

PRESENTACIÓN

Me proponen que escriba unas líneas como introducción a un estudio muy importante sobre las aguas estancadas internas de la Península Ibérica, basado en observaciones hechas hace ya bastantes años. El estudio de muchas de las especies encontradas en la exploración, se presenta con exquisito detalle en el libro: Crustacea, Branchiopoda, vol. 7 de la Fauna Ibérica, 1996, 466 pp. Yo me siento en deuda con el Dr. Alonso por la gracia y pulcritud con que ilustró mi Limnología, mejorando considerablemente los originales que interpretó o a veces creó en todas sus partes. Ahora me complace y agradezco que se me dé la oportunidad de redactar unas líneas de presentación de otra importante producción original suya, de fecha anterior, pero que no ha podido ver la luz pública antes de ahora. Digo placer, que lo es, tanto por la ocasión que me ofrece de recorrer de nuevo el libro en sus aspectos técnicos y formales, como porque sus páginas despiertan en mí recuerdos agrídulces y aún nostálgicos de un pasado que no puede volver y cuya memoria me es testigo de cómo en un tiempo, relativamente breve, durante el cual en el país se ha prodigado hablar de conservación de la naturaleza, y hasta se estrenaron ministerios ad hoc, pasaron a lo que aún se suele calificar de “mejor vida”, aunque más bien da repeluzo, una fracción considerable de ambientes acuáticos que sobrevivían malamente y que, al fin, han sucumbido arrastrando poblaciones y aún especies a su extinción.

Unos años antes que Miguel, a poco de acabar nuestra guerra incivil, que para mí trajo la larga “coda” de un interminable servicio militar, aun me quedaron arrestos y ganas para hacer un considerable número de excursiones por una España relativamente ignota, por lo menos desde el punto de vista de la naturaleza acuática. De Andalucía a Galicia, principalmente, tuve ocasión de explorar ambientes inéditos, generalmente ya maltrechos y que, más adentrados en una época en que empezaba a hablarse con mayor frecuencia de lo que llaman “ecología”, acabaron definitivamente estropeados y con ellos desaparecieron las interesantes poblaciones de organismos que albergaban.

Ya por entonces supongo que la Guardia Civil, la llamada benemérita, debía atisbar en su futuro cierto sentido de responsabilidad por lo que empezaba a llamarse “medio ambiente” o, por lo menos, de los que perturbaban su tranquilidad. Yo, por mi parte, tenía que buscarlos para que me estampillaran un documento para justificar mis vagabundeos poco despilfarradores ante el CSIC (Consejo Superior de Investigaciones Científicas). Pero generalmente antes me veían ellos a mí que yo a ellos. Varias veces me vi detenido, interrogado y tuve que presenciar el gesto asombrado de los dignos miembros de la benemérita ante los tubitos reciclados de aspirina, conteniendo agua en la que se bañaban cucarachines absurdos. Alguno se aventuraba a preguntar si eran para remedio, supongo que en el sentido de curar. En alguna ocasión la detención suspicaz duró horas, pero debo reconocer, y así lo hago constar, que el interés de los antiguos agentes me resultaba admirable. No sé que pasará mañana, o quizá pasa ya hoy, reciclados de ecólogos, declarando pongamos por caso: “No se preocupe por la población de *Leptotheria* que había aquí, porque creo que ya está secuenciada, por lo tanto igual da. Como puede ver el entorno ha sido muy cuidado y aun mejorado por las obras del aeropuerto o del tren de alta velocidad, o la construcción de un taller de hacer teléfonos o armar ordenadores. España va bien”. Cataluña no va a la zaga, por supuesto, pues todas las especies locales descritas como nuevas quedan automáticamente protegidas: así lo testifican, por lo menos, tres especies de arañas del Montseny.

La verdad es que conservo recuerdos imborrables del país, supongo que cualquier lugar debe proporcionarlos cuando se recorre en buena parte a pata: de ventas casi como las de Don Quijote, retretes peligrosos – uno cerca de Sanabria abierto sobre el vacío – y de dormitorios peculiares, en uno de la Mancha de noche circularon caballerías a mis pies - sombras de rocín o del rucio -. En la intere-

santísima laguna de Antela, en Galicia, desecada hace ya mucho tiempo para plantar patatas, según me dijeron luego, pude tener ocasión de pescar en patera genuina – lancha estrecha y plana, para cazar patos, como su nombre indica,- que a mi me sirvió para dar con una nueva especie de cladóceros, el *Ephemeroporus margalefi*, descrito por Alonso. Gracias Miguel.

Este mundo antiguo, hartado, muy fragmentado, todavía sobrevivía parcial y precariamente al tiempo de las exploraciones del Dr. Miguel Alonso. Hoy en su mayor parte se ha ido, con los otros peregrinos del camino de los dinosaurios. Estas circunstancias, más bien tristes, dan al siguiente texto el valor añadido de testimonio singular: el siguiente texto tiene la categoría de documento único.

Ramón Margalef

LAS LAGUNAS DE LA ESPAÑA PENINSULAR

Miguel Alonso

Departamento de Ecología, Universidad de Barcelona. Diagonal 645

RESUMEN

España es un país predominantemente árido, pobre en lagos, pero en el que se encuentran bien representadas las aguas que los limnólogos denominan "marginales", es decir, zonas hmedas y palustres, lagunas y charcas en general. El interés ecológico de estos ambientes es extraordinario, ya que se trata de sistemas con gran capacidad biogénica y muy dinámicos, que imponen a las especies adaptaciones muy particulares. Desde el punto de vista de la limnología regional, España ofrece un buen marco de trabajo. Su territorio es heterogéneo, con grandes contrastes litológicos y climáticos, y se ha visto afectado por los acontecimientos históricos de manera desigual, lo que configura una limnología de aguas pequeño volumen particularmente rica y variada.

El presente trabajo pretende abordar la tipología de las charcas y lagunas españolas en base a parámetros ambientales y a la naturaleza de las comunidades de crustáceos. Dentro de los parámetros limnológicos que normalmente se estudian se ha hecho hincapié en aquellos que muestran mayor variabilidad y que, por lo tanto, explican mejor los cambios que se observan en la biota de las lagunas. Se seleccionaron la mineralización, la turbiedad y la temporalidad como los más importantes. En la mineralización se tratan dos aspectos, el correspondiente al contenido total de sales disueltas y el que tiene que ver con las proporciones relativas de los diferentes iones. Como la conexión entre ambos conceptos es difícil de establecer cuando se trabaja con un conjunto de muestras tan heterogéneo, se seleccionaron tres clases de agua según su mineralización total; una dulce, menor de 10 meq totales (iones mayoritarios), otra intermedia entre 10 y 100 meq totales y otra mayor que llegaba hasta 14.000 meq totales. Dentro de cada clase, las proporciones iónicas se muestran diferentes, de manera que los carbonatos y el calcio pierden importancia a medida que aumenta la salinidad total. Algunas relaciones iónicas aportan también mucha información. Por ejemplo, la que contrasta la alcalinidad con el calcio permite ya una clasificación en aguas sódicas (cuando la alcalinidad es desproporcionadamente elevada, o clorado-calcicas cuando lo es el calcio). La relación entre el cloruro y el calcio, este último muy favorecido con respecto a la composición del agua marina pone de manifiesto el carácter atalasohalino de las aguas continentales. Las desviaciones o aguas "raras" van desapareciendo a medida que disminuye la salinidad de manera que las aguas del primer grupo, más dulces, son muy similares a las de los embalses españoles y también se acercan a la media mundial de ríos aunque poseen algo más de sodio y menos carbonatos.

La turbiedad más interesante para los objetivos de este trabajo es la debida a sólidos inorgánicos en suspensión, principalmente arcillas. En las lagunas estudiadas es Cste un parámetro sujeto a gran variabilidad pero que permite formar dos grandes grupos, uno turbio y otro de aguas claras.

La temporalidad de las aguas es un factor que depende del balance de entradas y salidas en el vaso receptor, pero también de la profundidad de Cste. De manera que se puede tener una estima de la profundidad mínima necesaria para mantener aguas permanentes, que para las zonas españolas más secas, es de aproximadamente 2 m.

Si se dispone de información sobre la respuesta de los organismos a la expresión de los diferentes parámetros considerados, es más fácil establecer después la relación entre las comunidades y la tipología elaboradas a partir de las características ambientales. Los crustáceos pueden ordenarse fácilmente por su aparición dentro de rangos a lo largo del eje de variación de la salinidad total y, sin embargo, son poco sensibles a las proporciones relativas entre los diferentes iones. La turbiedad dirige las características tróficas de las lagunas de manera que en las aguas de tipo fangoso domina el régimen heterotrófico y se seleccionan especies conocidas como argilófilas que se alimentan de barro reteniendo la materia orgánica que Cste lleva adsorbida. Finalmente la persistencia del agua permite la vida sólo a especies que han desarrollado estrategias que tienen que ver con la supervivencia durante el período seco como son la producción de huevos perdurables, retención del desarrollo, diapausa o poder abandonar el medio, y sobre todo, a aquellas adaptadas a la imprevisibilidad. Otrora consideradas oportunistas y banales, estas especies demuestran disponer de un grado de especialización muy notable.

El inventario de filópodos y copépodos cuenta con 144 especies, 104 branquiópodos y 40 copépodos. 25 especies son nuevas para la península ibérica, de las cuales 11 (*Branchipus cortesi*, *Daphnia mediterranea*, *D. hispanica*, *Ephemeroporus margelefi*, *E. epiaphantoi*, *Chydorus pizarri*, *Alona iberica*, *A. azorica*, *A. salina*, *A. orellanai*, *Mixodiptomus ortizi*) son nuevas para la ciencia y una (*Estatheroporus gauthieri*) constituye también un nuevo género. Trabajando con las afinidades faunísticas se han diferenciado 22 comunidades de crustáceos que se designan con nombres zoosociológicos.

La relación entre las comunidades de crustáceos y las características ambientales se hace comparando la afinidad de los grupos de lagunas formados a través de su afinidad faunística, con los formados con las diferentes combinaciones de paráme-

tros ambientales. De esta manera se establece una correspondencia que permite asociar a cada comunidad una o varias clases posibles de lagunas. Las aguas dulces o algo mineralizadas y permanentes se encuentran caracterizadas por el *Daphnion longispinae*, las aguas algo mineralizadas, temporales y turbias por el *Mixodiatomion incrassati* y los medios salinos por el *Arctodiatomion*.

Las características de las comunidades y de las lagunas tienen un componente geográfico que se trata en los apartados de Biogeografía y Limnología regional. En la distribución de las especies juegan factores ecológicos e históricos. Los ecológicos hacen que en la península ibérica confluyan especies de dominios diferentes, básicamente de país húmedo (lusitánicas y boreoalpinas) por el Oeste y las montañas, y esteparias (mediterráneas) por el centro y por el Este. Los históricos dan distribuciones interesantes que permiten distinguir tres áreas entre las que el intercambio genético es difícil y que mantienen faunas diferentes. Dos se encuentran al Norte del Sistema Central, que son las cuencas del Duero y Ebro, y la tercera al Sur, que contiene las cuencas del Tajo, Guadiana y Guadalquivir.

Desde el punto de vista de la limnología regional, las características de las lagunas se encuentran determinadas por el clima y por la naturaleza del sustrato. El clima condiciona junto con la profundidad de la cubeta la permanencia de las aguas y también el régimen hídrico. Este último, combinado con la naturaleza del sustrato regula la salinidad a lo largo de un rango que va desde las aguas más dulces en sistemas bien drenados en regiones silíceas a las aguas más mineralizadas en sistemas endorreicos sobre materiales evaporíticos. Por último la turbiedad depende también de las características del sustrato siendo máxima en aguas sobre materiales arcillosos o margosos. De esta manera, las aguas permanentes y sus comunidades asociadas siguen el Oeste ibérico y las cordilleras, y el resto de las tipologías encontradas, así como sus comunidades características, las depresiones de los grandes ríos.

Palabras clave: Lagunas, charcas, zonas húmedas, España, Branchiopoda, Copepoda

SUMMARY

From the point of view of regional limnology, Spain offers an excellent field of study. It is a predominately arid country, poor in lakes, but containing a good representation of those bodies of water known by limnologists as "marginal", such as wetlands, marshes, lagoons and ponds. These environments have an extraordinary ecological value, due to the biogenic capacity and the dynamic nature of their systems, which force their inhabitant species to have very specialized adaptations. The territory is heterogeneous; it includes a vast range of lithological and climatic contrasts resulting in a limnology of water bodies, small in volume but containing extraordinary richness and variety.

This paper examines the typology of the Spanish ponds and lagoons based on their environmental parameters and their crustacean communities. In this study we focussed on those limnological parameters which show the greatest variability and which therefore may best account for the changes observed in their biota. The selected parameters were: mineralization, turbidity, and permanence of water. In the case of mineralization, two types of parameters were studied: the total dissolved salt content and the relative proportions of the various ions. Waterbodies were sorted into three different classes according to total mineralization: freshwater (less than 10 meq of total ions), an intermediate class (between 10 and 100 total meq), and a third class including up to 14,000 meq. Within each class, the proportions of ions were logically different. For instance, the carbonate and calcium decreased in importance as the total salinity increased. Within each class ionic relationship also provided additional information. For example, the ratio between alkalinity and calcium content provided a distinction between alkaline waters (with the alkalinity much higher than calcium) and calcium-chloridic waters (when the calcium is higher than alkalinity). The chloride : calcium ratio indicates the athalussosaline nature of the continental waters. The deviations of this "rare" waters tends to disappear when salinity decreases. For instance, the freshwaters (first class) have a chemical composition similar to those of the Spanish reservoirs and close to the world average for rivers; the only difference is that they have slightly more sodium and less carbonates.

The type of turbidity most interesting from the standpoint of this study is that which stems from total suspended inorganic solids, primarily clays. According with this parameters the lagoons studied here showed such high variability that we sorted such the waters into two distinct groups: clear and turbid.

The persistence of the water is a factor that depends on the hydraulic budget and on the water depth. Based on these parameters it is possible to estimate a minimum depth necessary to maintain water permanently. In the case of the driest Spanish zones it was around 2 m deep.

If one has information on the response of the organisms to the parameters discussed above, it is then easier to establish a relation between the communities and the typology developed, based on environmental characteristics. Crustacean communities were easily grouped according to their distribution in ranks along the axis of the total salinity; however, they were less sensitive to the ion proportions. Turbidity is a key factor in the trophic characteristics of the lagoons. Heterotrophic regime predominates in clayey waters and selection is for argilophile species that feed off the mud, retaining the organic material

adsorbed in the clay particles. Temporal lagoons favored the development of species with strategies that allow them to survive during the dry periods. Some of such mechanisms are: long-resting eggs, retention of development, diapause or the ability to abandon the environment, and above all, those species able to adapt to the unpredictable. Formerly disdained as opportunistic and lacking in importance, these species are now shown to have a highly developed degree of specialization.

The inventory of phyllopods and copepods included 144 species: 104 branchiopods and 40 copepods. 25 species were new in the Iberian Peninsula, 11 of which (*Branchipus cortesi*, *Daphnia mediterranea*, *D. hispanica*, *Ephemeropterus margelefi*, *E. epiaphantoi*, *Chydorus pizarri*, *Alona iberica*, *A. azorica*, *A. salina*, *A. orellanai*, *Mixodiaptomus ortizi*) were new to science and one (*Estatheroporus gauthieri*) constituted a new genus. According to faunistic affinities, we were able to differentiate 22 crustacean communities, which were denominated with zoo-sociological names.

The relationships between the crustacean communities and the environmental characteristics were examined made by comparing the results from grouping the lagoons based on crustacean communities to those from environmental clusters of environmental variables. In this way, a correspondence was established which allows us to associate each community with one or more possible classes of lagoons. The fresh, or low-mineralized waters, which are also permanent are characterized by *Daphnion longispinae*, temporal and turbid lagoons with fresh, or low-mineralization waters, are characterized by *Mixodiaptomion incrassati* and the saline lagoons, by *Arctodiaptomion*.

Superimposed to these results, the characteristics of the communities and the lagoons have a geographic component, which is addressed, in the sections on Biogeography and Regional Limnology. The distribution of species is also affected by ecological and historical factors. The ecological factors in the Iberian Peninsula cause a confluence of species from different domains, basically from humid territory, (lusitanic and boreoalpirie) to the West and in the mountains, and steppes (Mediterranean) in the center and to the East. Historical factors provide interesting distributions, which yield three distinguishable areas among which genetic exchange is difficult and which maintain different faunas. Two of these areas are found to the North of the Central System of the Iberian Peninsula, and include the Duero and Ebro river basins; the third is to the South, and contains the river basins of the Tajo, Guadiana, and the Guadalquivir.

Together these results, evidence suggest that, from the standpoint of regional limnology, the climate and the composition of the substrate determine the lagoons' characteristics. The climate, along with the water body depth determines the permanence of the water as well as the hydrologic regime of the ponds. The nature of the substrate together with climate, regulates the salinity along a range which extends from the pure freshwaters in well-drained ecosystems in siliceous regions, to highly mineralized water in endorrheic systems on evaporitic material. Lastly, the turbidity depends also on the characteristics of the substrate, maximum turbidity being found in waters on clayey or marled material. In this way, the permanent water bodies and the communities they contain follow the Iberian West and the mountain ridges, and the remaining typologies encountered, along with their characteristic communities, are distributed along the Tertiary great river watersheds.

