,8 m. Profundidad Secchi: 950 cm. % limo: 0% % arena: 40% % cantos: 60% Pendiente litoral: 4 Persistencia: permanente </p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p> Superficie: 52 ha. Superficie Cuenca/Lago: 9,123 % roca: 95% % matorral: 0% % bosque: 0% % pastizal: 5% </p>	<p> Altitud: 2.140 m.s.n.m. Latitud: 40,27 Longitud: 5,3 </p>

Sistema Central: Laguna Grande de Gredos (Ávila)



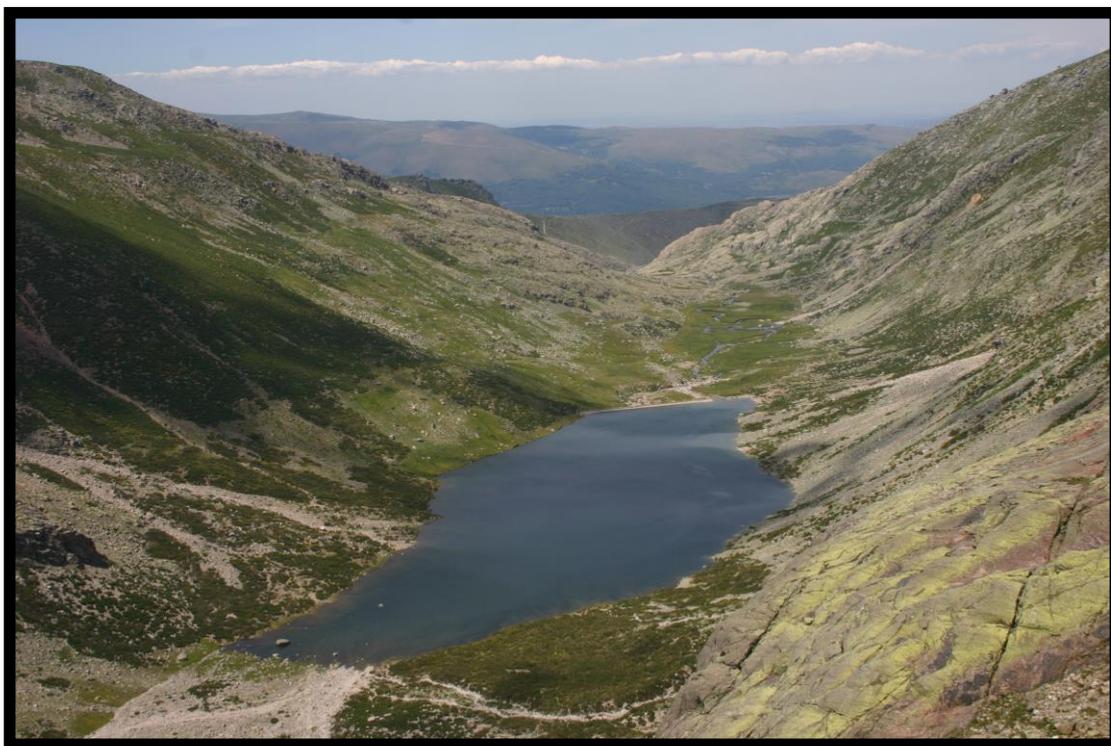
VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p>pH: 6,27 Conductividad: 6,35 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 0,019 meq/l Nitrato: 0,000 mg/l Nitrógeno Total: 0,243 mg/l Ortofosfato: 2,693 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 13,250 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila α: 1,648 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 40,522</p>	<p>Superficie: 8,6 ha. Profundidad máx.: 7 m. Profundidad Secchi: 570 cm. % limo: 30% % arena: 30% % cantos: 40% Pendiente litoral: 3 Persistencia: permanente</p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p>Superficie: 180 ha. Superficie Cuenca/Lago: 20,930 % roca: 95% % matorral: 0% % bosque: 0% % pastizal: 5%</p>	<p>Altitud: 1940 m.s.n.m. Latitud: 40,25 Longitud: 5,28</p>

Sistema Central: El Trampal (Ávila)