Keywords: Lagoons, pools, wetlands, Spain, España, Branchiopoda, Copepoda

INTRODUCCIÓN

España es un país predominantemente arido, pobre en lagos, pero en el que se encuentran bien representadas las aguas que los limnólogos denominan "marginales", es decir, zonas húmedas y palustres, lagunas y charcas en general. El interés ecológico de estos ambientes es extraordinario, ya que se trata de sistemas con gran capacidad biogénica y muy dinámicos, que imponen a las especies adaptaciones muy particulares. Desde el punto de vista de la limnología regional, España ofrece un buen marco de trabajo. Su territorio es heterogéneo, con grandes contrastes litológicos y climáticos, y se ha visto afectado por los acontecimientos históricos de manera desigual, lo que

configura una limnología de aguas de pequeño volumen particularmente rica y variada.

Pese a su gran interés, el estudio de estos sistemas en nuestro país ha contado con relativamente pocas contribuciones si se compara con las desarrolladas en otros países, incluso antes de mediados del presente siglo. La mayor parte de los trabajos existentes son regionales y faltan visiones globales. Entre los precursores de los estudios de las aguas epicontinentales españolas se cuentan Calderón Arana (1884, 1888, 1889) y Hernández Pacheco (1900, 1947), geólogos, y con Prosper (1910), Dantin y Arévalo (1916). A Pardo se debe la publicación de la primera catalogación de los lagos y lagunas a nivel nacional (Pardo 1948), todavía hoy de gran utilidad así

como estudios de biología de ámbito local (1924, 1925, 1934, 1942, 1946, 1947). Margalef publicó entre 1946 y 1958 numerosos trabajos de alcance regional basados en sistemas lagunares del centro y norte de la península, que han sentado las bases de la limnología de pequeñas masas de agua en nuestro país.

El presente trabajo, redactado cuarenta años más tarde que aquellos, pretende abordar la tipología de las charcas y lagunas españolas en base a parámetros ambientales y a la naturaleza de las comunidades de crustáceos, en parte como una continuación de la citada labor comenzada por Margalef. En lo relativo a los parámetros ambientales, principalmente la periodicidad de la inundación y la salinidad, las aguas de pequeño volumen muestran una variabilidad regional considerable, ya que se encuentran proporcionalmente más afectadas que las más voluminosas por los rasgos litológicos y climáticos locales. Ello permite ordenar las charcas y lagunas a lo largo de rangos de variación muy amplios, sobre los que es más fácil delimitar tipologías determinadas.

En un marco de variabilidad ambiental tan heterogéneo, la búsqueda de organismos y comunidades indicadoras ofrece perspectivas interesantes, sobre todo teniendo en cuenta que muchas especies muestran un estenoicidad considerable. Para determinar los límites de tolerancia de las especies a determinados parámetros ambientales puede ser suficiente superponer su presencia a rangos continuos de variación como, por ejemplo, la salinidad. Sin embargo, lo más fácil es que la aparición de las especies se encuentre regulada por la acción sinérgica de varios factores. Para determinar el valor indicador de las comunidades se ha comenzado por agrupar lagunas de composición faunística afín y ver si el grupo formado presentaba a su vez unidad en las características ambientales. Así se ha llegado a definir comunidades características y condiciones que estas comunidades requieren para su desarrollo.

En la naturaleza regional de las comunidades no sólo intervienen factores ecológicos sino también históricos. Parte de la península presenta cierta continuidad faunística con Europa, pero el resto posee una fauna muy particular, más rela-

cionada con el norte de África y los países del este de Europa. Esta última, mucho más antigua y de carácter estepario, parece que presenta en nuestro país una distribución relicta, lo que sugiere una permanencia de la aridez (al menos en algunos puntos) a lo largo del diluvial.

El estudio descriptivo de las comunidades, es decir, la determinación de las especies, ha obligado a salvar el escollo previo de la taxonomía. Se ha insistido más en la de los branchiopoda, aprovechando que actualmente se está emprendiendo la revisión de faunas locales a nivel mundial y que las técnicas de taxonomía permiten un buen nivel de discriminación entre las especies. Además, este material ofrece muy buenas perspectivas para posteriores estudios de paleolimnología. Los resultados hacen las delicias del aficionado a la taxonomía, pero ponen en evidencia el retraso que lleva el conocimiento de estos organismos. Gran parte de la fauna esteparia es endémica de los países mediterráneos y algunas especies lo son de la península Ibérica, en contra del cosmopolitismo y la trivialidad ecológica que se atribuía a la mayoría de las especies.

El trabajo de prospección previo a la confección de esta memoria se ha extendido a lo largo de casi diez años. Los muestreos se iniciaron el año 1976 y han incluido la visita de más de 2.000 cuerpos de agua, de los cuales solo una cuarta parte han sido recogidos en esta memoria. Las campañas de muestreo más extensas se distribuyeron de la siguiente manera: La Mancha (noviembre 1978, abril 1979), cuenca del Duero (diciembre 1978, mayo 1980), cuenca baja del Guadalquivir (marzo 1976, noviembre 1978, abril 1979), Galicia (mayo 1980) cuadrante suroccidental de la península (abril 1981), Monegros (marzo 1980, mayo 1981), cuenca de Gallocanta (visitada periódicamente a lo largo de 1981). Aparte de estas campañas, se cuenta con muchos datos de muestreos esporádicos o coyunturales realizados en distintos puntos de país. La preparación de los itinerarios previa a la realización de las campañas de muestreo se hizo en base a la cartografía militar (hojas a escala 1:50.000) y al catálogo de lagos de Pardo (1948). En el campo se recogían muestras cualitativas de crustáceos

con una red de 50 mm de poro, y se fijaban con formol al 4%. Simultáneamente, se tomaban datos morfométricos, de turbidez (subjetivos) y de agua, para la posterior realización de análisis químicos de aniones y cationes (mineralización), muestras que se fijaban con cloroformo.

DELIMITACIÓN DEL CONCEPTO DE LAGO, LAGUNA Y CHARCA

La imprecisión con que normalmente se tiende a nombrar estos sistemas obliga a establecer unos puntos de referencia en el inicio de todo estudio regional. Buscar definiciones precisas no es fácil, ni tampoco sería operativo, ya que la variabilidad es enorme y se expresa a lo largo de un continuo. El propio término de laguna tiende a ser utilizado para designar un cuerpo de agua mayor que una charca y menor que un lago, lo cual encierra, inevitablemente, una concepción en términos comparativos; por otro lado, muchos lagos andinos son llamados lagunas, y para los habitantes de países con abundancia de grandes lagos, la mayor parte de los sistemas que se tratan en este trabajo no serían siquiera tomados en consideración. Evidentemente, el tamaño es un criterio que permite fijar unas primeras coordenadas, aunque es más apropiado tener en cuenta otros parámetros más relacionados con su funcionamiento.

Siendo un sistema lacustre un volumen de agua contenido en un vaso receptor de naturaleza terrestre, tiene interés la magnitud de la interacción entre ambos sistemas, la cual depende básicamente de la morfometría. La influencia del sistema terrestre sobre el acuático es máxima en aguas someras y va disminuyendo relativamente a medida que la relación volumen de agua/superficie interior del vaso se incrementa. Los lagos propiamente dichos constituyen los sistemas acuáticos interiores más independizados del medio terrestre. El vaso es bien definido y en él se distingue una zona litoral (la que más interactúa con el medio terrestre), un bentos profundo bien diferenciado, con sedimento propio y poblado por especies diferentes de las de la zona litoral, y un plancton. Las aguas adquieren una com-

partimentación vertical a lo largo de gradientes de luz y densidad, sujeta a variación estacional, que repercute sobre su propia calidad y los procesos biológicos que se desarrollan en ellas.

En la medida en que estas propiedades se van desdibujando, la imagen del lago da paso a la de la laguna. En ésta, la cubeta también es invariable, pero la luz llega hasta el fondo y permite una mayor extensión, o una ocupación total, de las comunidades litorales. El ciclo de los nutrientes sufre un cambio sustancial con ello, ya que a nivel de productores primarios, se establece una competencia entre el bentos y el plancton en la que este último lleva la peor parte. Las lagunas, siendo sistemas más eutróficos, acostumbran a tener las aguas más claras.

En las charcas, la influencia terrestre sobre el sistema acuático es máxima. Los límites de la cubeta no son definidos y se encuentran sometidos a variaciones. Al no poseer un sedimento bien diferenciado, las comunidades terrestres vecinas pueden colonizar las áreas abandonadas por las aguas si éstas retroceden. Cuando la presencia de las aguas es temporal, toda la superficie es colonizada por comunidades de reemplazo, de naturaleza terrestre, participando del ciclo de materia y energía.

En nuestro país, en general, el término de lago se aplica a masas de agua superiores a los 15 m de profundidad, ya que a estas latitudes la termoclina se forma aproximadamente a los 10 m. Sanabria, que es el lago español de mayor tamaño tiene 50 m de profundidad máxima y una longitud de 2,5 km. Profundidades inferiores determinan estados intermedios entre lago y laguna, siempre en función de la morfometría, y 5 m podría constituir una buena frontera, que corresponde a la mayor parte de las lagunas "profundas" españolas.

Las charcas tienen, por lo general, menos de 70 cm de profundidad y un desarrollo superficial variable. Desde el punto de vista regional, constituyen lo que podría llamarse la expresión lacustre nacional. Se forman en áreas inundables, y a veces dan lugar a sistemas de gran extensión (las llamadas "zonas húmedas" o palustres). Las charcas aisladas, en general, ocupan cualquier

depresión y son muy características las de las zonas Bidas, que adquieren una morfología circular, muy similar a la de las "dayas" del N de Africa, formadas sobre pequeñas depresiones de origen edáfico que, tras sucesivas inundaciones, adoptan una profundidad de equilibrio que no supera los 30 cm.

PARÁMETROS AMBIENTALES

No todos los parámetros ecológicos tienen, al menos aparentemente, la misma importancia en la composición y la naturaleza de las comunidades. Los más variables y que fluctúan entre límites más amplios son los que, a su vez, explican mejor la variabilidad biótica. Sin embargo, su expresión no es la misma en los diferentes ecosistemas acuáticos y se encuentra afectada, además, por factores geográficos y de escala de muestreo. En los ríos es muy importante la velocidad del agua, en los embalses la tasa de renovación, el régimen hídrico, la mineralización y la eutrofia (Margalef *et al*, 1976), en los lagos la morfometría, la tasa de renovación y la eutrofia... Por otro lado, pese a la gran diversidad de las aguas epicontinentales, existe una cierta uniformidad al considerar áreas geográficas concretas. En consecuencia, los parámetros a elegir variarán según se trate de ríos, embalses o lagos centroeuropeos o mediterráneos, o de grupos de sistemas acuáticos estudiados en regiones más o menos extensas.

Las aguas de pequeño volumen, arroyos, lagunas y charcas, se caracterizan por su inestabilidad. Se trata de sistemas muy poco tamponados, extraordinariamente influenciados por factores externos como son el clima y el sustrato o impactos esporádicos (contaminación, paso de un rebano, etc.). Sería muy interesante poder medir directamente la capacidad de tamponamiento integrado, como uno de los factores más importantes implicados en el poblamiento de estas aguas. Sin embargo, esto no es posible y uno debe conformarse con la información que proporcionan algunos parámetros tomados aisladamente.

En las aguas estancadas de pequeño volumen, algunos de los parámetros afectados de mayor

variabilidad son la salinidad, la turbidez y la permanencia del agua. La salinidad varía a lo largo de un gradiente sobre el que se pueden superponer los límites de tolerancia de las diferentes especies. La turbidez determina el régimen trófico de las lagunas y la temporalidad restringe muchas veces la vida a aquellas especies que poseen adaptaciones especiales a la sequía. Las diferentes combinaciones de los tres parámetros considerados ofrece una buena caracterización de los biotopos, ya que la mayoría poseen especies o comunidades asociadas (Alonso & Comelles, 1981).

La variabilidad ambiental se manifiesta en el tiempo y en el espacio. La temporal tiene que ver con la inestabilidad, y se refiere a los valores que pueden ir tomando los diferentes parámetros a lo largo del tiempo. La salinidad de las aguas más mineralizadas puede presentar grandes fluctuaciones en función del régimen hídrico, y éste también afecta a la permanencia del agua. En los países de "clima mediterráneo", estas fluctuaciones se expresan a modo de ciclos sincronizados con las estaciones del año. Sin embargo, es muy frecuente que estos se encuentren más o menos distorsionados por factores aleatorios, de manera que, para muchas especies, es más positivo adaptarse a la imprevisibilidad que ajustar sus ciclos vitales a fluctuaciones periódicas. La variabilidad temporal explica la sucesión anual de las comunidades y adaptaciones de tipo fisiológico (eurihalinidad, euritermia) y de tipo fenológico de las especies.

La variabilidad espacial depende de la acción combinada del clima, la litología y la orografía. Su estudio ofrece mayor interés en los países de mayor heterogeneidad, ya que éstos favorecen el análisis de los procesos implicados en las diferentes manifestaciones regionales. Por su parte, la variabilidad espacial explica la componente ecológica en la distribución geográfica de las especies.

La península Ibérica goza, por este motivo, de una situación de privilegio. Por un lado, las diferentes influencias climáticas, atlántica y mediterránea, el relieve accidentado y la variedad litológica configuran en conjunto una limnología

regional rica y variada. Por el otro, todas las manifestaciones regionales se encuentran sometidas, en mayor o menor grado, al acusado dinamismo anual que caracteriza a los ecosistemas de los países mediterráneos.

En este apartado se analizan los diferentes parámetros (turbidez, mineralización y periodicidad) por separado. Se señalan los factores implicados en su intensidad y su contribución a la tipología de las lagunas.

Mineralización

La mineralización total, salinidad total o total de sólidos disueltos, es debida, principalmente, a la presencia de siete iones. Dos son metales alcalinotérreos divalentes (Ca^{2+} y Mg^{2+}), otros dos alcalinos monovalentes (Na^+ y K^+), dos aniones de Ácidos fuertes (Cl^- y SO_4^{2-}) y un anión de Ácido débil (CO_3H^- , a veces CO_3^{2-}). El fosfato, nitrato, silicato y otros (boro, hierro, fluor), siempre en concentraciones muy reducidas, pueden influir ligeramente en la mineralización total, aunque habitualmente en un orden de importancia menor del 2%. Los siete iones citados dependen fundamentalmente de factores abióticos: geología y climatología del Área, procesos químicos en el agua, etc. Sus variaciones, tanto en el espacio como en el tiempo, se pueden interpretar en función de dichos factores, con independencia de la actividad de los organismos, por lo que suelen utilizarse para caracterizar los distintos tipos de hábitats acuáticos.

No obstante, hay que tener en cuenta que, bajo ciertas condiciones, algunos de estos compuestos, en especial SO_4^{2-} y $\text{CO}_3^{2-} + \text{HCO}_3^-$, pueden experimentar cambios de concentración considerables como resultado de procesos estrictamente biológicos (sulfato-reducción, respiración/fotosíntesis).

Composición relativa de los diferentes iones

A diferencia de lo que sucede con el agua marina, las proporciones relativas con que los diferentes iones entran a formar parte de la mineralización de las aguas continentales es extremadamente variable. Precisamente, esta variabilidad y el alejamiento de los equilibrios que se observan en el

mar, más que su mayor o menor concentración es lo que las define (Margalef 1983, Bayly & Williams, 1973). Bayly & Williams critican los esfuerzos de Rodhe y Conway en la búsqueda de un estándar de agua dulce, ya que éste se encontraría en contradicción con el concepto auténtico de las aguas continentales.

La composición relativa de los iones en las lagunas españolas es muy variable. En general, puede decirse que para valores reducidos de mineralización total, el carbonato y el calcio constituyen la fracción dominante, y que a medida que se incrementa la salinidad, van cobrando importancia el resto de los iones. Estos cambios van asociados generalmente a la evaporación en procesos endorreicos (Clarke 1924, Hutchinson 1957, Eugster & Hardie 1978) o a procesos de mezcla con agua marina en sistemas costeros (López 1984), y muchas veces tienen que ver con la solubilidad relativa de las diferentes sales, que va desde un mínimo del carbonato cálcico hasta un máximo del cloruro cálcico (Fig. 1).

En la tabla 1 se recoge la composición relativa de aguas de diferentes Áreas, entre las que se incluyen lagunas españolas. Entre éstas cabe distinguir tres casos: un primer grupo, formado por las aguas menos mineralizadas, de menos de 5 meq/l (suma de aniones); entran dentro de los límites considerados para la mayor parte de las aguas dulces del planeta (Margalef 1983) y su similitud con la proporción media de los embalses

	$\text{CO}_3=$	$\text{SO}_4=$	Cl^-
Na^{++}	0,4	0,3	1
Mg^{++}	0,0004	0,9	1,3
Ca^{++}	0,00005	0,006	1,5

Figura 1. Solubilidad relativa de las sales formadas por los iones principales en las aguas dulces, en agua destilada. ($\text{ClNa} = 1$ a 10°C). Relative solubility of the salts formed by the main ions in fresh-water, in distilled water. ($\text{ClNa} = 1$ to 10°C).

españoles es notable, aunque las lagunas presentan un ligero incremento en Cl^- , Na^+ y K^+ . Mayores desviaciones se encuentran respecto a la media de aguas dulces de todo el mundo (el estandar de Conway) y con aguas de Europa Central. Las aguas de las lagunas españolas se encuentran relativamente empobrecidas en calcio y carbonato (aproximadamente en un cuarenta por ciento), aunque, sin embargo, la concentración absoluta de estos dos iones se mantiene muy similar (Tabla 2). En realidad, las lagunas españolas son, en promedio, más mineralizadas debido a una mayor cantidad de Cl^- , SO_4^{2-} , Mg^{++} y Na^++K^+ .

Un segundo grupo incluye aguas con concentraciones de hasta 100 meq/l (suma de aniones) y corresponde a lagunas mineralizadas pero no saladas. Sus equilibrios se encuentran bastante más desviados de la media mundial de aguas y, por supuesto, de las europeas, y cobran importancia el Cl^- y el SO_4^{2-} , aunque las proporciones de los cationes (Tabla 3) demuestran que el calcio y el magnesio se encuentran formando nuevas especies químicas con el SO_4^{2-} .

Un tercer grupo incluye aguas hipersalinas, con concentraciones de hasta 7.000 meq/l (suma de aniones). En promedio, predominan los sulfatos sobre los cloruros y ambos, significativamente, sobre los carbonatos. Asimismo, el calcio se encuentra, relativamente muy reducido respecto al magnesio y al sodio y potasio. La situación es marcadamente atalasalina debido a la precipitación parcial de las diferentes sales que van desapareciendo del agua, haciéndolo, en primer lugar, las de producto de solubilidad más bajo. Las lagunas saladas españolas tienen, en promedio, mayor porcentaje de calcio que muchas de las lagunas que aparecen tratadas en la literatura. Esto se debe a que se han incluido en los promedios aguas en las que el Ca^{++} se halla principalmente en equilibrio con el Cl^- (con concentraciones muy elevadas de Cl_2Ca), lo cual constituye una situación poco frecuente. Los datos con que se comparan las aguas hipersalinas españolas proceden de Williams (1981), tomados de diferentes localidades de Australia, lo cual, evidentemente, tiene muchas limitaciones. En realidad

habría que analizar, en cada momento, la solución en equilibrio con el depósito mineral. La correlación entre el mineral y las sales en disolución es máxima cuando la laguna está en proceso de llenado, y va disminuyendo cuando hay evaporación, ya que a medida que las sales precipitan, los equilibrios se modifican en el material "sobrante" (Tabla 4).

En las aguas menos mineralizadas, las máximas correlaciones se dan entre la alcalinidad, el calcio y el magnesio; a continuación entre el cloruro y el sodio-potasio, y por último, entre el sulfato y el sodio-potasio. Es evidente que esto tiene relación con la mayor proporción de carbonato en aguas que drenan sustratos pobres en sales, y cuya fuente de C es la atmósfera, la caliza o la dolomita (estas últimas de solubilidad muy reducida). En aguas de salinidad intermedia (5-100 meq/l de aniones), las correlaciones más elevadas se dan entre el Cl^- y el Na^+ , y el SO_4^{2-} y el Mg^{++} y el Ca^{2+} , por lo que es de suponer, que las sales disueltas más importantes proceden de la halita, la epsomita y el yeso. Por último, en aguas saladas (más de 100 meq/l de aniones), las mayores correlaciones de los diferentes aniones son con el Na^+ y K^+ , y con el Mg^{++} . La máxima correlación corresponde al sulfato y al magnesio, probablemente en relación con la presencia de epsomita; después, al cloro y el sodio (halita); después al sulfato y el sodio (mirabilita); y, por último, al carbonato y el sodio, que correspondería a la trona.

Las correlaciones entre iones muestran, a veces, cierta coherencia con las solubilidades relativas de las diferentes sales (Fig. 1). A partir de cierto valor de salinidad, la correlación entre alcalinidad y calcio desaparece, y algo parecido sucede entre la alcalinidad y el magnesio, de acuerdo con su escaso producto de solubilidad. La correlación entre sulfato y calcio disminuye también en las aguas más saladas, debido a que el yeso es relativamente poco soluble. El resto de las correlaciones entre pares de aniones y cationes aumenta con la salinidad total, excepto en el caso del cloro-potasio y cloro-magnesio (Tabla 3). Las sales formadas por estas combinaciones son, teóricamente, las más solubles; sin embargo, son

Tabla 1. Porcentaje de los diferentes iones mayoritarios de las aguas españolas y de otros lugares. Las lagunas españolas (*) se han dividido en tres grupos: aguas dulces (suma de aniones inferior a 5 meq/l), aguas mineralizadas no saladas (suma de aniones de hasta 100 meq/l) y aguas hiperhalinaa (suma de aniones superior a 100 meq/l). *Percentage of the different majoritary ions of the Spanish continental waters and othoher places. The Spanish lagoons (*) have been grouped according to three categories: freshwater (total anions < 5 meq/l), mineral fresh-water containing minerals (total anions up to 100 meq/l) and hyperhaline water (total anions > 100 meq/l).*

	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	Na ⁺ +K ⁺	CO ₃ H ⁻	SO ₄ ⁼	Cl
Lagunas dulces*	38,9	18,2	42	53,5	23,8	22,3
Embalses españoles	38,2	27	35	59,8	22,2	14,3
Media mundial (rios)	63,5	17,4	19	73,9	16	10,1
Europa central	68,2	25,4	6,4	85,2	10,8	3,9
Lagunas mineralizadas**	36,5	20,5	42,9	18,3	43,2	38,6
Lagunas saladas*	4,5	46	49	1,2	52	46
Total lagunas*	6,3	38	55	3	52	44

Tabla 2. Comparación del promedio de la concentración de los distintos iones presentes en las aguas dulces de todo el planeta (datos de Conway 1942) y de las lagunas dulces españolas. *Comparison of the average concentration of the different ions found in freshwater worldwide (data from Conway 1942) with that of the freshwater lagoons in Spain.*

	Promedio Aguas de todo el planeta		Promedio Lagunas españolas	
	% meq/l	mg/l	% meq/l	mg/l
CO ₃ H ⁻	73	105	53,5	102
Cl ⁻	10	8	22	25
SO ₄ ⁼	16	18	24	36
Ca ⁺⁺	63	30	39	28
Mg ⁺⁺	17,5	5	18,2	8
Na ⁺ +K ⁺	19	11	42	8
K ⁺	3	3		
Σ		177		238

muy raras, debido a que la mayoría del calcio y el magnesio precipitan primero con el carbonato y el sulfato, antes de que puedan formar soluciones muy concentradas con el cloruro. En España, algunas lagunas (Salada de Benameji, Conde, Puentegeñil...) se acercarian, por esta característica, a la composición del mar Muerto (Loewengart, 1959) y de algunos lagos antárticos.

Las relaciones iónicas calculadas sobre promedios enmascaran buena parte de la información existente en los datos, ya que éstos poseen una gran dispersión (Tabla 5). Una buena aproximación al conocimiento de la variabilidad química de las lagunas españolas es el cálculo de las frecuencias de diferentes relaciones iónicas en grupos de salinidad distinta. En la tabla 6 se recogen las frecuencias de lagunas que muestran tipos

determinados de orden de importancia de los diferentes aniones. Las aguas en las que predomina la alcalinidad (HCO₃⁻+CO₃²⁻) corresponden tanto a aguas muy poco mineralizadas, generalmente de poco volumen, como a aguas ligeramente mineralizadas, en regiones calizas, y también a aguas muy mineralizadas, ricas en sodio, de cuencas endorreicas.

A su vez, en este tipo de aguas, la concentración de cloruro puede ser mayor o menor que la de sulfato (aunque en algunos casos, la concentración de ambos sea parecida, nunca llega a ser igual). En las aguas menos mineralizadas, la predominancia de sulfato sobre cloruro es un índice de continentalidad. En las aguas duras de los lagos cársticos, la dominancia del sulfato se acompaña de un mayor contenido de calcio. Por último, en las aguas más

Tabla 3. Correlación de aniones y cationes. En el caso de las lagunas se han calculado por separado las correspondientes a los tres grupos de salinidad (1: suma de aniones inferior a 5 meq/l; 2: hasta 100 meq/l; 3: superior a 100 meq/l). Se han incluido los datos relativos a los embalses y lagunas costeras para su comparación, que proceden de Margalef *et al* (1976) y López (1984). Se indican con un sombreado los valores mas elevados. *Correlation of anions and cations. In the case of the lagoons, calculations have been made separately according to the three salinity groups (1: total unions < 5 meq/l; 2: up to 100 meq/l; 3: > 100 meq/l). Data from Margalef et al (1976) and López (1984) relative to the coastal ponds and lagoons are also included for comparison. The highest values are shaded.*

SALINIDAD 1				EMBALSES				
	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	Na ⁺⁺ + K ⁺		Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	Na ⁺⁺	K ⁺
Alc.	0,53	0,58	-0,22	Alc.	0,75	0,79	0,62	0,55
Cl ⁻	0,18	0,05	0,46	Cl ⁻	0,17	0,42	0,57	0,57
SO ₄ ⁼	0,23	-0,03	0,36	SO ₄ ⁼	0,57	0,78	0,62	0,70

SALINIDAD 2				LAGUNAS COSTERAS				
	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	Na ⁺⁺ + K ⁺		Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	Na ⁺⁺	K ⁺
Alc.	- , 01	0,26	0,01	Alc.	0,02	-0,02	-0,04	-0,1
Cl ⁻	0,15	0,33	0,91	Cl ⁻	0,82	0,95	0,96	0,94
SO ₄ ⁼	0,76	0,78	0,52	SO ₄ ⁼	0,82	0,93	0,91	0,88

SALINIDAD 3			
	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	Na ⁺⁺ + K ⁺
Alc.	-0,29	0,30	0,50
Cl ⁻	0,18	0,31	0,87
SO ₄ ⁼	0,46	0,97	0,62

saladas, siempre predomina el cloruro sobre el sulfato. La situación Alc.>SO₄⁼>Cl⁻ aparece solo en casos muy especiales (por ejemplo, lago Magadi, Hardie *et al.*, 1978), de los que no se ha observado ningún ejemplo en la península.

Las aguas cloruradas son raras en sistemas no sometidos a evaporación, aunque esto puede darse en aguas muy poco mineralizadas a causa de su cercanía al mar, o en los últimos tiempos, a contaminaciones. La relación Cl⁻ > SO₄⁼ > Alc se encuentra en todo tipo de aguas, pero es más frecuente en cuencas endorreicas y en lagunas costeras (Lopez *et al.*, 1981). Los casos de aguas cloruradas en las que predomina la alcalinidad sobre el sulfato (Cl⁻ > Alc. > SO₄⁼) son menos frecuentes, sobre todo en cuencas cerradas, y sólo los charcos poco mineralizados de zonas áridas constituyen ejemplos significativos. Hutchinson (1957) considera esta posibilidad producida por contaminación por Cl⁻. Williams & Buckney

(1976) encuentran una situación similar al estudiar lagos de diversas regiones de Australia.

Al igual que en el caso anterior, la predominancia del ión sulfato aparece con mayor frecuencia en los sistemas salados, siendo por lo general el orden de concentración: SO₄⁼ > Cl⁻ > Alc. Las aguas dulces que presentan este patrón corresponden a masas de agua poco maduras en contacto con materiales ricos en sales. El hecho de que la alcalinidad supere en importancia al Cl⁻ puede tener que ver con concentraciones elevadas de Na⁺, en aguas esteparias, o de Ca⁺⁺ y Mg⁺⁺ en lagos cársticos.

En la tabla 7 se recogen las frecuencias de las diferentes combinaciones catiónicas. La relación Ca⁺⁺ > Mg⁺⁺ > Na⁺⁺ + K⁺ es propia de aguas dulces y también de aguas duras, y es más frecuente que Ca⁺⁺ > Na⁺⁺ + K⁺ > Mg⁺⁺. La primera es mas propia de ambientes cársticos y la segunda de aguas poco duras, charcas y lugares contaminados.

Tabla 4. Correlaciones entre todos los parámetros químicos medidos. Se han calculado por separado en los tres grupos de salinidad (1: suma de aniones inferior a 5 meq/l; 2: hasta 100 meq/l; 3: superior a 100 meq/l). *Correlations between all the chemical parameters measured. Calculations have been made separately according to the three salinity groups (1: total anions < 5 meq/l; 2: up to 100 meq/l; 3: > 100 meq/l).*

	Alc.	Cl ⁻	SO ₄ ⁼	Ca ⁺⁺	Mg ⁺⁺	Alc+Cl+SO ₄ ⁼	Ca ⁺⁺ +Mg ⁺⁺	Na ⁺ + K ⁺
Salinidad 1								
Alc.	1,0000							
Cl ⁻	-0,0874	1,0000						
SO ₄ ⁼	-0,0129	0,3558	1,0000					
Ca ⁺⁺	0,5313	0,1831	0,2387	1,0000				
Mg ⁺⁺	0,5850	0,0532	-0,0315	0,4345	1,0000			
Alc+Cl+SO ₄ ⁼	0,7028	0,4959	0,6007	0,6405	0,5135	1,0000		
Ca ⁺⁺ +Mg ⁺⁺	0,6228	0,1298	0,1424	0,9616	0,6649	0,6931	1,0000	
Na ⁺ + K ⁺	-0,2270	0,4685	0,3629	0,5177	-0,2793	0,2616	0,5144	1,0000
Salinidad 2								
Alc.	1,0000							
Cl ⁻	0,3031	1,0000						
SO ₄ ⁼	0,0091	0,3052	1,0000					
Ca ⁺⁺	-0,1048	0,1486	0,7592	1,0000				
Mg ⁺⁺	0,2572	0,3281	0,7756	0,3906	1,0000			
Alc+Cl+SO ₄ ⁼	0,3619	0,8067	0,7835	0,6248	0,7779	1,0000		
Ca ⁺⁺ +Mg ⁺⁺	0,1042	0,2147	0,9677	0,8626	0,8026	0,8533	1,0000	
Na ⁺ + K ⁺	0,0092	0,9104	0,5172	0,2168	0,4925	0,8261	0,4111	1,0000
Salinidad 3								
Alc.	1,0000							
Cl ⁻	0,2462	1,0000						
SO ₄ ⁼	0,4410	0,4425	1,0000					
Ca ⁺⁺	0,2906	0,1873	0,4614	1,0000				
Mg ⁺⁺	0,3089	0,3196	0,9754	0,4378	1,0000			
Alc+Cl+SO ₄ ⁼	0,4183	0,8335	0,8643	0,4412	0,9154	1,0000		
Ca ⁺⁺ +Mg ⁺⁺	0,2940	0,3210	0,9761	0,4654	0,9995	0,9164	1,0000	
Na ⁺ + K ⁺	0,5056	0,8775	0,6231	0,3050	0,5902	0,8648	0,5915	1,0000

La dominancia del Mg⁺⁺ es muy rara; la relación Mg⁺⁺>Ca⁺⁺>Na⁺+ K⁺ corresponde a aguas dulces, y se da en las torcas más diluidas de Cañada del Hoyo. La relación Mg⁺⁺>Na⁺+ K⁺>Ca⁺⁺ aparece únicamente en ambientes salados.

El sodio se comporta como el principal catión. La frecuencia de lagunas donde es dominante es aproximadamente la misma en todos los órdenes de salinidad. La relación Na⁺+ K⁺>Ca⁺⁺>Mg⁺⁺ se da tanto en aguas dulces de pequeño volumen y temporales como en lagunas esteparias ligeramente mineralizadas, como en aguas saladas. La mayor importancia relativa del Mg⁺⁺ sobre el Ca⁺⁺ caracteriza algunos grupos de lagunas, como por ejemplo, las de Doñana.

Las aguas hipersalinas admiten nuevas subdivisiones si se cuantifica de algún modo no sólo la dominancia de los diferentes iones, sino también su importancia relativa. Aquí se adopta la notación de Eugster & Hardie (1978) en la clasificación de lagos salados, pero tomando aniones y cationes por separado, debido a que de muchas de las muestras, sólo se poseen los aniones. Se omiten los iones cuya representación es inferior al 5% del total, se encierran en un paréntesis los que no llegan al 25% y se escriben sin paréntesis los superiores al 25%. En la figura 2 se esquematiza la posición de los diferentes grupos posibles, un total de 19 para aniones y 19 para cationes, en un diagrama triangular. En la figura 3 aparecen

Tabla 5. Estadística de las concentraciones de los diferentes iones en los tres grupos de lagunas formados según el grado de salinidad. *Statistics of concentration of the different ions in the three groups of lagoons formed by the degree of salinity.*

Salinidad 1	x	δ_{n-1}	Valor mínimo	Valor máximo
Alc.	1,7	1,0	0,10	4,30
Cl ⁻	0,7	0,5	0,08	2,16
SO ₄ ²⁻	0,7	0,6	0,12	2,66
Ca ⁺⁺	1,4	1,0	0,10	4,00
Mg ⁺⁺	0,7	0,4	0,44	5,34
Alc+Cl ⁻ +SO ₄ ²⁻	3,2	1,3	0,44	5,34
Ca ⁺⁺ + Mg ⁺⁺	2,2	1,3	0,26	4,80
N ⁺ +K ⁺	1,6	1,0	0,01	3,00
Salinidad 2	x	δ_{n-1}	Valor mínimo	Valor máximo
Alc.	4,9	5,1	0,70	30,57
Cl ⁻	10,3	15,6	0,28	78,30
SO ₄ ²⁻	11,6	16,8	0,12	72,49
Ca ⁺⁺	8,7	10,5	0,02	38,00
Mg ⁺⁺	4,9	8,3	0,39	41,00
Alc+Cl ⁻ +SO ₄ ²⁻	26,8	27,6	5,34	107,87
Ca ⁺⁺ + Mg ⁺⁺	12,9	15,1	0,74	63,00
Na ⁺ + K ⁺	10,3	14,0	0,02	56,26
Salinidad 3	x	δ_{n-1}	Valor mínimo	Valor máximo
Alc.	11,4	13,2	0,68	69,00
Cl ⁻	436,8	701,4	11,26	4879,14
SO ₄ ²⁻	486,5	765,9	11,10	4333,25
Ca ⁺⁺	50,3	29,9	2,00	120,00
Mg ⁺⁺	505,5	856,1	2,50	3236,00
Alc+Cl ⁻ +SO ₄ ²⁻	934,8	1252,1	110,69	7114,94
Ca ⁺⁺ + Mg ⁺⁺	555,8	869,6	41,00	3336,00
Na ⁺ + K ⁺	541,4	693,5	52,00	1949,81

representadas las lagunas mineralizadas pero no saladas. Los grupos más numerosos corresponden a aguas SO₄²⁻ (Cl⁻) y Cl⁻-SO₄²⁻, es decir, sulfatadas, con más o menos cloruro. Estas y el resto de tipos pueden verse en la tabla 8. En la figura 4 aparecen representadas las lagunas hipersalinas. La mayoría se encuentran situadas sobre el eje que las ordena desde una proporción del sulfato sobre el cloruro creciente. Muy pocas se apartan de los tipos Cl⁻(SO₄²⁻), Cl⁻-SO₄²⁻, SO₄²⁻(Cl⁻) (Tabla 8).