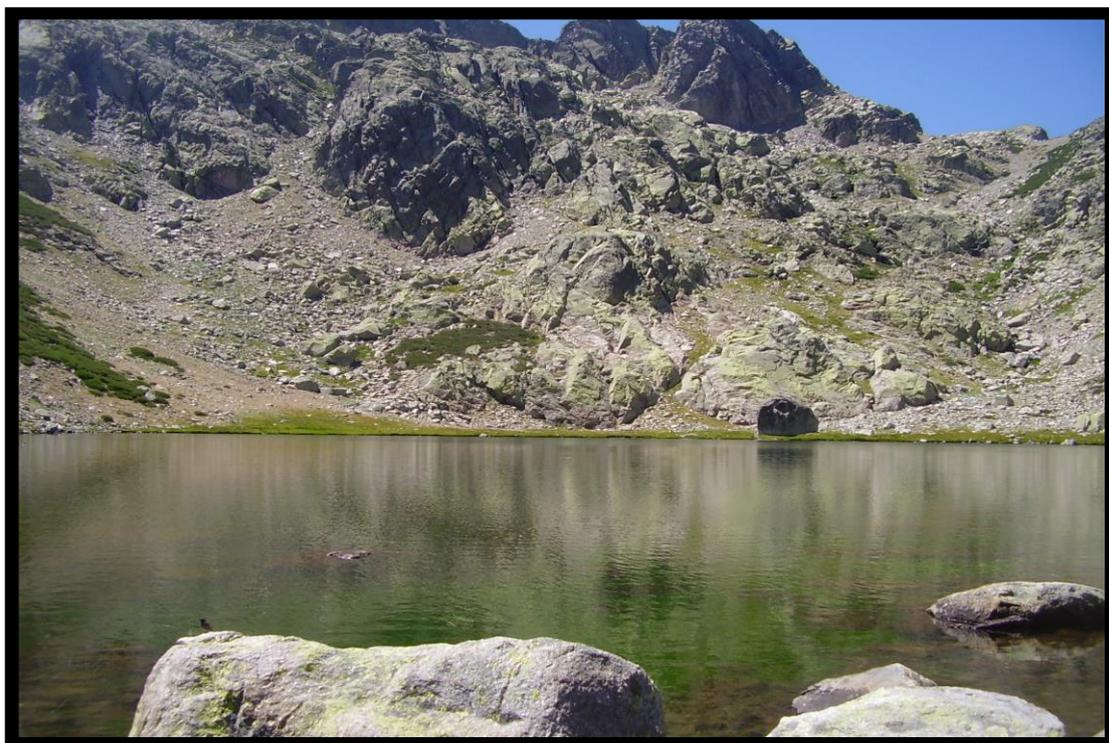
VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p> pH: 6,69 Conductividad: 10,12 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 0,080 meq/l Nitrato: 0,019 mg/l Nitrógeno Total: 0,441 mg/l Ortofosfato: 14,170 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 19,130 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila α: 3,660 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 50,955 </p>	<p> Superficie: 1,3 ha. Profundidad máx.: 4,1 m. Profundidad Secchi: 410 cm. % limo: 0% % arena: 5% % cantos: 95% Pendiente litoral: 3 Persistencia: permanente </p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p> Superficie: 55 ha. Superficie Cuenca/Lago: 42,308 % roca: 80% % matorral: 5% % bosque: 0% % pastizal: 15% </p>	<p> Altitud: 2.120 m.s.n.m. Latitud: 40,3 Longitud: 5,72 </p>

Sistema Central: El Barco (Ávila)



VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p> pH: 6,69 Conductividad: 9,02 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 0,118 meq/l Nitrato: 0,055 mg/l Nitrógeno Total: 0,444 mg/l Ortofosfato: 11,98 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 14,78 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila α: 3,825 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 66,445 </p>	<p> Superficie: 10 ha. Profundidad máx.: 15 m. Profundidad Secchi: 500 cm. % limo: 0% % arena: 90% % cantos: 10% Pendiente litoral: 2 Persistencia: permanente </p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p> Superficie: 393 ha. Superficie Cuenca/Lago: 39,3 % roca: 65% % matorral: 30% % bosque: 0% % pastizal: 5% </p>	<p> Altitud: 1.840 m.s.n.m. Latitud: 40,22 Longitud: 5,6 </p>

Sistema Central: Los Caballeros (Ávila)



VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p> pH: 8,6 Conductividad: 16 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 0,084 meq/l Nitrato: 0,018 mg/l Nitrógeno Total: 0,410 mg/l Ortofosfato: 5,14 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 18,35 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila α: 5,97 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 49,421 </p>	<p> Superficie: 2,1 ha. Profundidad máx.: 5,1 m. Profundidad Secchi: 510 cm. % limo: 15% % arena: 25% % cantos: 60% Pendiente litoral: 2 Persistencia: permanente </p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p> Superficie: 64 ha. Superficie Cuenca/Lago: 30,476 % roca: 65% % matorral: 25% % bosque: 0% % pastizal: 10% </p>	<p> Altitud: 2.015 m.s.n.m. Latitud: 40,22 Longitud: 5,58 </p>

Sistema Central: Cuadrada (Ávila)



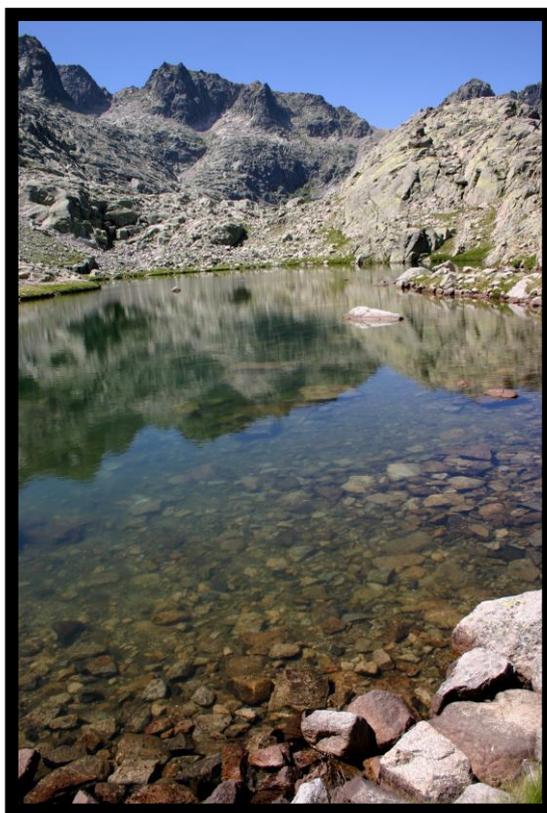
VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p> pH: 6,11 Conductividad: 8,65 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 0,05 meq/l Nitrato: 0,035 mg/l Nitrógeno Total: 1,064 mg/l Ortofosfato: 13,59 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 23,08 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila a: 0,6 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 101,954 </p>	<p> Superficie: 0,7 ha. Profundidad máx.: 3,8 m. Profundidad Secchi: 380 cm. % limo: 35% % arena: 5% % cantos: 60% Pendiente litoral: 3 Persistencia: permanente </p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p> Superficie: 40 ha. Superficie Cuenca/Lago: 57,143 % roca: 95% % matorral: 0% % bosque: 0% % pastizal: 5% </p>	<p> Altitud: 2.080 m.s.n.m. Latitud: 40,22 Longitud: 5,6 </p>