Aunque las proporciones entre los diferentes iones son bastante estables, los procesos de concentración por evaporación pueden producir modificaciones importantes. En este trabajo no se ha seguido la evolución de ninguna laguna, aunque algunos muestreos repetidos o variaciones en el espacio de aguas que se supone se van concentrando, pueden aportar alguna información.

En lagunas cársicas de aguas "duras" se observa un paso de aguas carbonatadas a sulfatadas cuando hay un incremento de la salinidad total. De hecho, las lagunas sobre las que se hacen estos comentarios se encuentran sobre un sustrato mixto de calizas y margas (Eraso *et al.*, 1979).

En aguas mineralizadas de tipo endorreico (Caballo Alba y Villagonzalo de Coca) (Fig. 3) se observa un paso por concentración de más carbonatadas a más cloruradas. Este proceso es característico de aguas que parten de una relación CO₃H⁻/Ca⁺⁺ + Mg⁺⁺ muy elevada (Eugster & Hardie 1978), de manera que el destino final es un agua muy concentrada del tipo Na⁺-CO₃²⁻-Cl⁻ (SO₄²⁻) o con más sulfato que cloruro, similar, por ejemplo, al Alkali Valley de Oregon. En este agua, la concentración de SO₄²⁻ puede estar muy influenciada por fenómenos de sulfato reducción bacteriana (*Lamprocystis*). En la laguna de Hoya Rasa (Fig. 4), las aguas de alimentación son de tipo Mg⁺⁺-SO₄²⁻-Cl⁻ (Na⁺) y al concentrarse pasan a Na⁺-Cl⁻ (SO₄²⁻) (Mg⁺⁺). Este proceso correspondería a la evolución de salmueras pobres en bicarbonato y en las que domina el sulfato, descrito también por Eugster & Hardie. La concentración de la laguna Grande de Villanfranca (Fig. 4) hace aumentar la proporción del cloruro sobre el carbonato, mientras que la concentración relativa de sulfato se mantiene constante.

Factores implicados en la mineralización

La composición final de una masa de agua determinada es el resultado de una serie de procesos químicos que actúan secuencialmente. La mayoría de las aguas continentales proviene de fenómenos meteorológicos. La lluvia disuelve polvo atmosférico y cristales que se encuentran formando aerosoles, de manera que cuando se precipita, ya puede tener concentraciones apreciables de

algunos solutos. Posteriormente, su evolución en la superficie de la tierra depende de los minerales presentes en el sustrato y de su abundancia relativa, de su resistencia al ataque y de las condiciones de drenaje, es decir, de las interacciones con la roca, el suelo, la topografía y el clima. Así, por ejemplo, las aguas de lluvia son más mineralizadas cerca del mar o incluso pueden llevar diferentes tipos de materiales en suspensión en las

proximidades de zonas industriales. Ya en tierra, la mineralización es mayor en sustratos calizos que en los graníticos, y mucho mayor aún sobre materiales evaporíticos. El desarrollo del suelo y la vegetación modifican los equilibrios químicos y, en general, las aguas tienen un residuo mineral menor y más cercano al estándar en regiones forestadas que en las pobres en vegetación y fácilmente erosionables. Finalmente, el endorre-

Tablas 6 y 7. Frecuencia de lagunas que muestran tipos determinados de orden de importancia de los diferentes iones, aniones (6) y cationes (7). Los cálculos se han realizado en grupos de salinidades diferentes. En la tabla 6 se indican con sombreado las frecuencias significativamente más elevadas. En la 7 los valores son sólo orientativos debido a la pobreza de datos. *Frequency of lagoons which show specific types of ranking of the various ions, anions (6) and cations (7). Calculations have been made according to the different salinity groups. The shadow in Table 6 indicates the frequencies that are significantly highest. The values shown in Table 7 are merely guideline values due to the limited data.*

Alc+Cl ⁻ +SO ₄ ²⁻	Carbonatadas		Cloruradas		Sulfatadas	
	A>C>S	A>S>C	C>S>A	C>A>S	S>C>A	S>A>C
>5 (91 lagunas)	28,5	44	6,5	10	5,5	6,5
	—————>					
	Continentalidad					
	Aguas temporales		Lagunas muy dulces cerca del mar			
5 – 10 (56 lagunas)	36	28,5	3,5	18	3,5	11
	Torcas		Charcas en estepas áridas			
10 – 50 (64 lagunas)	9,5	9,5	28	11	20	22
	Sódicas		“Normales”		Esteparias y torcas	
50-100 (24 lagunas)	4	0	37,5	12,5	37,5	8,3
	Sódicas		Esteparias		Esteparias	
> 100 (60 lagunas)	0	0	53,3	3,3	43,3	0
			Ebro + Guadalquivir		La Mancha	

Alc+Cl ⁻ +SO ₄ ²⁻ (meq/l)	Calcicas		Magnésicas		Sódicas-Potásicas	
	C>M>NaK	C>NaK>M	M>C>NaK	M>NaK>C	NaK>C>M	NaK>M>Ca
< 5 (22 lagunas)	27,2	13,6	0	0	27,2	31,8
	Aguas Temporales					
5 – 10 (23 lagunas)	26	21,7	17,4	0	17,4	17,4
	Torcas, aguas mas permanentes		Torcas		Lagunas Esteparias	
10-50 (18 lagunas)	27	11	0	5,5	22,2	33,3
	Torcas					
50-100 (5 lagunas)	0	20	0	0	40	40
	Chiprana		Saladas			
> 100 (14 lagunas)	0	0	0	35,7	21,4	42,8
					Saladas	

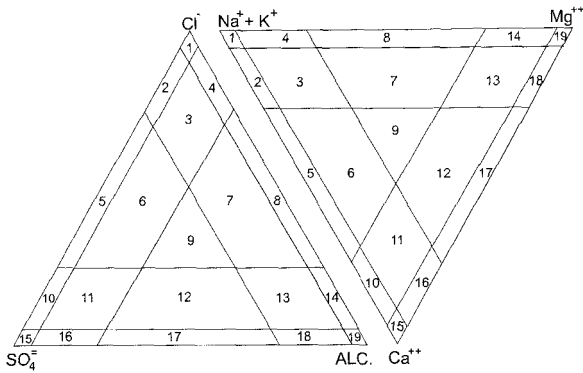


Figura 2. Patrón de clasificación de las salmueras en base a sus proporciones iónicas. El significado de las diferentes áreas en los triángulos se explica en el texto. (De Eugster & Hardie 1978). *Pattern of classification of the brines based on their ion proportions. The meaning of the different areas in the triangles is explained in the text. (From Eugster & Hardie 1978).*

ismo de cuencas cerradas y la aridez del clima pueden inducir a la formación de aguas hipersalinizadas .

Otra posible fuente de mineralización son los aportes de sales a través de las aguas subterráneas, en complejos lacustres alimentados total o parcialmente por descargas de acuíferos (Llamas, 1984; Bernáldez, 1987). En general ésto se da en las cuencas terciarias, cuando hay flujos de largo recorrido en acuíferos poco permeables (tasas de residencia del agua en el subsuelo muy elevadas, del orden de miles de años) o interceptados por facies salíferas. En el primer caso, el agua pasa entonces por un proceso denominado de “envejecimiento” que consiste en el cambio de carbonatos por cloruros y calcio por sodio, y en un incremento general de la mineralización. En el segundo, la composi-

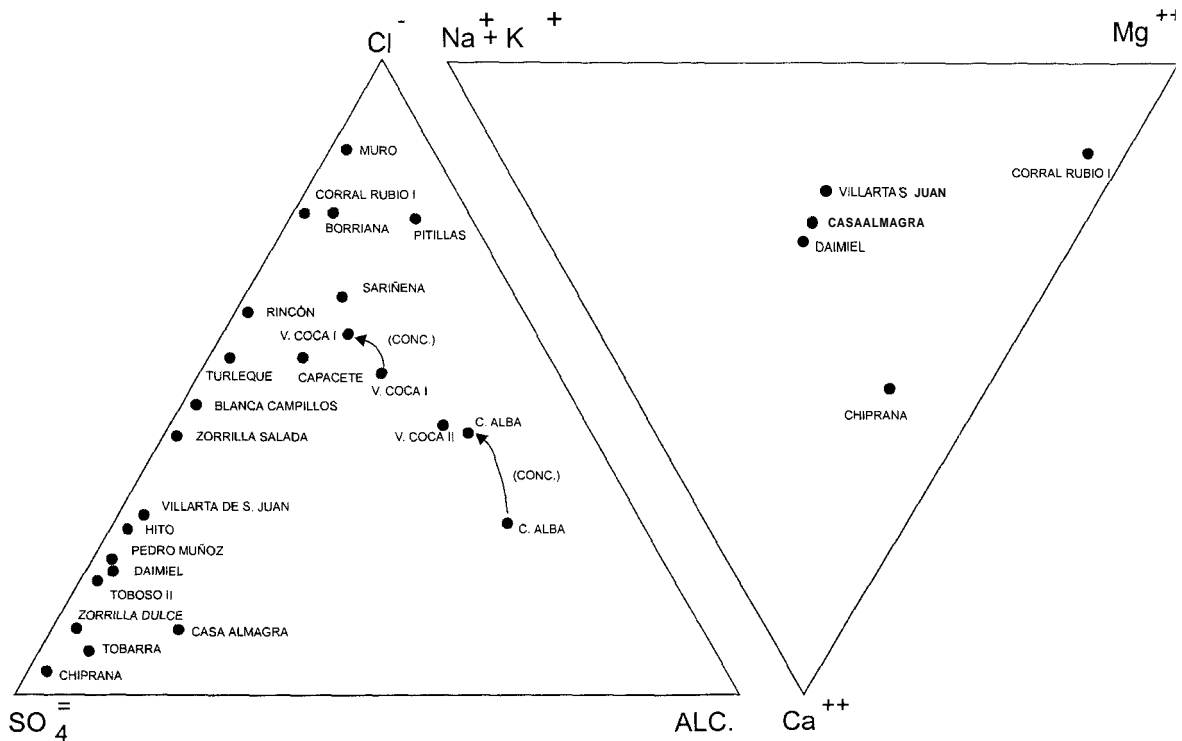


Figura 3. Situación de las lagunas fuertemente mineralizadas pero no saladas españolas en el patrón de Eugster & Hardie. La mayoría se encuentran en el eje $Cl^- - SO_4^{2-}$, pero las lagunas endorreicas de la cuenca del Duero tienen una proporción considerable de carbonato. Las flechas indican la evolución de las proporciones iónicas cuando las aguas se concentran. *Location of the high mineral content, non-saline Spanish waters in the pattern of Eugster & Hardie. The majority are found along the axis of $Cl^- - SO_4^{2-}$, but the endorheic lagoons of the Duero basin have a notable proportion of carbonate. The arrows indicate the evolution of the ion proportions when the waters are concentrated.*

ción iónica de las descargas depende de la naturaleza de los materiales salinos atravesados (Trias, Keuper, lentejones con evaporitas); en general, estas aguas pueden distinguirse de las anteriores por su mayor riqueza relativa en sulfato y carbonato.

Contribución de los diferentes iones a la mineralización

Alcalinidad

La alcalinidad representa el exceso de cationes no neutralizados por ácidos fuertes que, en las aguas continentales, se encuentran neutralizados por iones hidroxilo, carbonatos y bicarbonatos. La estima de la alcalinidad se ha efectuado valorando el carbono inorgánico total con H_2SO_4 0,02N 60,2N (según el tipo de aguas) hasta un pH apro-

ximado de 4,5. Las concentraciones se expresan en meq/l.

La alcalinidad no se comporta de la misma manera en los diferentes sistemas lacustres españoles. En las aguas dulces proviene principalmente de la disolución de los carbonatos. Estos son muy poco solubles (calcita, 0,013 g/l, magnetita, 0,1 g/l), pero pueden ser más fácilmente atacados si el agua tiene un cierto grado de acidez, generalmente debida a CO_2 disuelto. El agua de lluvia tiene un pH próximo a 5,7 y puede ser todavía menor si pasa por suelos en los que se dan procesos de respiración intensa o ceden ácidos humicos.

En el grupo de lagunas españolas de aguas menos mineralizadas, la alcalinidad fluctúa entre 0,1 y 4,3 meq/l, y el valor medio es de 1,68 (Tabla

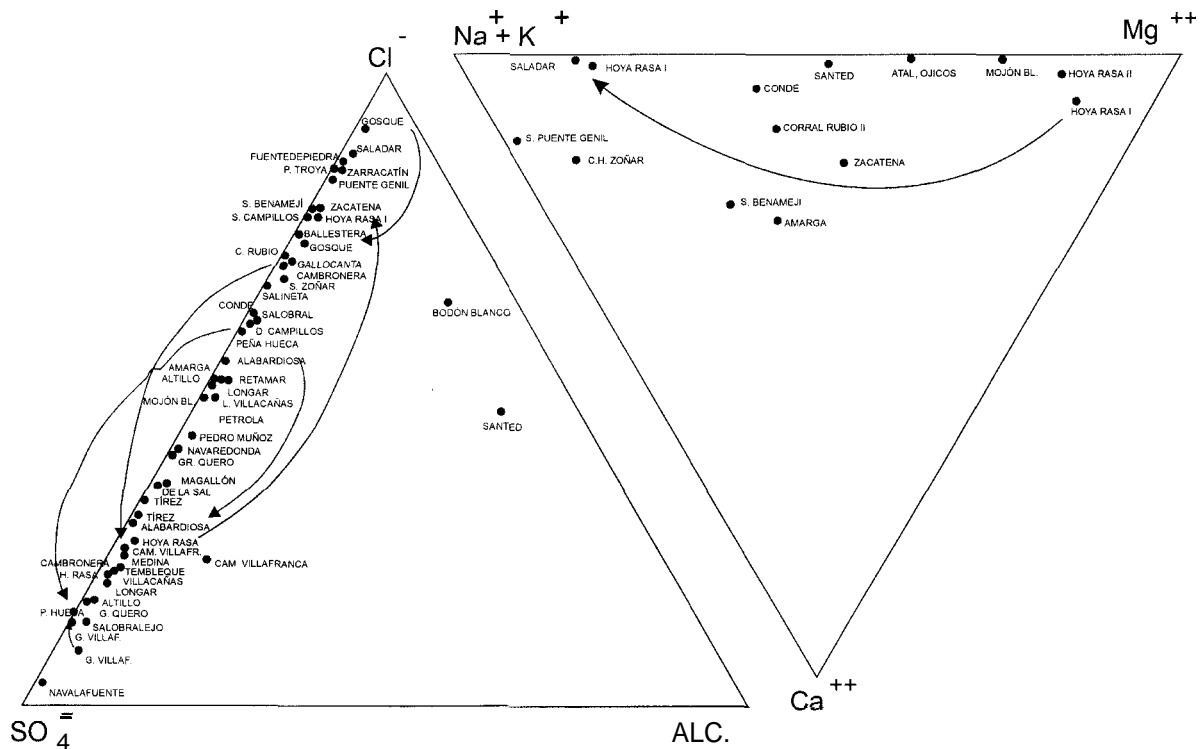


Figura 4. Situación de las lagunas hipersalinas en el patrón de Eugster & Hardie. Prácticamente todas se sitúan en el eje $Cl^- - SO_4^{2-}$. Las flechas señalan la evolución de las proporciones iónicas cuando las aguas se concentran. *Location of the hyperhaline waters in the pattern of Eugster & Hardie. Practically all of them are located along the $Cl^- - SO_4^{2-}$ axis. The arrows indicate the evolution of the ion proportions when the waters are concentrated.*

Tabla 8. Clasificación de las lagunas fuertemente mineralizadas pero no saladas según el criterio (parcial) de Eugster & Hardie (1978). A diferencia de lo sugerido por estos autores, se suman aniones y cationes por separado, dada la escasez de datos de estos últimos. *Classification of the highly mineral content non-saline waters according to the (partial) criteria of Eugster & Hardie (1978). In contrast to the classification suggested by these authors, totals of anions and cations are given here separately due to the scarcity of cation data.*

ANIONES		CATIONES	
Grupos	Lagunas	Grupos	Lagunas
7 Cl-CO ₃ (SO ₄)	Caballo Alba Villagonzalo de Coca II	12 Ca-Mg-(Na)	Chiprana
3 Cl (SO ₄ -CO ₃)	Pitillas Sariñena Villagonzalo de Coca I	9 Na, Ca, Mg	Daimiel Casa de Almagra
2 (Cl)	Muro Borriana Corral Rubio I	7 Na, Mg (Ca)	Villarta de S. Juan
6 ClSO ₄ (CO ₃)	Capacete	18 Mg (Ca)	Corral Rubio
5 Cl-SO ₄	Rincón Turleque Blanca de Campillos Zorrilla Salada Villarta de S.Juan El Hito		
10 SO ₄ (Cl)	Pedro Muñoz Daimiel Toboso II Zorrilla Dulce		
11 SO ₄ (CO ₃) (Cl)	Casa de Almagra Tobarra		
15 SO ₄	Chiprana		

5), es decir, prácticamente igual al de las aguas dulces de todo el mundo (Conway, 1942). Las menos alcalinas corresponden a lagunas situadas sobre materiales silíceos, mientras que las más alcalinas tienen relación con sustratos calizos. El calcio y el magnesio, en su mayor parte no disociado, son los principales cationes implicados en la alcalinidad de este agua, de acuerdo con el elevado coeficiente de correlación que guardan con el carbono inorgánico. Además, en alcalinidades que no superan los 5 meq/l, la relación alcalinidad/calcio es aproximadamente la unidad ($Alc/Ca = 1,19$) (Fig. 5). Los valores más elevados de alcalinidad se dan en lagos cársticos de regiones en las que puede haber cierta cantidad de magnesio, como, por ejemplo, los de Cañada del Hoyo (Cuenca),

que se encuentran situados sobre dolomía (Eraso et al., 1979). En éstos, el cociente alcalinidad/calcio puede ser mayor.

En aguas más mineralizadas pero no saladas, la alcalinidad varía entre 0,7 y 30 meq/l, y la media es de 4,9. Las correlaciones señalan al magnesio como el catión más importante en la alcalinidad; sin embargo, en los valores más altos 10 es el sodio, lo cual tiene implicaciones muy directas en la ecología del sistema. Las aguas alcalino-sódicas permiten que el fósforo se mantenga en disolución, lo que las hace mucho más productivas (Laguna de la Casa, en Velayos, Avila). Por otro lado, los valores más bajos se corresponden con concentraciones bastante elevadas de calcio (Laguna Grande de Torralba de los Frailes).

Tabla 9. Clasificación de las lagunas hipersalinas españolas según el criterio (parcial) de Eugster & Hardie (1978). En la clasificación aniónica, las lagunas se han ordenado dentro de los grupos según su proporción creciente de $SO_4^{=}$. *Classification of the hypersaline Spanish lagoons according to the (partial) criterion of Eugster & Hardie (1978). In the anionic classification, the lagoons have been ranked within groups according to their increasing proportion of $SO_4^{=}$*

ANIONES		CATIONES			
Grupos	Lagunas	Grupos	Lagunas		
7	Cl-CO ₃ (SO ₄)	9	Na, Ca Mg		
2	Cl-(SO ₄)	13	Mg (Ca) (Na)		
				14	Mg (Na)
5	Cl-SO ₄	7	Na, Mg (Ca)		
		8	Na(Mg)		
				3	Na(Ca) (Mg)
		2	Na-(Ca)		
		4	Na, (Mg)		
		11	SO ₄ (CO ₃)(Cl)		
10	SO ₄ (Cl-)				
15	SO ₄				

% SO₄⁼

En las lagunas saladas, la alcalinidad se encuentra entre 0,68 y 69 meq/l, dando como media 11,4. En este caso, la alcalinidad muestra la correlación más elevada con el sodio. En estas aguas se observan las desviaciones más importantes del cociente alcalinidad/calcio (Fig. 5). Los valores más elevados se corresponden con altas concentraciones de sodio, y concentraciones relativamente bajas de calcio. Ello es lógico, ya que el producto de la solubilidad del CO_3Ca es muy bajo, lo que hace imposible tener simultáneamente concentraciones altas de calcio y alcalinidad. Por el contrario, alcalinidades más bajas tienen que ver con grandes concentraciones de calcio, el cual se encuentra en equilibrio con el SO_4^{-2} o con el Cl^- . En este caso, al haber exceso de calcio sobre carbonato, es este último el que se agota primero.

Cloruro

Los cloruros son muy solubles en agua, y su concentración se dispone a lo largo de un gradiente continuo que va de las aguas menos mineralizadas a las más mineralizadas. Este anión se ha valorado con nitrato de plata, usando cromato potásico como indicador.

En las aguas más dulces, el cloruro es escaso, y sólo es dominante en aguas "muy blandas", aguas contaminadas por actividades humanas (sal en carreteras, aguas residuales) o aguas cercanas al mar. En estas aguas es lógico que pequeñas cantidades de cloruro tengan una gran incidencia relativa. Las concentraciones medidas fluctúan entre 0,1 y 2,16 meq/l y la media es de 0,70 (aproximadamente tres veces la media de aguas dulces de Conway, 1942). En este grupo de aguas, la máxima correlación del cloruro es con el $\text{Na}^+ + \text{K}^+$, mientras que la correlación con el resto de cationes es despreciable; esto hace suponer que la principal fuente de cloruros es el cloruro sódico. En las regiones de sustrato menos soluble, el agua de lluvia podría proporcionar una cantidad relativamente importante de cloruros a estas lagunas, que sería variable respecto a la distancia al mar. En la figura 6 se muestra que la proporción de cloruros respecto al total de aniones disminuye con la distancia al

mar, según una relación potencial del tipo: $\% \text{Cl} = 53.64 \text{ km}^{-0.24}$. Esto está de acuerdo con relaciones que se han encontrado entre la clorinidad del agua de lluvia y la distancia al mar ($\text{mg/l Cl} = 50 \text{ km}^{-0.5}$ (Drischel, 1940, en Margalef, 1983), que también presentan un máximo en los primeros 50 km.

En aguas más mineralizadas, las concentraciones de cloruro fluctúan entre 0.28 y 78 meq/l, siendo la media de 10 meq/l. La correlación más elevada es con el $\text{Na}^+ + \text{K}^+$, aunque sube ligeramente con el magnesio respecto a lo observado en las aguas menos mineralizadas.

En aguas hipersalinas, el cloruro aparece muy concentrado. Los valores medidos van desde 11.26 hasta 4.849 meq/l, y la media es de 436 meq/l. En este agua, el cloruro procede de la disolución de materiales evaporíticos, principalmente en regiones que poseen sedimentos marinos (Trias, Keuper). Las concentraciones varían mucho a lo largo del año en función del régimen hídrico, y en cada fase de inundación hay redisolución de las sales precipitadas al finalizar el ciclo húmedo anterior, que se suman a las sales que lleva el agua de escorrentía.

Sulfato

El comportamiento de los sulfatos es más complicado que el de los cloruros, aunque comparte con éstos un significado común en cuanto a la mineralización. Los sulfatos son considerablemente solubles en agua. Proceden de la disolución de rocas sedimentarias y evaporíticas y de aerosoles, y pueden provenir también de la oxidación de los sulfuros que derivan de la descomposición de la materia orgánica. En aguas sometidas a procesos de reducción bacteriana, los sulfatos pueden ser evacuados a la atmósfera después de convertirse en H_2S (Howart & Teal, 1979, Reed, 1980; Larsen 1980). El método seguido para la evaluación de los sulfatos ha consistido en el paso de una muestra de agua por columna de intercambio iónico (con lo que se eliminan cationes que podrían interferir) y su posterior valoración, en medio alcohólico (metanol) y pH bajo, con perclorato bórico, usando thiorin como indicador (Fritz & Yamamura, 1955). Las

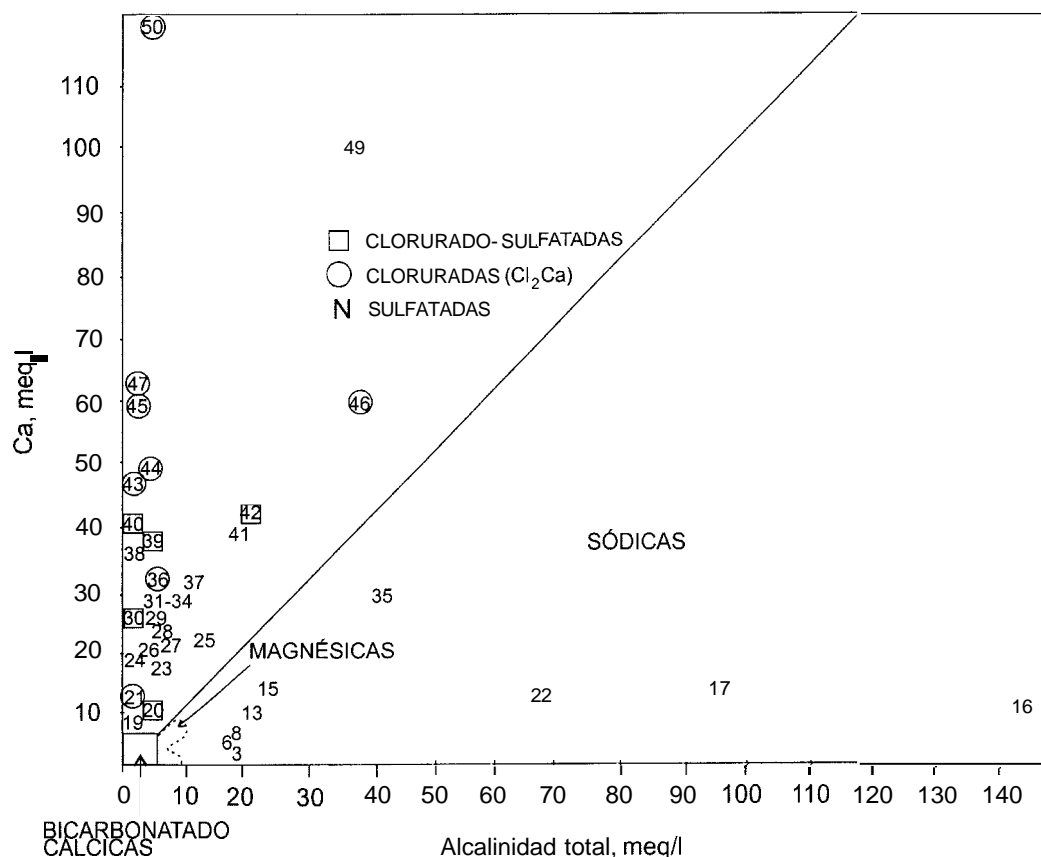


Figura 5. Relación entre la alcalinidad y el calcio. Por encima de aproximadamente 5 meq/l de cualquiera de estos parámetros, las aguas presentan composiciones muy extremas. *Relationship between alkalinity and calcium. Above approximately 5 meq/l of either of these parameters, the waters present very extreme compositions.*

concentraciones medidas se sitúan entre 0.12 meq/l y 4.333 meq/l, a lo largo de un gradiente continuo de variación.

En el grupo de aguas de salinidad más baja, los valores fluctúan entre 0.12 y 6.66 meq/l, con una media de 0.75. Por su correlación con el contenido total de aniones (Tabla 4), el sulfato es, en estas aguas, el segundo en importancia en la mineralización, es decir, carga más que el cloruro y menos que el bicarbonato. Su preponderancia sobre el cloruro en aguas dulces continentales ha sido reconocida en numerosas ocasiones y, precisamente, se ha usado la relación $\text{Cl}^- : \text{SO}_4^{2-}$ como un índice de continentalidad (Hutchinson, 1957). Valores altos se corresponden con localidades más

cercanas a la costa, donde la concentración de cloruros es mayor (aguas meteóricas) y valores bajos con aguas más alejadas. En Hutchinson (1957) se recoge la teoría debida a Sugawara (1948) (también en Sugawara, Oana & Koyama 1949) según la que, cuando las gotitas de agua marina suspendidas en el aire se evaporan, cristalizan yeso y halita por separado; esta última, higroscópica, forma pronto núcleos de condensación de agua, por lo que su probabilidad de caída es mayor en localidades próximas al mar; el yeso, más estable, forma un aerosol más dispersable, que contribuye al enriquecimiento relativo de sulfato en las aguas continentales. En otros casos, el sulfato puede tener su origen en la contaminación por SO_2 .

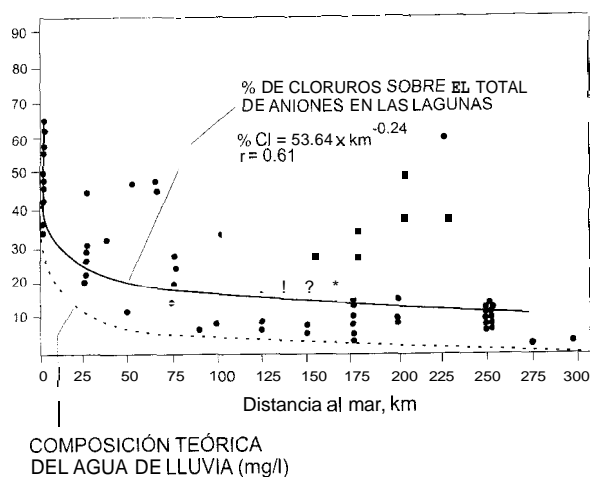


Figura 6. Relación entre el porcentaje de Cl^- sobre el total de aniones y la distancia al mar (en km) en aguas poco mineralizadas. La línea de trazos corresponde a la función con la que la concentración de cloruros (en mg/l) decrece en el agua de lluvia tierra adentro (mg $\text{Cl}^- = 50 \text{ km}^{-0.5}$). Sería interesante encontrar la razón por la que en el caso de las lagunas tiene mejor ajuste la función $50/\text{km}^{1/4}$ que la teórica $50/\text{km}^{1/2}$. Relationship between the percentage of Cl^- over the total anions and the distance from the sea (in km) in low mineral content waters. Dotted line corresponds to the function with which the concentration of chloride (in mg/l) decreases in rainwater inland (mg $\text{Cl}^- = 50 \text{ km}^{-1/2}$). It would be interesting to discover the reason why in the case of the lagoons the function $50/\text{km}^{1/4}$ fits better than the theoretical $50/\text{km}^{1/2}$.

En la tabla 10 se recogen las medias del cociente $\text{Cl}^-/\text{SO}_4^{2-}$ en las aguas de menos de 5 meq/l totales, en localidades agrupadas según su distancia al mar. Los cocientes más altos corresponden a los grupos situados a menos de 25 y 75 km (3.14 y 1.55, respectivamente). El resto de grupos, posee valores medios cercanos a la unidad. En aguas

algo más mineralizadas (hasta 10 meq/l), siempre costeras o sobre materiales solubles, la relación varía por otros motivos; en las costeras, según domine la componente de agua continental sobre la marina (López, 1984) y en las propiamente epicontinentales de acuerdo con la composición y el origen de los materiales sedimentarios, más enriquecidos en cloruros que en sulfatos cuando son de procedencia marina. De una manera muy general, podría concluirse que en la relación $\text{Cl}^-/\text{SO}_4^{2-}$ de las aguas muy dulces influyen procesos actuales y en la de las aguas más mineralizadas, factores de índole histórica, a través de redisolución y reprecipitación de evaporitas. Las correlaciones del sulfato con los cationes son bajas (tabla 4); la correlación máxima es con el $\text{Na}^+ + \text{K}^+$, y la mínima con el magnesio. La correlación $\text{SO}_4^{2-}/\text{Na}^+ + \text{K}^+$ (mayor que la correlación $\text{SO}_4^{2-}/\text{Ca}^{2+}$) no sería debida tanto a la procedencia de los iones (dado que el Na_2SO_4 es un mineral menos común que el CaSO_4 como al hecho de que el Ca^{2+} precipita como CaCO_3 con gran facilidad, incluso con salinidades moderadas).

En aguas mineralizadas pero no saladas, los valores de sulfato fluctúan entre 0.12 y 72.49 meq/l, con una media de 11.6 meq/l. En este caso, el coeficiente de correlación con la suma de aniones es muy similar a la del Cl^- y bastante superior a la del carbonato-bicarbonato. La naturaleza de este tipo de aguas se encuentra totalmente determinada por la composición de los materiales por los que circula durante la escorrentía (Bormann *et al.*, 1974) y sobre los que descansan en la fase lenítica. Con las concentraciones observadas no

Tabla 10. Valores del cociente $\text{Cl}^-/\text{SO}_4^{2-}$ en las lagunas de agua dulce (menos de 5 meq/L de aniones totales). Se comparan los obtenidos en diferentes rangos de distancia a la costa y los del agua de mar. Values of the $\text{Cl}^-/\text{SO}_4^{2-}$ ratio in the freshwater lagoons (< 5 meq/L total anions). The values obtained in different ranges of distance from the coast are compared with those of seawater.