Sistema Central: Cervunal (Ávila)



VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p>pH: 7,7 Conductividad: 18,3 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 0,03 meq/l Nitrato: 0,017 mg/l Nitrógeno Total: 1,374 mg/l Ortofosfato: 15,77 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 48,53 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila α: 12,015 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 62,590</p>	<p>Superficie: 0,5 ha. Profundidad máx.: 0,7 m. Profundidad Secchi: 70 cm. % limo: 100% % arena: 0% % cantos: 0% Pendiente litoral: 1 Persistencia: temporal</p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p>Superficie: 6,5 ha. Superficie Cuenca/Lago: 13 % roca: 10% % matorral: 70% % bosque: 0% % pastizal: 20%</p>	<p>Altitud: 1.820 m.s.n.m. Latitud: 40,28 Longitud: 5,28</p>

Sistema Central: Bajera (Ávila)



VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p> pH: 6,5 Conductividad: 6,28 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 0,022 meq/l Nitrato: 0,018 mg/l Nitrógeno Total: 0,425 mg/l Ortofosfato: 6,112 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 15,66 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila a: 2,178 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 60,014 </p>	<p> Superficie: 0,9 ha. Profundidad máx.: 3,4 m. Profundidad Secchi: 340 cm. % limo: 40% % arena: 20% % cantos: 40% Pendiente litoral: 1 Persistencia: permanente </p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p> Superficie: 99 ha. Superficie Cuenca/Lago: 110 % roca: 95% % matorral: 1% % bosque: 0% % pastizal: 5% </p>	<p> Altitud: 2.100 m.s.n.m. Latitud: 40,27 Longitud: 5,3 </p>

Macizo Galaico-Leonés: Lacillo (Zamora)



VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p>pH: 6,63 Conductividad: 17,48 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 0,052 meq/l Nitrato: 0,004 mg/l Nitrógeno Total: 0,821 mg/l Ortofosfato: 8,341 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 23,05 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila α: 1,949 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 78,784</p>	<p>Superficie: 11,1 ha. Profundidad máx.: 4,8 m. Profundidad Secchi: 480 cm. % limo: 30% % arena: 20% % cantos: 50% Pendiente litoral: 2 Persistencia: permanente</p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p>Superficie: 185 ha. Superficie Cuenca/Lago: 16,667 % roca: 30% % matorral: 20% % bosque: 0% % pastizal: 50%</p>	<p>Altitud: 1.700 m.s.n.m. Latitud: 42,2 Longitud: 6,78</p>

Macizo Galaico-Leonés: Cuadro(Zamora)



VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p>pH: 6,6 Conductividad: 15 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 0,039 meq/l Nitrato: 0,010 mg/l Nitrógeno Total: 0,279 mg/l Ortofosfato: 4,032 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 8,613 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila α: 1,229 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 71,680</p>	<p>Superficie: 2,5 ha. Profundidad máx.: 8 m. Profundidad Secchi: 740 cm. % limo: 90% % arena: 0% % cantos: 10% Pendiente litoral: 2 Persistencia: permanente</p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p>Superficie: 10 ha. Superficie Cuenca/Lago: 4 % roca: 60% % matorral: 30% % bosque: 0% % pastizal: 10%</p>	<p>Altitud: 1.680 m.s.n.m. Latitud: 42,15 Longitud: 6,78</p>

Macizo Galaico-Leonés: Clara Grande (Zamora)



VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p> pH: 6,3 Conductividad: 6,03 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 0,014 meq/l Nitrato: 0,021 mg/l Nitrógeno Total: 0,246 mg/l Ortofosfato: 7,67 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 9,82 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila α: 3,513 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 55,520 </p>	<p> Superficie: 5,7 ha. Profundidad máx.: 12 m. Profundidad Secchi: 1.000 cm. % limo: 30% % arena: 20% % cantos: 50% Pendiente litoral: 2 Persistencia: permanente </p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p> Superficie: 11 ha. Superficie Cuenca/Lago: 1,930 % roca: 70% % matorral: 30% % bosque: 0% % pastizal: 1% </p>	<p> Altitud: 1.600 m.s.n.m. Latitud: 42,12 Longitud: 6,8 </p>

Macizo Galaico-Leonés: Clara Pequeña (Zamora)

VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p>pH: 5,19 Conductividad: 43 µS/cm Alcalinidad: 0,034 meq/l Nitrato: 0,011 mg/l Nitrógeno Total: 1,371 mg/l Ortofosfato: 21,193 µg/l Fósforo Total: 25,343 µg/l Clorofila α: 2,802 µg/l N:P: 119,629</p>	<p>Superficie: 1,15 ha. Profundidad máx.: 3,5 m. Profundidad Secchi: 350 cm. % limo: 85% % arena: 0% % cantos: 15% Pendiente litoral: 2 Persistencia: permanente</p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p>Superficie: 8 ha. Superficie Cuenca/Lago: 5,333 % roca: 55% % matorral: 40% % bosque: 0% % pastizal: 5%</p>	<p>Altitud: 1.600 m.s.n.m. Latitud: 42,12 Longitud: 6,8</p>

Macizo Galaico-Leonés: La Roya (Zamora)



VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p> pH: 6,7 Conductividad: 16,67 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 0,11 meq/l Nitrato: 0,164 mg/l Nitrógeno Total: 0,592 mg/l Ortofosfato: 10,74 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 31,53 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila α: 15,195 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 41,537 </p>	<p> Superficie: 2,1 ha. Profundidad máx.: 6,5 m. Profundidad Secchi: 150 cm. % limo: 70% % arena: 5% % cantos: 25% Pendiente litoral: 2 Persistencia: permanente </p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p> Superficie: 11 ha. Superficie Cuenca/Lago: 5,238 % roca: 70% % matorral: 30% % bosque: 0% % pastizal: 1% </p>	<p> Altitud: 1.620 m.s.n.m. Latitud: 42,13 Longitud: 6,78 </p>

Macizo Galaico-Leonés: Yegua (Zamora)



VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p>pH: 6,74 Conductividad: 10,05 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 0,056 meq/l Nitrato: 0,019 mg/l Nitrógeno Total: 0,391 mg/l Ortofosfato: 9,305 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 19,584 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila α: 3,046 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 44,108</p>	<p>Superficie: 4,2 ha. Profundidad máx.: 6,5 m. Profundidad Secchi: 400 cm. % limo: 40% % arena: 30% % cantos: 30% Pendiente litoral: 2 Persistencia: permanente</p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p>Superficie: 380 ha. Superficie Cuenca/Lago: 90,476 % roca: 10% % matorral: 70% % bosque: 0% % pastizal: 20%</p>	<p>Altitud: 1.790 m.s.n.m. Latitud: 42,18 Longitud: 6,73</p>

Macizo Galaico-Leonés: Peces (Zamora)



VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p> pH: 7,35 Conductividad: 14,12 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 0,104 meq/l Nitrato: 0,020 mg/l Nitrógeno Total: 1,182 mg/l Ortofosfato: 8,723 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 24,409 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila α: 19,754 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 107,136 </p>	<p> Superficie: 10 ha. Profundidad máx.: 2,5 m. Profundidad Secchi: 130 cm. % limo: 50% % arena: 30% % cantos: 20% Pendiente litoral: 3 Persistencia: permanente </p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p> Superficie: 110 ha. Superficie Cuenca/Lago: 11 % roca: 5% % matorral: 55% % bosque: 0% % pastizal: 40% </p>	<p> Altitud: 1.700 m.s.n.m. Latitud: 42,18 Longitud: 6,73 </p>

Macizo Galaico-Leonés: Camposagrado (Zamora)



VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p> pH: 6,56 Conductividad: 14,07 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 0,054 meq/l Nitrato: 0,024 mg/l Nitrógeno Total: 0,469 mg/l Ortofosfato: 8,12 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 25,08 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila a: 5,737 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 41,370 </p>	<p> Superficie: 1,5 ha. Profundidad máx.: 2,5 m. Profundidad Secchi: 200 cm. % limo: 30% % arena: 35% % cantos: 35% Pendiente litoral: 2 Persistencia: permanente </p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p> Superficie: 14 ha. Superficie Cuenca/Lago: 9,333 % roca: 60% % matorral: 30% % bosque: 0% % pastizal: 10% </p>	<p> Altitud: 1.660 m.s.n.m. Latitud: 42,12 Longitud: 6,81 </p>

Macizo Galaico-Leonés: Castromil (Zamora)



VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p>pH: 6,22 Conductividad: 7,38 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 0,058 meq/l Nitrato: 0,049 mg/l Nitrógeno Total: 0,865 mg/l Ortofosfato: 47,19 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 101,4 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila α: 9,995 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 18,875</p>	<p>Superficie: 1,8 ha. Profundidad máx.: 0,3 m. Profundidad Secchi: 30 cm. % limo: 100% % arena: 0% % cantos: 0% Pendiente litoral: 1 Persistencia: temporal</p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p>Superficie: 15 ha. Superficie Cuenca/Lago: 8,333 % roca: 0% % matorral: 20% % bosque: 0% % pastizal: 80%</p>	<p>Altitud: 1.685 m.s.n.m. Latitud: 42,12 Longitud: 6,83</p>

Macizo Galaico-Leonés: Aguas Cernidas (Zamora)



VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p> pH: 6,92 Conductividad: 18,32 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 0,248 meq/l Nitrato: 0,051 mg/l Nitrógeno Total: 0,807 mg/l Ortofosfato: 6,95 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 48,2 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila α: 11,49 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 37,036 </p>	<p> Superficie: 2,2 ha. Profundidad máx.: 1,9 m. Profundidad Secchi: 100 cm. % limo: 25% % arena: 0% % cantos: 75% Pendiente litoral: 2 Persistencia: permanente </p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p> Superficie: 16 ha. Superficie Cuenca/Lago: 7,273 % roca: 60% % matorral: 10% % bosque: 0% % pastizal: 30% </p>	<p> Altitud: 1.805 m.s.n.m. Latitud: 42,18 Longitud: 6,8 </p>

Macizo Galaico-Leonés: Mancas (Zamora)



VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p> pH: 7,11 Conductividad: 23,8 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 0,069 meq/l Nitrato: 0,006 mg/l Nitrógeno Total: 0,275 mg/l Ortofosfato: 9,487 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 12,941 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila α: 3,454 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 47,043 </p>	<p> Superficie: 2,8 ha. Profundidad máx.: 8 m. Profundidad Secchi: 200 cm. % limo: 0% % arena: 35% % cantos: 65% Pendiente litoral: 2 Persistencia: permanente </p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p> Superficie: 29 ha. Superficie Cuenca/Lago: 10,357 % roca: 60% % matorral: 30% % bosque: 1% % pastizal: 10% </p>	<p> Altitud: 1.600 m.s.n.m. Latitud: 42,13 Longitud: 6,77 </p>

Macizo Galaico-Leonés: Sotillo (Zamora)



VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p>pH: 7,1 Conductividad: 27 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 0,063 meq/l Nitrato: 0,011 mg/l Nitrógeno Total: 0,468 mg/l Ortofosfato: 4,116 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 23,418 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila α: 5,44 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 44,203</p>	<p>Superficie: 12 ha. Profundidad máx.: 5,6 m. Profundidad Secchi: 250 cm. % limo: 15% % arena: 5% % cantos: 80% Pendiente litoral: 3 Persistencia: permanente</p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p>Superficie: 165 ha. Superficie Cuenca/Lago: 13,75 % roca: 20% % matorral: 70% % bosque: 5% % pastizal: 5%</p>	<p>Altitud: 1.580 m.s.n.m. Latitud: 42,83 Longitud: 6,77</p>

Macizo Galaico-Leonés: La Baña (León)



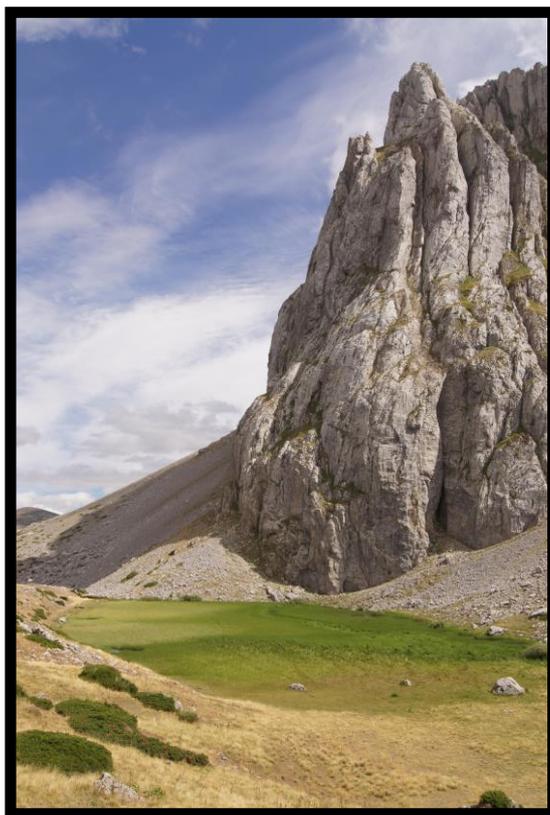
VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p> pH: 6,3 Conductividad: 22,7 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 0,026 meq/l Nitrato: 0,004 mg/l Nitrógeno Total: 0,799 mg/l Ortofosfato: 7,985 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 34,927 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila α: 1,773 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 50,600 </p>	<p> Superficie: 2,5 ha. Profundidad máx.: 2 m. Profundidad Secchi: 200 cm. % limo: 30% % arena: 60% % cantos: 10% Pendiente litoral: 2 Persistencia: permanente </p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p> Superficie: 150 ha. Superficie Cuenca/Lago: 60 % roca: 15% % matorral: 60% % bosque: 15% % pastizal: 5% </p>	<p> Altitud: 1.400 m.s.n.m. Latitud: 42,25 Longitud: 6,75 </p>

Macizo Galaico-Leonés: Truchillas (León)



VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p> pH: 6,5 Conductividad: 13,91 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 0,025 meq/l Nitrato: 0,000 mg/l Nitrógeno Total: 0,346 mg/l Ortofosfato: 2,240 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 12,155 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila a: 2,392 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 63,039 </p>	<p> Superficie: 5,2 ha. Profundidad máx.: 16 m. Profundidad Secchi: 460 cm. % limo: 0% % arena: 50% % cantos: 50% Pendiente litoral: 2 Persistencia: permanente </p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p> Superficie: 84 ha. Superficie Cuenca/Lago: 16,154 % roca: 50% % matorral: 50% % bosque: 0% % pastizal: 5% </p>	<p> Altitud: 1.750 m.s.n.m. Latitud: 42,18 Longitud: 6,48 </p>

Cordillera Cantábrica: Las Verdes (León)



VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p> pH: 7,78 Conductividad: 167,4 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 1,820 meq/l Nitrato: 0,023 mg/l Nitrógeno Total: 0,218 mg/l Ortofosfato: 2,031 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 13,422 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila α: 1,047 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 35,983 </p>	<p> Superficie: 1 ha. Profundidad máx.: 2,5 m. Profundidad Secchi: 250 cm. % limo: 85% % arena: 0% % cantos: 15% Pendiente litoral: 2 Persistencia: permanente </p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p> Superficie: 155 ha. Superficie Cuenca/Lago: 155 % roca: 70% % matorral: 20% % bosque: 0% % pastizal: 10% </p>	<p> Altitud: 1.720 m.s.n.m. Latitud: 43 Longitud: 6,13 </p>

Cordillera Cantábrica: La Mata I (León)



VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p>pH: 4,92 Conductividad: 19,4 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 0,020 meq/l Nitrato: 0,000 mg/l Nitrógeno Total: 0,47 mg/l Ortofosfato: 10,158 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 51 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila a: 8,746 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 20,379</p>	<p>Superficie: 0,4 ha. Profundidad máx.: 0,5 m. Profundidad Secchi: 50 cm. % limo: 100% % arena: 0% % cantos: 0% Pendiente litoral: 1 Persistencia: temporal</p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p>Superficie: 1,5 ha. Superficie Cuenca/Lago: 3,75 % roca: 0% % matorral: 100% % bosque: 0% % pastizal: 0%</p>	<p>Altitud: 1.500 m.s.n.m. Latitud: 42,97 Longitud: 6,22</p>

Cordillera Cantábrica: La Mata II (León)



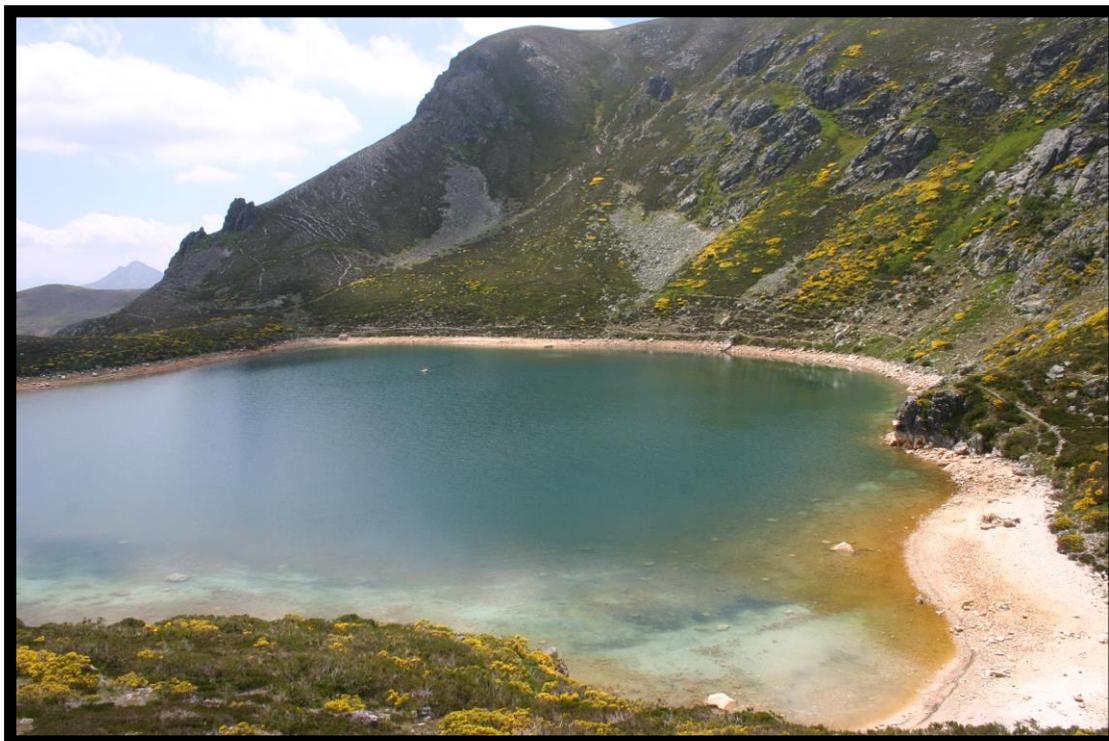
VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p>pH: 5,33 Conductividad: 23,3 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 0,006 meq/l Nitrato: 0,000 mg/l Nitrógeno Total: 1,2 mg/l Ortofosfato: 67,6 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 128,2 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila a: 18,278 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 20,699</p>	<p>Superficie: 0,3 ha. Profundidad máx.: 0,5 m. Profundidad Secchi: 50 cm. % limo: 100% % arena: 0% % cantos: 0% Pendiente litoral: 1 Persistencia: temporal</p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p>Superficie: 5 ha. Superficie Cuenca/Lago: 16,667 % roca: 0% % matorral: 100% % bosque: 0% % pastizal: 0%</p>	<p>Altitud: 1.480 m.s.n.m. Latitud: 42,97 Longitud: 6,22</p>

Cordillera Cantábrica: Laguna Grande de Babia(León)



VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p>pH: 8,97 Conductividad: 144,05 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 1,269 meq/l Nitrato: 0,012 mg/l Nitrógeno Total: 0,985 mg/l Ortofosfato: 9,553 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 39,476 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila a: 21,017 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 55,170</p>	<p>Superficie: 3,4 ha. Profundidad máx.: 3,6 m. Profundidad Secchi: 120 cm. % limo: 10% % arena: 45% % cantos: 45% Pendiente litoral: 2 Persistencia: permanente</p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p>Superficie: 100 ha. Superficie Cuenca/Lago: 29,412 % roca: 5% % matorral: 25% % bosque: 0% % pastizal: 70%</p>	<p>Altitud: 1.430 m.s.n.m. Latitud: 42,98 Longitud: 6,2</p>

Cordillera Cantábrica: Ausente (León)



VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p> pH: 5,05 Conductividad: 19,11 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 0,010 meq/l Nitrato: 0,039 mg/l Nitrógeno Total: 0,373 mg/l Ortofosfato: 3,669 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 5,507 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila a: 1,175 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 149,708 </p>	<p> Superficie: 3,6 ha. Profundidad máx.: 14 m. Profundidad Secchi: 760 cm. % limo: 0% % arena: 20% % cantos: 80% Pendiente litoral: 2 Persistencia: permanente </p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p> Superficie: 65 ha. Superficie Cuenca/Lago: 18,055 % roca: 40% % matorral: 60% % bosque: 0% % pastizal: 1% </p>	<p> Altitud: 1.750 m.s.n.m. Latitud: 43,05 Longitud: 5,35 </p>

Cordillera Cantábrica: Robledo (León)



VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p>pH: 5,05 Conductividad: 11,02 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 0,196 meq/l Nitrato: 0,010 mg/l Nitrógeno Total: 1,691 mg/l Ortofosfato: 15,565 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 42,996 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila α: 93,445 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 86,950</p>	<p>Superficie: 1,2 ha. Profundidad máx.: 0,4 m. Profundidad Secchi: 40 cm. % limo: 100% % arena: 0% % cantos: 0% Pendiente litoral: 1 Persistencia: temporal</p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p>Superficie: 70 ha. Superficie Cuenca/Lago: 58,333 % roca: 5% % matorral: 40% % bosque: 50% % pastizal: 5%</p>	<p>Altitud: 1.435 m.s.n.m. Latitud: 43,02 Longitud: 5,32</p>

Cordillera Cantábrica: Isoba (León)



VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p> pH: 7,6 Conductividad: 185 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 2,77 meq/l Nitrato: 0,367 mg/l Nitrógeno Total: 1,25 mg/l Ortofosfato: 5,14 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 190,41 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila α: 11,8 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 14,517 </p>	<p> Superficie: 3 ha. Profundidad máx.: 8 m. Profundidad Secchi: 350 cm. % limo: 90% % arena: 0% % cantos: 10% Pendiente litoral: 2 Persistencia: permanente </p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p> Superficie: 46 ha. Superficie Cuenca/Lago: 15,333 % roca: 30% % matorral: 20% % bosque: 0% % pastizal: 50% </p>	<p> Altitud: 1.360 m.s.n.m. Latitud: 43,03 Longitud: 5,3 </p>

Cordillera Cantábrica: Enol (Asturias)



VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p> pH: 8,34 Conductividad: 167 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 82,701 meq/l Nitrato: 0,15 mg/l Nitrógeno Total: 0,67 mg/l Ortofosfato: 3,02 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 8,6 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila α: 1,28 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 172,28 </p>	<p> Superficie: 13 ha. Profundidad máx.: 24,3 m. Profundidad Secchi: 700 cm. % limo: 60% % arena: 20% % cantos: 20% Pendiente litoral: 3 Persistencia: permanente </p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p> Superficie: 88,6 ha. Superficie Cuenca/Lago: 6,815 % roca: 30% % matorral: 15% % bosque: 5% % pastizal: 50% </p>	<p> Altitud: 1.070 m.s.n.m. Latitud: 43,27 Longitud: 4,99 </p>

Cordillera Cantábrica: La Ercina (Asturias)



VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p>pH: 7,95 Conductividad: 154 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 75,527 meq/l Nitrato: 0,02 mg/l Nitrógeno Total: 1,07 mg/l Ortofosfato: 5,95 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 19,56 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila α: 5,75 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 120,696</p>	<p>Superficie: 9 ha. Profundidad máx.: 2,2 m. Profundidad Secchi: 200 cm. % limo: 80% % arena: 10% % cantos: 10% Pendiente litoral: 2 Persistencia: permanente</p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p>Superficie: 208,1 Superficie Cuenca/Lago: 23,122 % roca: 15% % matorral: 50% % bosque: 15% % pastizal: 20%</p>	<p>Altitud: 1.120 m.s.n.m. Latitud: 43,27 Longitud: 4,98</p>

Cordillera Cantábrica: Pozo Las Lomas (Palencia)



VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p> pH: 7,09 Conductividad: 23,6 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 0,093 meq/l Nitrato: 0,028 mg/l Nitrógeno Total: 0,181 mg/l Ortofosfato: 4,720 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 6,718 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila α: 0,851 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 59,549 </p>	<p> Superficie: 2,3 ha. Profundidad máx.: 7,6 m. Profundidad Secchi: 760 cm. % limo: 0% % arena: 20% % cantos: 80% Pendiente litoral: 2 Persistencia: permanente </p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p> Superficie: 45 ha. Superficie Cuenca/Lago: 19,565 % roca: 70% % matorral: 15% % bosque: 0% % pastizal: 15% </p>	<p> Altitud: 2.060 m.s.n.m. Latitud: 43,02 Longitud: 4,75 </p>

Cordillera Cantábrica: Pozo Curavacas (Palencia)



VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p> pH: 6,34 Conductividad: 7,59 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 0,014 meq/l Nitrato: 0,018 mg/l Nitrógeno Total: 0,285 mg/l Ortofosfato: 3,66 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 11,33 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila α: 1,38 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 55,674 </p>	<p> Superficie: 2,7 ha. Profundidad máx.: 8,5 m. Profundidad Secchi: 590 cm. % limo: 0% % arena: 0% % cantos: 100% Pendiente litoral: 3 Persistencia: permanente </p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p> Superficie: 161 ha. Superficie Cuenca/Lago: 59,630 % roca: 80% % matorral: 15% % bosque: 0% % pastizal: 5% </p>	<p> Altitud: 1.790 m.s.n.m. Latitud: 42,98 Longitud: 4,68 </p>