	Distancia a la costa				
	Agua de mar	0-25 Km	25-75 Km	75-200 Km	200 Km
Media	9.7	3.14	1.55	1.05	1.02
Nº lagunas		13	13	31	35
Varianza (n-1)		2	0.82	0.86	1.11
Valores extremos		(0.34)	0.45	(0.3)	0.3
		0.85	2.9	2.73	2.07
		6.3		(3.3)	(6.68)

se dan aún procesos de precipitación de ninguna de las sales que puede formar este ion, salvo en las más elevadas (en las de 72 meq/L, es decir, de 3.456 mg/l) en las que, seguramente, haya comenzado a cristalizar yeso (de 2.400 mg/l de solubilidad). Respecto a la correlación con los cationes, las máximas observadas son con el calcio y con el magnesio. Ambas son muy similares pese a que la solubilidad de las respectivas sales, yeso y epsomita, son muy diferentes (solubilidad de la epsomita=710.000 mg/l). Ello probaría que en este agua no se producen todavía fenómenos de precipitación selectiva.

En aguas hipersalinas, las concentraciones se encuentran entre 11 y 4.333 meq/l, con una media de 486 meq/l. Al igual que en el caso anterior, la correlación de este anión con la suma total de aniones coincide con la de cloruros, y ambas superan a la del carbonato-bicarbonato. La concentración de sulfatos en este tipo de aguas presenta unas variaciones considerables a lo largo del año en función del régimen hídrico. Durante el período de llenado hay disolución de precipitados y tras el último período de evaporación se llega a la máxima concentración de las salmueras. Normalmente, cuando las aguas se encuentran muy saturadas, la precipitación de sulfato cálcico hace aumentar la relación $\text{Cl}^-/\text{SO}_4^{2-}$, lo que se ha observado en la laguna de Gallocanta (López, 1984) y en muchas otras lagunas (Eugster & Hardie, 1978). Por otro lado, la diferente correlación que el sulfato presenta con el calcio y el magnesio revela que en el caso de las aguas hiperhalinas si que hay precipitación selectiva, y permanecen en disolución las sales más solubles, en el orden siguiente: epsomita-glauberita-yeso. Los mecanismos de precipitación de todas estas sales son complicados y frecuentemente se registran concentraciones superiores a las posibles de acuerdo con el producto de solubilidad teórico, ya que la elevada salinidad condiciona una disminución de la actividad de los iones (Garrels & Christ, 1965, Stumm & Morgan, 1980)

Calcio

La mayor parte del calcio de las aguas procede de la disolución de minerales (yeso, anhidrita, calci-

ta, dolomita) y de la hidrólisis de algunos silicatos, como plagioclasas y piroxenos. Las concentraciones se evaluaron por métodos complejométricos valorando con EDTA a pH 12, y utilizando calcón como indicador.

La concentración de calcio en el agua viene restringida considerablemente por el producto de solubilidad de sus dos sales más comunes: la calcita (CaCO_3) y el yeso (CaSO_4).

El producto de solubilidad de la calcita, que depende de numerosos factores (entre ellos el pH, la salinidad y la temperatura), es notablemente bajo. Ello implica que sólo en aguas pobres en carbono inorgánico, la concentración de calcio puede alcanzar valores elevados. Como punto de referencia se puede considerar que el valor límite superior del agua marina (400 mg/l) también es válido para muchas aguas continentales. Ahora bien, la concentración de calcio puede alcanzar valores superiores a los 400 mg/l cuando ésta supera mucho a la concentración de $\text{CO}_3^{2-} + \text{HCO}_3^-$, lo que sucede, por ejemplo, en áreas evaporíticas ricas en CaCl_2 . Sin embargo, en ocasiones pueden obtenerse valores exagerados de concentración de calcio por el hecho de no haberse filtrado previamente las muestras.

La segunda restricción a la concentración de calcio viene determinada por el producto de solubilidad del yeso. Este se alcanza en sistemas de tipo hipersalino, por lo que nunca se encuentran salinas con dominancia simultánea de calcio y sulfatos.

Las aguas cálcicas, en las que se pueden observar hasta 43 g/l de calcio (Bristol Dry Lake, o los 16 g/L de calcio del Mar Muerto), son siempre aguas cloruradas, con una concentración muy baja tanto de sulfatos como de alcalinidad. En España aparecen concentraciones comparables a las que figuran en otros trabajos de alcance regional, por ejemplo el de Pueyo (1979) sobre los Monegros.

En el grupo de aguas dulces, la concentración de calcio oscila entre 0.1 y 4 meq/l, y el valor medio es de 1.4 meq/l (Tabla 5). En este agua, la mayor correlación del calcio es con el bicarbonato, de manera que se cumple el que este catión sea el componente de más peso en la alcalinidad. Por

esta razón, la concentración de calcio en el agua depende del estado de los equilibrios carbonato-bicarbonato, muy influidos por factores biológicos en las aguas menos tamponadas (producción-respiración). Los procesos de sulfato-reducción también influyen en la dinámica del calcio, aunque en menor grado, pero siempre en combinación con los del equilibrio carbónico-carbonatos.

En las aguas mineralizadas no saladas se midieron concentraciones de 0.02 hasta 38 meq/l, con una media de 8.7 meq/l. Las más pobres en calcio corresponden a estados en que ha habido precipitación de este catión, seguramente por poseer, en las fases más diluidas, un exceso de bicarbonato sobre el calcio. En los casos en que sucede lo contrario, pueden darse valores más elevados, ya que entonces el calcio puede encontrarse aparejado, como parece desprenderse del elevado coeficiente de correlación que muestra con Cste anión (Tabla 4).

En las aguas hipersalinas se obtuvieron concentraciones de 2 a 120 meq/l, con una media de 50.3 meq/l. Al igual que sucede con las aguas mineralizadas, bajas concentraciones de calcio indican que ha habido precipitación de carbonato cálcico, e incluso de sulfato cálcico. Los productos de solubilidad de los diferentes compuestos que puede formar el calcio (Fig. 1) ilustran sobre las sales más probables en disolución a concentraciones totales determinadas. Por ello, los valores más altos de concentración de calcio se dan en dominancia del cloruro, como sucede en el citado Bristol Dry Lake de California y en el Mar Muerto.

También los puntos que representan a las lagunas más ricas en calcio de la figura 5 corresponden a aguas cloruradas. Esto podría interpretarse como si en las aguas más ricas en cloruro sódico, aumentara la solubilidad del carbonato de calcio, lo cual ha sido comentado en numerosas ocasiones (Margalef 1983). Sin embargo, la baja alcalinidad de las aguas hipersalinas que aparecen representadas en el gráfico indica que el calcio se encuentra como sulfato y cloruro cálcico. Como señala Margalef, la relación Cl^-/Ca^{++} sigue una variación de tipo alométrico, de manera que a medida que aumenta la salinidad, dicha relación

aumenta rápidamente (Fig. 7). Tanto en aguas que representan sucesivas diluciones del agua marina (López, 1984) (como es el caso de las lagunas costeras) como en el mar y en sistemas puramente epicontinentales, el calcio muestra una buena correlación con el cloruro, pero el comportamiento es diferente. En las aguas continentales, la contribución de calcio es mucho mayor, de manera que para una concentración de cloruro como la del mar, en la que $Cl^-/Ca^{++} = 50$, la concentración de calcio es aproximadamente del doble ($Cl^-/Ca^{++} = 25$) (Fig. 7). Sin embargo, existen grupos de lagunas que muestran desviaciones aún mucho más acusadas, por lo que no se han introducido en el cálculo de las correlaciones. En las lagunas cársticas, la concentración de Cl^- es mucho menor que la de Ca^{++} , de manera que el cociente medio es de 0.19, y por otro lado, las sódicas representan el extremo opuesto, con un cociente medio de 33. La figura 8 recoge la relación Cl^-/Ca^{++} en escala logarítmica y la situación de diferentes grupos de lagunas en torno a la recta de regresión, donde se puede observar que, excepto las cársticas y sódicas, la mayoría de las lagunas se adaptan bastante bien a la relación potencial: $meq\ Ca = 1.58\ meq\ Cl^{0.51}$.

Magnesio

El magnesio procede de la dolomita y de la alteración de los silicatos de magnesio. De manera muy particular, puede provenir de la disolución de rocas básicas y ultrabásicas. Este catión, junto con el calcio, es el responsable de lo que se conoce como dureza total. Las estimas se hicieron valorando con EDTA a pH 10, utilizando Negro de Ericromo T y restando la concentración de calcio.

En general, el magnesio es menos abundante que el calcio, aunque forma sales bastante más solubles. En las lagunas españolas, se encontraron concentraciones máximas de 1.335 y 3.236 meq/l (Mojón Blanco y Atalaya de los Ojicos, respectivamente); sin embargo, la mayoría se encuentran por debajo de los 500 meq/l, con una media de 0,66. En este agua, este catión presenta la máxima correlación con el bicarbonato y con el calcio, por lo que seguramente tiene su origen en la disolución de la dolomita.

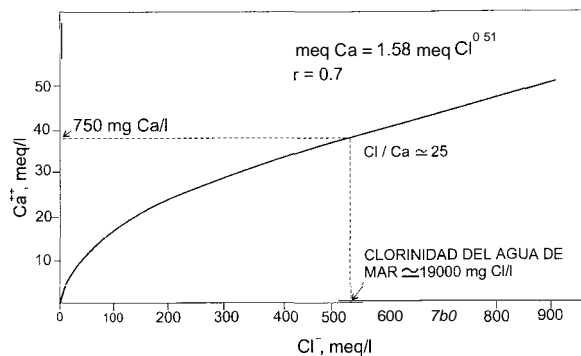


Figura 7. Relación alométrica entre la concentración de Cl^- y la de Ca^{++} en todas las lagunas españolas de las que se han realizado análisis químicos. Comparadas con el agua de mar, las aguas continentales tienen una concentración de calcio mucho mayor. *Alometric relationship between the concentration of Cl^- and that of Ca^{++} in all the Spanish lagoons for which chemical analyses have been performed. Compared to seawater, the continental waters have a much greater concentration of calcium.*

Las aguas más mineralizadas varían entre 0,39 y 41 meq/l, con una media de 4,9. En éstas, la máxima correlación es con el sulfato y con el total de aniones, por lo que ambos parecen constituir elementos muy importantes en la mineralización.

En las aguas hiperhalinas, las concentraciones oscilaron entre 2,5 y 3.236 meq/l, con una media de 505 meq/l. Las correlaciones con otros aniones indican que la mayor parte del magnesio se encuentra, como en el caso anterior (lagunas mineralizadas no saladas) con el sulfato.

A medida que las aguas se salinizan, dentro de unos límites moderados, la relación $\text{Mg}^{++}/\text{Ca}^{++}$ decae regularmente. En la figura 9 aparece la relación entre este cociente con la concentración total de calcio, hasta un valor de calcio de 20 meq/l, que sigue un decremento de tipo potencial. Algo similar describen Juday *et al* (1938), en Hutchinson (1975) en pequeños lagos de Wisconsin, aunque en estos, la concentración de calcio era mucho menor (media=0,03 meq/l). En lagunas que se han muestreado más de una vez y que se ha visto que sus aguas se concentran (Capmany, Zadillo), se observa también una disminu-

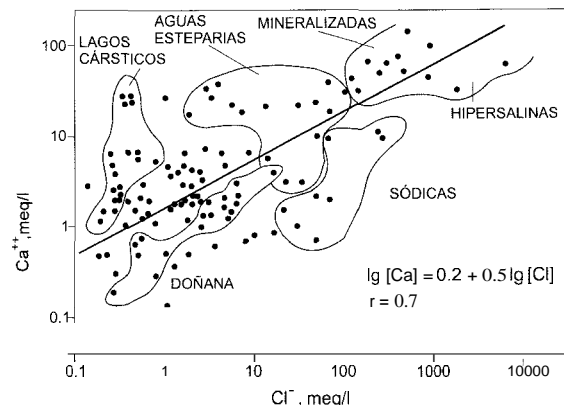


Figura 8. Relación entre la concentración de Cl^- y la de Ca^{++} en logaritmos. Las aguas cársticas (lagunas de Cañada del Hoyo, Ojos del Arquillo) y las sódicas (lagunas de Coca) son las que muestran mayores desviaciones. *Relationship between the concentration of Cl^- and that of Ca^{++} in logarithms. The karstic waters (the lagoons of Cañada del Hoyo, Ojos del Arquillo) and the sodic waters (lagoons of Coca) are those which exhibit the greatest deviations.*

ción relativa del magnesio (Fig. 10). El cociente $\text{Mg}^{++}/\text{Ca}^{++}$ es casi siempre menor que la unidad, y los valores mayores de 5 son raros. Estos no se han incluido en la correlación de la figura 9 y aparecen detallados en la figura 10. En el caso de las aguas más dulces, los cocientes tan elevados ($\text{Mg}^{++}/\text{Ca}^{++}$) pueden tener orígenes diferentes; en la Laguna de la Casa, por ejemplo, ha precipitado la mayor parte del calcio debido a la elevada alcalinidad ($\text{HCO}_3^- + \text{CO}_3^{2-} = 15$), con lo cual, el cociente aparece muy aumentado; por su parte, la laguna de Puertollano ($\text{Mg}^{++}/\text{Ca}^{++} = 6$) se encuentra muy cercana a afloramientos de rocas volcánicas muy básicas. Las lagunas saladas, como es habitual, representan situaciones extremas, que no son comparables a lo que se puede encontrar normalmente en el agua dulce; todas representan ejemplos de aguas sódico-magnésicas.

Sodio y Potasio

El sodio de las aguas procede de la alteración de los feldespatos y de la disolución de las evaporitas (halitas). El potasio, también, de la alteración de los feldespatos y de micas. En las aguas dul-

ces, acostumbran a ser minoritarios, debido a que son menos movilizables de los minerales de los que forman parte, que el calcio y el magnesio. La valoración de estos cationes se hizo indirectamente, restando el calcio y el magnesio de la suma total de aniones.

En las aguas más dulces, los valores fluctuaron entre 0.01 y 3 meq/l, con una media de 1.5. La mayor correlación es con el Cl^- , lo cual sitúa su procedencia en la disolución del cloruro sódico procedente probablemente de la atmósfera.

En aguas mineralizadas no saladas, las concentraciones se encuentran entre 0.02 y 56 meq/l, con una media de 10.2. En Cstas, permanece la alta correlación con el Cl^- , pero se incrementa la correlación con el SO_4^{2-} , lo que tendría que ver con procesos de disolución de evaporitas.

En aguas hipersalinas, aparecen concentraciones situadas entre 52 y 1.949 meq/l, con una media de 541. Se mantienen las correlaciones anteriores y se incrementa la efectuada con la alcalinidad. En Cstas predomina, en ocasiones, el

sodio, debido a que a medida que las aguas se concentran precipitan el calcio y el magnesio. Así se puede llegar a aguas con una alcalinidad considerable (Fig. 5).

La relación cationes divalentes/cationes monovalentes se ha utilizado en muchas ocasiones como una característica ecológica importante en las aguas continentales (Wetzel, 1975). 2.4 sería un valor "normal" en aguas dulces (Margalef, 1975). En las lagunas estudiadas se observan desviaciones notables. Valores menores de la unidad corresponden tanto a aguas saladas como dulces (Tabla 11), siendo el grupo más significativo, dentro de estas últimas, el de Doñana. Por otro lado, los cocientes más altos se dan en lagos cars-ticos (Tabla 11).

Turbidez

El porcentaje de luz incidente en la superficie del agua que alcanza una determinada profundidad puede ponerse en función de una constante, que recibe el nombre de coeficiente de extinción. En

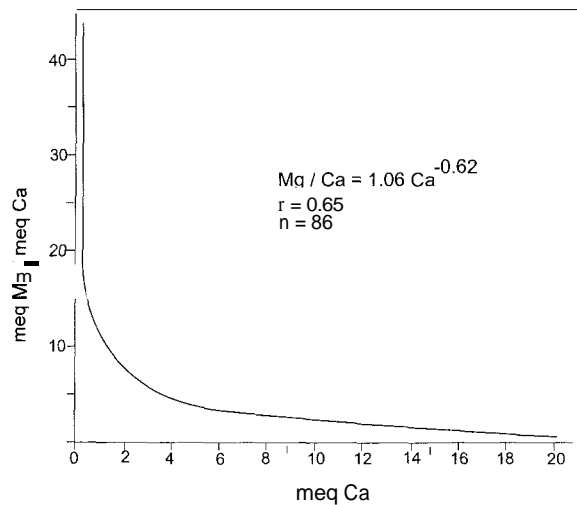


Figura 9. Relación entre el cociente de las concentraciones de Ca^{++} y Mg^{++} y la concentración de Ca^{++} . Cuando la mineralización aumenta, el Mg^{++} crece a un ritmo mucho menor que el calcio, según una ley alométrica del tipo $\text{Mg}=1.06 \text{Ca}^{0.38}$. Relationship between the quotient of the concentrations of Ca^{++} and Mg^{++} and the concentration of Ca^{++} . As mineral content increases, Mg^{++} increases at a much lesser rhythm than calcium, following an allometric law: $\text{Mg}=1.06 \text{Ca}^{0.38}$.

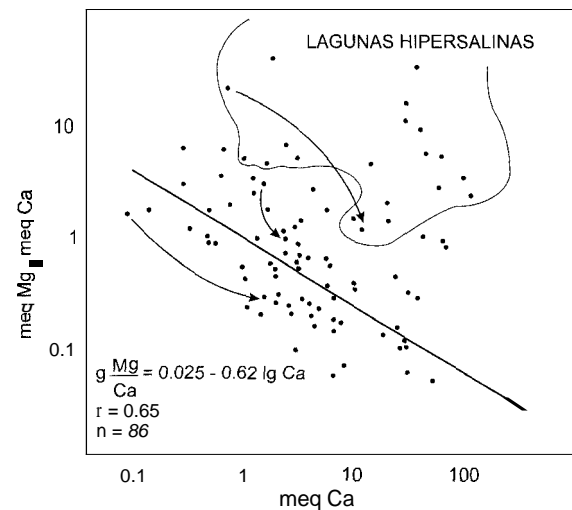


Figura 10. Relación entre el cociente de las concentraciones de Ca^{++} y Mg^{++} y la concentración total de Ca^{++} . Las aguas hipersalinas muestran una desviación tan notable que no ha sido tomada en cuenta en el cálculo de la correlación. Las flechas indican la evolución de la relación cuando las aguas se concentran. Relationship between the ratio of the concentrations of Ca^{++} and Mg^{++} and the total concentration of Ca^{++} . The hyperhaline waters show such a remarkable deviation that they have not been included in the calculation of the correlation. The arrows indicate the evolution of the relationship when the waters are concentrated.

Tabla 11. Valores del cociente de cationes divalentes/cationes monovalentes para varias lagunas españolas. *Se distingue entre diferentes grados de salinidad. Los máximos valores corresponden a lagos cársticos. Quotient values of divalent cations/monovalent cations for various Spanish lagoons. Lagoons are differentiated according to degrees of salinity. The maximum values correspond to karstic lakes.*

Relación $\text{Ca}^{++}+\text{Mg}^{++}/\text{Na}^{+}+\text{K}^{+}$							
	1	1-2	2-5	5-10	10-100	100	
DULCES	Casa	Cubo	Comisario	Dulce Doñana	Cerrada	Caolinera	
	Capmany 3	Tío Antoñito	Navahornos	Matisalvador	Tordera	Bastus	
	Wamba	Capmany 1	Sabinas	Blava	Bastus	Ojo Cuerva	
	Martinazo	Guialguerrero	Torcas 1, 2, 3	Muña	Montecillo	Chopos	
	Atalaya	Dehesa	Atalaya	Torralba Fr.	Chopos		
	Nava (Carpio)	Grauges	Capmany 2		Ciazos		
	Puertollano 2	Santed	Honda				
	Salinas	Prados	Mota				
	Villaverde Med.	Aclimatación	Tobarra				
	Salina Grande	Amposta	Alcañiz				
	Puertollano 1	Vilarta S. Juan	Mercaderes				
	Barillos	Chiprana (Est.)					
	Cerro Alto						
	Used						
	Salinas						
	Charco Toro						
	Santa Olalla						
	Naciones						
	Zadillo						
	Muña						
	Fuentelsol						
	Capmany 2						
	Puertollano 1						
	Zoiar						
	MINERALI-ZADAS	Corral Rubio					
		Casa Almagra					
	SALADAS	Salada	Amarga	Mojón Blanco	Hoya Rasa		
Zoñar		Atalaya Ojicos					
Puentegenil		Zacatena					
Conde							
Corral Rubio 2							
Hoya Rasa 1							

medios isótropos, la ecuación que nos da la intensidad en cada punto adopta la forma exponencial negativa del tipo:

$$I_z = I_0 e^{-\mu z}$$

donde z es la profundidad y μ el coeficiente de extinción.

En los lagos y embalses con suficiente profundidad, el coeficiente de extinción puede ponerse

en función de la concentración de fitoplancton o de clorofila (Rull *et al*, 1984), ya que la turbidez debida a partículas inorgánicas en suspensión acostumbra a ser poco importante. A medida que estas aumentan, la correlación disminuye, situación que suele producirse tras épocas de lluvia en las colas de los embalses.

En las charcas y lagunas en las que la luz puede penetrar hasta el fondo, la turbidez debida al fitoplancton acostumbra a ser poco importan-

te. En general, el litoral y el fondo se pueblan por vegetación macrofítica, que compite por los nutrientes (con ventaja) con el fitoplancton, reduciéndose éste considerablemente. Sólo en situaciones de tensión continuada, producida por un gran aporte de nutrientes (vertidos de aguas residuales) o por factores que limitan el crecimiento de los macrófitos (herbicidas, talas o pisoteo por el ganado) pueden favorecer el mantenimiento de poblaciones fitoplanctónicas importantes que confieran aspecto turbio al agua.

En aguas de poco volumen, la turbidez debida a sólidos inorgánicos en suspensión puede ser considerable. Cole (1968) da valores de 6 cm de disco de Secchi en charcos de Arizona, y Hutchinson *et al.*, (1932), de 1 a 5, en laguitos africanos. Cole (1968) también refiere medidas de extinción total de la luz (con espectrofotómetro) a 25 cm de profundidad. La fuente de partículas es diversa. Normalmente son aportadas por el viento o por los mismos materiales que constituyen el asentamiento de las lagunas. Las partículas más gruesas se mantienen sólo si existe la turbulencia necesaria para compensar las pérdidas por sedimentación. Lo cual sucede en días de viento o cuando hay frecuentes visitas de ganado. Las partículas de arcilla forman suspensiones coloidales mucho más estables que las de limo, que normalmente las forman viscosas. En el segundo caso, las partículas sedimentan según la ley de Stokes, mientras que en el primero, la fuerza de la gravedad no es suficiente para producir este efecto.

La suspensión de las arcillas tiene mucho que ver con la T^a y el pH (Jouenne, 1975), y el contenido en ácidos húmicos. El aumento de la T^a y del pH (hasta 10) provocan un descenso de la viscosidad de las suspensiones arcillosas, lo que favorece el aclaramiento del agua. Por otro lado, el pH regula el estado iónico de las arcillas y actúa sinérgicamente con los ácidos húmicos en la floculación y defloculación de las partículas arcillosas. Cuando el contenido en ácidos húmicos es bajo, los radicales OH^- de las arcillas están libres, de forma que éstas son más sensibles a los cambios de pH (cuando éste es bajo, floculan). Si los ácidos húmicos saturan los mencionados radicales, las partículas arcillosas se agregan y su pro-

babilidad de sedimentación aumenta. Cuando el pH es elevado, las suspensiones arcillosas son estables, y las partículas se cargan de materiales adsorbidos como algas, bacterias y sustancias aniónicas electronegativas.

El color es un buen indicador del tipo de partículas que intervienen en la turbidez. El color verde y el amarillo corresponden inequívocamente al fitoplancton. Por otro lado, algunas formas vivas como bacterias del azufre (*Chromatium*), algas (*Dunaliella*, *Euglena sanguinea*), *Halobacterium* e incluso animales (*Artemia salina*, *Arctodiaptomus salinus*), pueden conferir colores rojo, rojizo o rosado.

Las aguas fangosas con arcilla en suspensión pueden presentar color marrón rojizo o gris, las primeras en arcillas y las segundas en margas.

En lagos cársticos, con mucho calcio, acostumbra a haber partículas coloidales de CO_3Ca , que dispersan luz polarizada y azulada, dando al agua un color muy característico. En lagos en los que se produce precipitación intensa, el agua puede aparecer temporalmente de un denso color blanco.

La turbidez acostumbra a ser temporal en las charcas peridicas limitándose a las etapas inmediatas al llenado. Tras el asentamiento de poblaciones bentónicas de macrófitos, las aguas suelen aclararse; sin embargo, puede ser que esto no suceda debido a que la misma turbidez impida la colonización del fondo por vegetación, manteniéndose la situación inicial de manera permanente.

Periodicidad y persistencia del agua

El balance de agua de un lago o laguna puede escribirse como una ecuación sencilla (Dobesch & Neuwirth, 1979), en la que intervienen los factores siguientes:

$$Z_0 + Z_S + R_1 - E - D = 0$$

donde Z_0 es el aporte superficial, Z_S es el aporte subterráneo, R es la precipitación directa sobre la superficie del lago, E es la evaporación y D es el drenaje por el emisario. Si la suma de todos estos factores es nula, el sistema se mantiene en equilibrio; si predomina la evaporación o la explota-

ción, las aguas desaparecen, y si sucede lo contrario, aumenta la tasa de renovación.

En masas de agua que reciben aportes importantes, ya sea subterráneos por estar conectadas con grandes acuíferos, ya sea superficiales por ríos, la evaporación tiene relativamente poco peso en las variaciones temporales del régimen hídrico, y lo que suele suceder es que cambia la tasa de renovación, mientras el nivel se mantiene. Esto sucede principalmente en los lagos glaciares de morrena, en los cársticos y en los embalses y estancas que tienen desagüe superficial.

Cuando la persistencia de las aguas depende de la pluviosidad local, el problema es diferente: cobra importancia el balance de precipitación. Como se sabe, este parámetro tiene una variabilidad regional muy marcada en la península Ibérica: existe una España húmeda, con un alto índice de pluviosidad y un bajo índice de evaporación potencial, que se contrapone a una España seca, en la cual la pluviosidad es reducida y la evaporación potencial es muy elevada.

El mapa de la figura 39 muestra la división de la península Ibérica en zonas hídricas, según el índice de humedad $I = R/E$, donde R es el total anual de precipitación y E el de evaporación, calculado indirectamente a partir de datos de evapotranspiración (Font, 1983). Las regiones con I, igual o mayor que 1 tenderán a albergar aguas permanentes, mientras que el resto, con déficit (valores menores que la unidad) presentarán masas de agua con un grado de permanencia variable.

Otro factor que afecta a la permanencia de este tipo de aguas es la profundidad de la cubeta; cuanto mayor es la profundidad, mayor es la inercia del sistema a la desecación total, aunque se registren fuertes variaciones de nivel. De hecho, una práctica habitual de los ganaderos de las regiones áridas españolas es la de profundizar las charcas temporales para asegurar la persistencia del agua durante el verano.

Una estima del déficit hídrico absoluto puede dar una idea de la profundidad mínima necesaria para mantener aguas permanentes, que se encuentra bastante de acuerdo con las observaciones efectuadas. Por ejemplo, las regiones semiá-

ridas españolas poseen valores de evaporación potencial situados entre 1.000 y 2.000 mm (Font, 1983) y de pluviosidad entre 300 y 700 mm, con lo que se asegura la permanencia de las aguas a partir de 1.7 – 2 m de profundidad.

En aguas temporales, la periodicidad del secado es variable. Las más someras y con una cuenca de recepción más reducidas acostumbran a ser efímeras, y su desarrollo se encuentra acoplado al régimen de lluvias ocasional, tanto en el espacio como en el tiempo. Las más profundas y ligadas a acuíferos de una cierta importancia pueden tener una periodicidad de secado más espaciada. Por ejemplo, la laguna de Gallocanta se seca aproximadamente cada cuatro años (Comin *et al.*, 1983).

Durante los últimos años, la sobreexplotación de acuíferos profundos está incrementando la probabilidad y la duración del secado de los sistemas lagunares españoles. Muchas veces, éstos funcionan como rebosaderos de acuíferos muy generalizados que se distribuyen en grandes bolsas interconectadas por el paquete de sedimentos de las grandes cuencas (acuífero manchego, acuífero del Duero, etc.). El desarrollo temporal de las lagunas periódicas también se encuentra sujeto a variabilidad regional. En la península Ibérica, la época lluviosa no se produce simultáneamente en todas las zonas. En las montañas, las lagunas aparecen llenas durante el verano, tras el deshielo; en las llanuras del resto del país, lo hacen preferentemente en las épocas de máxima pluviosidad en cada región (Fig. 38).

INFLUENCIA DEL MEDIO FÍSICO SOBRE LA NATURALEZA DE LA BIOTA ACUÁTICA

Mineralización

La adaptación de los organismos a diferentes grados de salinidad presupone la existencia de mecanismos fisiológicos variados, destinados a regular las relaciones osmóticas entre el medio interno y el ambiente. Beadle (1943) distingue entre tres tipos:

1. los que mantienen el medio interno hipertónico en agua dulce pero no pueden regular en aguas hiperosmóticas.
2. los que son isosmóticos con aguas que tienen una salinidad aproximadamente igual a la de mar y no toleran desviaciones.
3. los que regulan eficientemente, y los que pueden mantener el medio interno en aguas hiperosmóticas.

Los primeros se encuentran acantonados en las aguas dulces. El segundo grupo puede vivir en aguas donde los equilibrios químicos no se encuentran muy desviados respecto al agua marina; 10 forman especies estenohalinas, que requieren condiciones estables, y su presencia se va enrareciendo en ambientes alejados de la costa, generalmente atalasoalinos y de condiciones en extremo cambiantes. En el tercer grupo se encuentran las especies eurihalinas. Baily, (1972) separa en osmoreguladoras y osmoconformistas estas especies en las que, la capacidad de homeostasis ha sido verosimilmente adquirida como adaptación a la vida en las aguas epicontinentales, mucho más variable y diversificada que la del mar. De acuerdo con esto, los pobladores de las aguas atalasoalinas saladas presentan una mayor afinidad taxonómica con las especies de aguas dulces que con las marinas (Margalef, 1974) o con las de lagunas litorales.

La relación entre la aparición de especies y la concentración salina ha sido abundantemente ilustrada en estudios regionales (Gauthier, 1928; Hartland-Rowe, 1966; Williams, 1981). En las figuras 11 y 12, se recogen los rangos de salinidad para las especies de cladoceros y copépodos de las lagunas españolas. En realidad, son pocas las especies que soportan salinidades muy elevadas, al igual que sucede en faunas de otros países (Williams, 1981). Sólo *Arctodiaptomus salinus* sobrepasa los 1.000 meq/l (sólo de aniones), que corresponden aproximadamente a un 70 ‰ de salinidad; esta especie, entraría dentro del grupo de los halobiontes de Williams. Entre 500 y 1.000 meq/l (35-70 ‰ de salinidad) aparecen cuatro especies. Entre 100 y 500 meq/l (0-35 ‰ de salinidad) encuentran su límite 12 especies, generalmente de aguas muy mineralizadas pero no sala-

das, que pueden invadir sistemas salados y que constituirían el grupo halofílico. Entre 20 y 100 meq/l (2-7 ‰ de salinidad) encuentran el límite 23 especies propias de aguas dulces o medianamente mineralizadas, con cierta tolerancia hacia la mineralización. Por debajo de los 20 meq/l (2 ‰ de salinidad) encuentran su límite 61 especies, estrictamente dulceacuícolas.

La influencia de las diferentes proporciones aniónicas no parece ser importante en las aguas dulces, ya que cuanto menor es la mineralización total, las aguas presentan una mayor concentración relativa de carbonatos y bicarbonatos. En las aguas saladas, las proporciones iónicas, en cambio, cobran más importancia. A medida que la relación Cl^-/SO_4^{2-} aumenta, se tiene una situación más similar a la del mar, y aparecen más especies emparentadas con las de la costa (Margalef, 1984), como *Artemia salina*, *Cletocamptus*, que pertenece a una familia marina, y *Fabrea*; estos dos últimos aparecen en la laguna de Gallocanta (Comín *et al.*, 1983) y todos en la Salada de Chiprana. *Branchinella spinosa*, típica del interior, es indicadora de aguas fuertemente cloruradas y se asocia con frecuencia a *Athenia filiformis* (Alonso *et al.*, 1980); se tuvo la oportunidad de observar este anostraceo viviendo en un acuario de agua marina. Otras especies se ven frecuentemente asociadas a aguas sódicas con una gran reserva alcalina, como *Moina salina* y *Alona salina*.

En las figuras 13 y 14 se representa la situación de algunos diaptómidos en relación con la importancia relativa de los diferentes aniones. Se han separado los de aguas poco o medianamente mineralizadas y los de aguas muy mineralizadas. En los primeros, el orden de preferencia es carbonatos y bicarbonatos/cloruros/sulfatos; sin embargo; esto tiene poca significación en aguas dulces, como ya se indicó anteriormente. Vale la pena reseñar aquí que en el contexto de las aguas de pequeño volumen, *N. alluaudi* no es indicadora ni de mineralización ni de sulfatos como se había venido considerando (Alonso & Armengol, 1981). Entre los de aguas más mineralizadas, solo *Arctodiaptomus salinus* muestra una clara relación con aguas sulfatadas o cloruradas. Esto es

tambien lógico, ya que conforme las aguas se concentran, excepto en el caso de las sódicas, sulfatos y cloruros van cobrando importancia respecto a los carbonatos ya que éstos precipitan.

La salinidad interviene en la fenogénesis de una forma semejante a como lo hace la temperatura (Margalef, 1974). Incluso acelera el desarrollo (Williams, 1981). A salinidades más elevadas, los organismos son generalmente más pequeños, pero también se observan cambios en las relaciones alométricas. En *Artemia salina*, la furca se va reduciendo a medida que aumenta la salinidad (Amat, 1979), y algo similar ocurre con *Brachinecta media*. *Mixodiaptomus incrassatus* acepta un rango de salinidad bastante amplio y hay una disminución gradual de la longitud relativa del endopodito respecto al exopodito de la pata V de la hembra, conforme la salinidad aumenta (Alonso, 1984). En *Daphnia magna*, el coeficiente alométrico del crecimiento de la espina caudal respecto al cuerpo disminuye con la salinidad y llega incluso a hacerse negativo. En aguas muy saladas, sobre todo en las sódicas (Caballo Alba, Vilagonzalo de Coca), aparece retraído el pigmento del ojo, con lo que las facetas se hacen más visibles. Por ejemplo, *Alona salina* carece prácticamente de pigmento ocular, y *Daphnia mediterranea* y *M. salina* lo tienen muy contraído. Esto hace pensar que no siempre el tamaño del ojo depende de la presión de depredación, ya que en este tipo de ambientes es impensable la presencia de peces. Como dato curioso, Smirnov (1971) aconseja el empleo de NaOH para disolver el pigmento ocular y facilitar, así, el estudio de las facetas oculares.