Sistema Ibérico: Pardillas (Burgos)



VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p> pH: 5,85 Conductividad: 15,13 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 0,08 meq/l Nitrato: 0,002 mg/l Nitrógeno Total: 1,339 mg/l Ortofosfato: 33,074 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 58,88 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila a: 20,78 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 50,278 </p>	<p> Superficie: 0,5 ha. Profundidad máx.: 0,7 m. Profundidad Secchi: 25 cm. % limo: 100% % arena: 0% % cantos: 0% Pendiente litoral: 1 Persistencia: temporal </p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p> Superficie: 2,6 ha. Superficie Cuenca/Lago: 5,2 % roca: 0% % matorral: 0% % bosque: 95% % pastizal: 5% </p>	<p> Altitud: 1.850 m.s.n.m. Latitud: 42,05 Longitud: 3,05 </p>

Sistema Ibérico: Laguna Negra de Neila (Burgos)



VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p>pH: 6,5 Conductividad: 8,7 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 0,1 meq/l Nitrato: 0,17 mg/l Nitrógeno Total: 0,25 mg/l Ortofosfato: 9,9 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 36,05 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila α: 3,2 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 15,335</p>	<p>Superficie: 11,8 ha. Profundidad máx.: 15 m. Profundidad Secchi: 400 cm. % limo: 60% % arena: 0% % cantos: 40% Pendiente litoral: 3 Persistencia: permanente</p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p>Superficie: 31 ha. Superficie Cuenca/Lago: 2,627 % roca: 70% % matorral: 15% % bosque: 5% % pastizal: 10%</p>	<p>Altitud: 1.900 m.s.n.m. Latitud: 42,05 Longitud: 3,07</p>

Sistema Ibérico: Laguna Negra de Urbión (Soria)



VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p> pH: 7,16 Conductividad: 23,0 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 0,088 meq/l Nitrato: 0,035 mg/l Nitrógeno Total: 0,861 mg/l Ortofosfato: 7,49 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 19,3 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila a: 3,865 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 98,663 </p>	<p> Superficie: 3,3 ha. Profundidad máx.: 9 m. Profundidad Secchi: 200 cm. % limo: 10% % arena: 45% % cantos: 45% Pendiente litoral: 4 Persistencia: permanente </p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p> Superficie: 40 ha. Superficie Cuenca/Lago: 12,121 % roca: 70% % matorral: 15% % bosque: 15% % pastizal: 0% </p>	<p> Altitud: 1.750 m.s.n.m. Latitud: 42 Longitud: 2,85 </p>

Sistema Ibérico: Laguna Larga (Soria)



VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p> pH: 6,05 Conductividad: 9,84 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 0,052 meq/l Nitrato: 0,04 mg/l Nitrógeno Total: 0,518 mg/l Ortofosfato: 8,13 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 29,05 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila a: 7,3 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 39,409 </p>	<p> Superficie: 1 ha. Profundidad máx.: 1,9 m. Profundidad Secchi: 190 cm. % limo: 50% % arena: 10% % cantos: 40% Pendiente litoral: 1 Persistencia: permanente </p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p> Superficie: 45 ha. Superficie Cuenca/Lago: 45 % roca: 60% % matorral: 20% % bosque: 0% % pastizal: 20% </p>	<p> Altitud: 2.010 m.s.n.m. Latitud: 42 Longitud: 2,87 </p>

Sistema Ibérico: Laguna Helada (Soria)



VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p> pH: 6,51 Conductividad: 15,735 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 0,041 meq/l Nitrato: 0,020 mg/l Nitrógeno Total: 0,645 mg/l Ortofosfato: 6,630 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 22,593 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila a: 2,555 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 63,134 </p>	<p> Superficie: 5,1 ha. Profundidad máx.: 2,9 m. Profundidad Secchi: 200 cm. % limo: 60% % arena: 0% % cantos: 40% Pendiente litoral: 1 Persistencia: permanente </p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p> Superficie: 37 ha. Superficie Cuenca/Lago: 7,255 % roca: 70% % matorral: 10% % bosque: 0% % pastizal: 20% </p>	<p> Altitud: 2.000 m.s.n.m. Latitud: 41,98 Longitud: 2,85 </p>

Sistema Ibérico: Cebollera (Soria)



VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS	VARIABLES MORFOMÉTRICAS DEL LAGO
<p> pH: 6,8 Conductividad: 18,29 $\mu\text{S}/\text{cm}$ Alcalinidad: 0,095 meq/l Nitrato: 0,008 mg/l Nitrógeno Total: 0,524 mg/l Ortofosfato: 4,829 $\mu\text{g}/\text{l}$ Fósforo Total: 30,695 $\mu\text{g}/\text{l}$ Clorofila a: 7,315 $\mu\text{g}/\text{l}$ N:P: 37,729 </p>	<p> Superficie: 3,31 ha. Profundidad máx.: 1,3 m. Profundidad Secchi: 130 cm. % limo: 50% % arena: 0% % cantos: 50% Pendiente litoral: 2 Persistencia: permanente </p>
VARIABLES MORFOMÉTRICAS DE LA CUENCA DEL LAGO	VARIABLES DE LOCALIZACIÓN
<p> Superficie: 78 ha. Superficie Cuenca/Lago: 23,565 % roca: 25% % matorral: 60% % bosque: 0% % pastizal: 15% </p>	<p> Altitud: 1.850 m.s.n.m. Latitud: 41,98 Longitud: 2,65 </p>