Turbidez

Las partículas inorgánicas en suspensión limitan la entrada de luz y la colonización de las aguas por parte del fitoplancton y de los macrófitos sumergidos. Esto tiene una gran influencia en los tipos biológicos que colonizan las lagunas.

Las aguas turbias y fangosas, generalmente de poco volumen, se mantienen siempre en fase heterotrófica. Los ciclos de la materia y energía se encuentran muy simplificados y corren a cargo de hongos, bacterias, animales detritívoros y car-

nívoros. La energía entra en forma de detritus orgánicos, que pueden ser asimilados como materia orgánica disuelta por las bacterias y los hongos, o directamente por los detritívoros, y que es exportada por insectos, aves y anfibios. En aguas que se secan, aparecen comunidades terrestres de reemplazo (Petit-Schachter, 1943) en el seno de la cubeta; los vegetales reciclan los nutrientes acumulados en el sedimento y la materia orgánica puede ser aprovechada por animales terrestres, principalmente coleópteros (Montes *et al.*, 1982 b y c) o dispersada por agentes mecánicos (viento, inundaciones).

Dentro de los crustáceos, la mayoría de las especies que cumplen esta función detritívora son branquiópodos y copépodos. Los anostráceos filtran partículas de arcilla en suspensión y aprovechan la materia orgánica adsorbida en su superficie, además de hongos y bacterias (Margalef, 1955a). Los conostráceos, antes de filtrar las partículas, las resuspenden. Macrotrícidos y algunos quidóridos llevan un régimen similar, y poseen el tubo digestivo muy alargado y curvado en un bucle en relación con el bajo contenido energético del alimento. Los notostráceos (*Triops*, *Lepidurus*) son macrófagos, carnívoros, detritívoros o necrófagos (en ocasiones también depredadores), y actúan directamente sobre los detritus. Aunque los ciclópodos son macrófagos, también se alimentan de pequeñas partículas, actuando como argilófagos. Las bacterias pueden constituir una fuente importante de alimento para los filtradores (Pedros Alió, 1981). Según algunas observaciones efectuadas en diatómidos, el bati-do de los filtros podría formar grumos a partir de la materia orgánica disuelta o semidisuelta. Los carnívoros más efectivos pertenecen al grupo de los insectos. Los heterópteros (*Notonecta*) y algunas larvas carnívoras de coleópteros (*Dytiscus*) diezman las poblaciones de filópodos.

En aguas claras, la radiación solar penetra hasta el fondo y permite su colonización por macrófitos. El papel de éstos en la biocenosis como fuente de materia orgánica para organismos animales, no es muy importante (Margalef, 1983). La digestibilidad de la celulosa es escasa para la mayoría de las especies, y sólo algunas se ali-

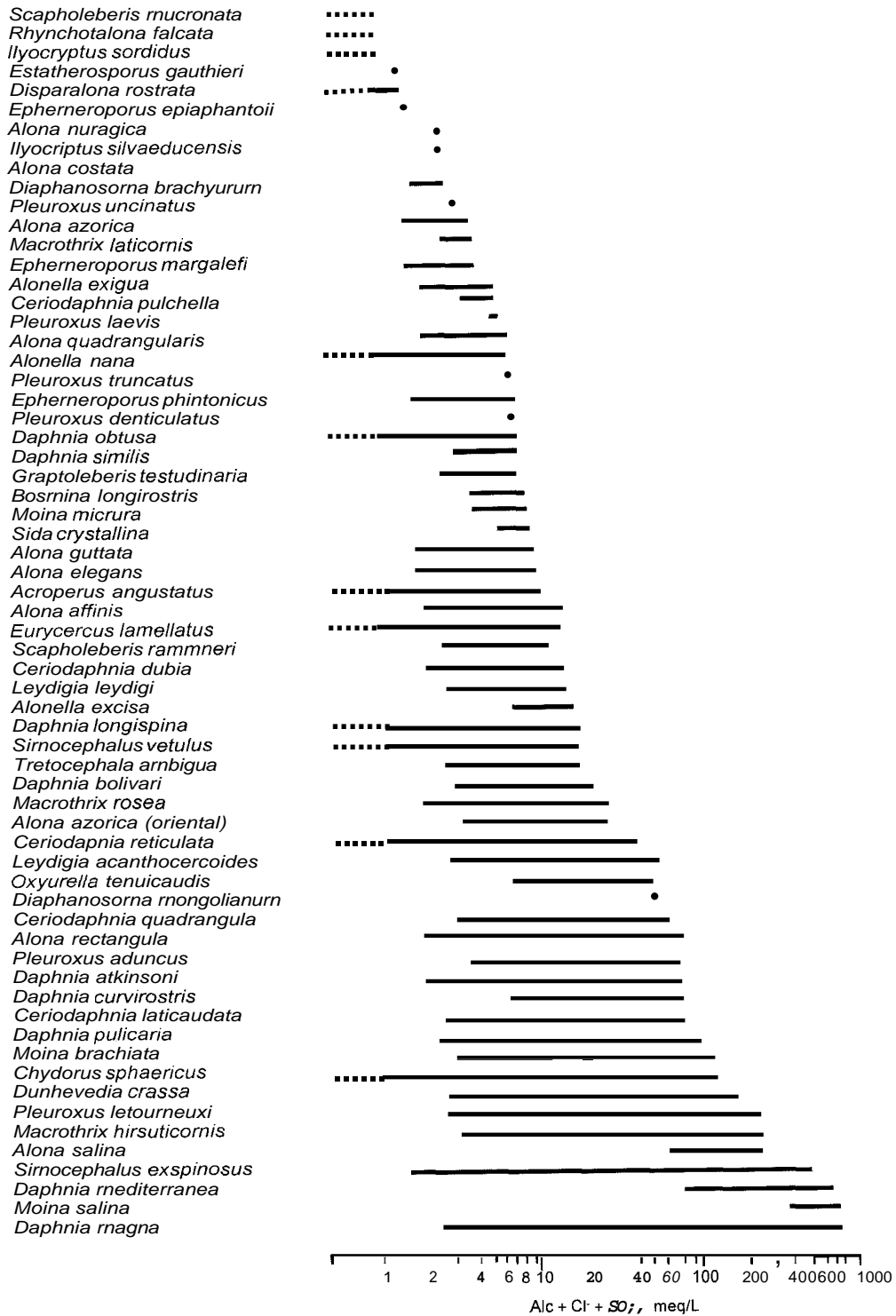


Figura 11. Rangos de mineralización para las diferentes especies de cladóceros de las lagunas españolas. *Ranges of mineralization for the various species of cladocerans of the Spanish lagoons.*

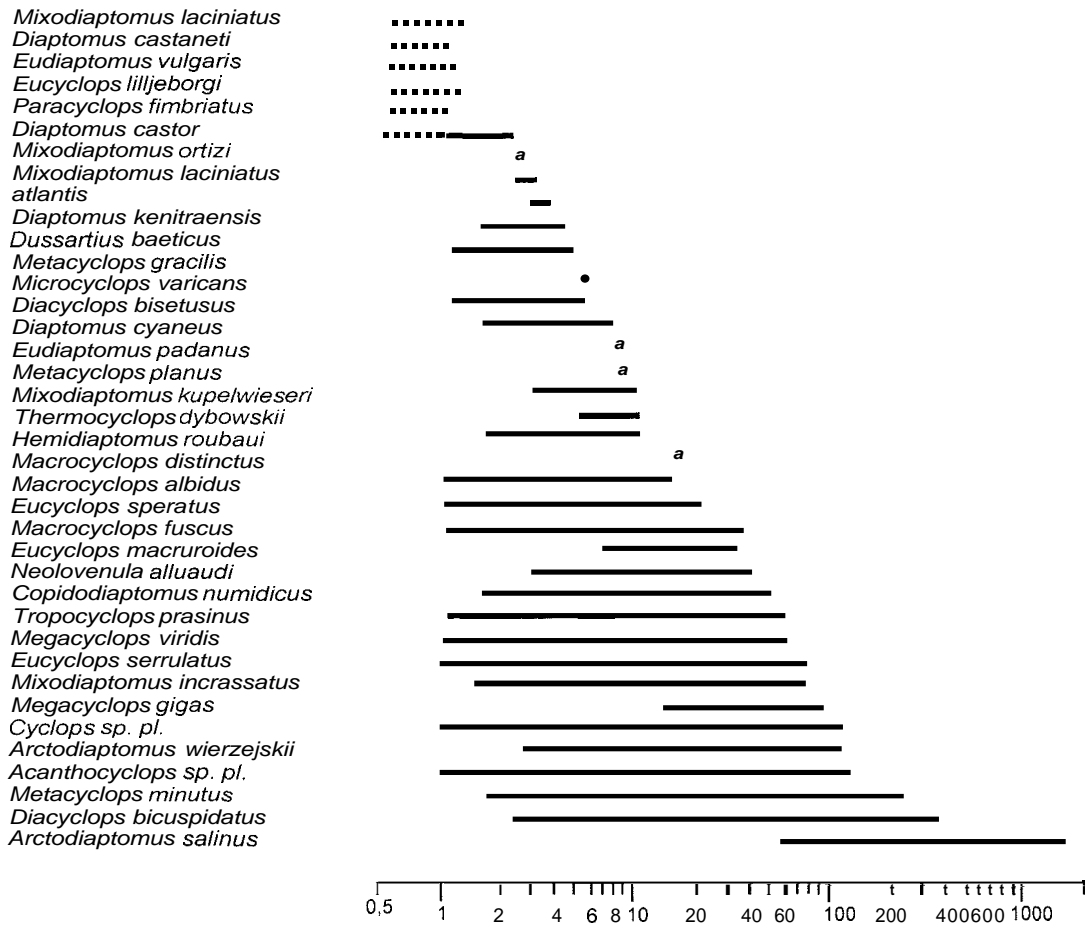


Figura 12. Rangos de mineralización para las diferentes especies de copépodos de las lagunas españolas. Ranges of mineralization for the various species of copepods of the Spanish lagoons.

mentan activamente de macrofitos (en nuestro país, el dañino *Procambarus clarkii*). Sin embargo, los macrófitos configuran sustratos capaces de soportar una gran variedad de géneros de vida. Crean refugios y aumentan enormemente la superficie de colonización del perifiton, que constituye la fuente de alimentación de los heterótrofos. El ciclo de la materia en estos sistemas va ligado al de los macrófitos, que generalmente constituyen la biomasa más importante en aguas someras. El reciclado se hace por vía detritica (Margalef, 1983) y es llevado a cabo principalmente por bacterias, larvas de insecto y gasterópodos. El fitoplancton puede alcanzar un cierto grado de desarrollo en función de la importancia

relativa de las aguas libres y servir de alimento a branquiópodos, diaptómidos y pequeños ciclópodos (*Eucyclops*, *Tropocyclops* y *Microcyclops*).

En el perifiton, buscan alimento muchos quidóridos y rotíferos. La especialización alimentaria de los quidóridos es muy grande (Fryer, 1968) y combina diferentes capacitaciones de filtrado, fijación al sustrato y raspado. Entre los carnívoros se encuentran los grandes ciclópodos (*Macrocyclus*) y larvas de insecto (coleópteros y odonatos, principalmente).

Muchos cmstaceos poseen pigmentos como adaptación a la radiación de ondea corta. Dichos pigmentos acostumbran a ser llamativos y funcionan, también, como reclamo a los depredadores.

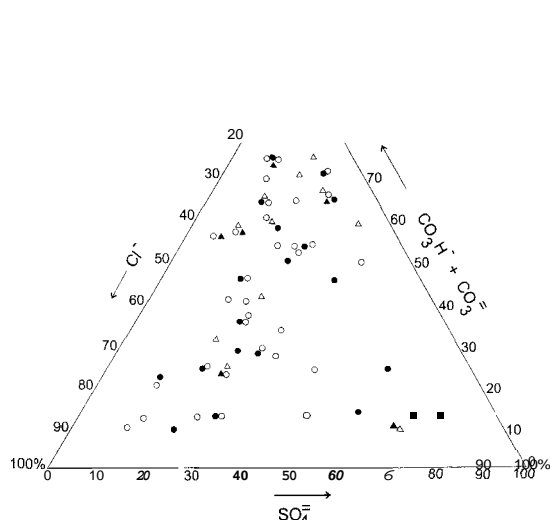


Figura 13. Situación de algunas especies de diatóptomidos de aguas dulces o poco mineralizadas en relación con la importancia relativa de los diferentes aniones. ●, *Neolovenula alluaudi*, ○, *Mixodiptomus incrassatus*, ▲, *Diaptomus cyaneus*, △, *Hemidiptomus roubaui*. Location of some species of diatóptomids found in fresh or low mineral content waters as related to the relative importance of the different anions. ●, *Neolovenula alluaudi*, ○, *Mixodiptomus incrassatus*, ▲, *Diaptomus cyaneus*, △, *Hemidiptomus roubaui*.

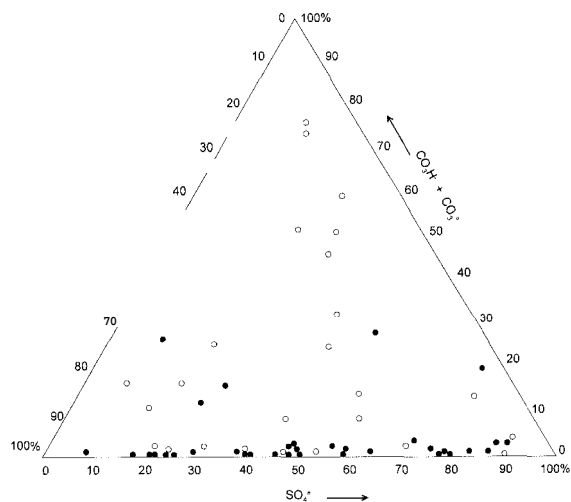


Figura 14. Situación de *Arctodiptomus salinus* (*) y *A. wierzejskii* (°), propios de agua muy mineralizada, en relación con la importancia relativa de los diferentes aniones. Location of *Arctodiptomus salinus* (*) and *A. wierzejskii* (°), normally found in high mineral content water, in relation to the relative importance of the different anions.

La síntesis de pigmento es obligada en aguas claras y someras, pero puede evitarse en aguas profundas o turbias. En la literatura hay numerosos ejemplos de diferencias de pigmentación en una misma especie sometida a intensidades de radiación diferente (Hairston, 1979; Margalef, 1955a, 1984). Por ejemplo, *Arctodiptomus salinus* es incoloro en aguas profundas, donde puede realizar migraciones verticales (por ejemplo, en Banyoles) y rojo intenso en aguas someras saladas (laguna de Gallocanta y el resto de lagunas saladas españolas). Lo mismo sucede con *Tropocyclops prasinus*, *Notodromas* y *Scapholeberis*. Otros ejemplos sobre especies españolas no recogidos en la literatura serían *Diaptomus castaneti major*, de aguas someras y intensamente coloreado, y *D. castaneti*, de lagos e incoloro, *Neolovenula alluaudi*, incoloro en aguas profundas y roja en aguas someras, *Mixodiptomus laciniatus*, rojo en ibones de montaña y pálido en embalses (embalse del Porma).

En las aguas turbias y fangosas, se observa un efecto similar. Las diferentes especies tienden a aparecer más despigmentadas o incluso incoloras. *Mixodiptomus incrassatus*, *Neolovenula alluaudi*, *Mixodiptomus laciniatus atlantis*, pierden color a medida que aumenta la turbidez.

La coloración roja se ha atribuido también a la capacidad de vivir en ambientes con poco oxígeno; en *Artemia salina* puede deberse, también, a la alimentación, lo mismo que en el caso de *Chirocephalus marchesonii*, propio de aguas de montaña (Cottarelli & Mura, 1983).

La turbidez también podría ayudar a la selección de otros caracteres. Para Bayly & Williams (1973), la turbidez permite la vida a especies de mayor tamaño, pero esto podría hacerse extensivo también a aguas temporales. El tamaño del ocelo respecto al del ojo en los quidóridos (*Leydigia*) es mayor en aguas fangosas (Fryer, 1968).

Temporalidad

Aguas permanentes

La persistencia del agua es uno de los factores más importantes que determinan la composición de las biocenosis. Cuando la persistencia está asegurada –aguas permanentes–, las adaptaciones de los organismos responden a factores de otro tipo, como temperatura, salinidad o estado trófico, y a relaciones con otras especies. La persistencia de las aguas permite la colonización continuada, de manera que las biocenosis pueden irse complicando a lo largo del tiempo hasta llegar a situaciones cercanas al climax, es decir, en las que la probabilidad de cambios estructurales o de introducción de nuevas especies se reduce al máximo. Estos sistemas favorecen la existencia de numerosos nichos ecológicos, ocupados por una gran diversidad de géneros de vida, que alargan las redes tróficas.

Las comunidades de crustáceos se encuentran empobrecidas relativamente respecto a las de otros grupos en las aguas permanentes. En el plancton tienen un desarrollo notable, mientras que en el bentos coexisten con un gran número de grupos zoológicos (larvas de insecto, planarias, gasterópodos, ácaros, oligoquetos, rotíferos, peces) muchos de los cuales son serios competidores o depredadores. Las diferentes especies presentan, generalmente, un desarrollo cíclico con alternancia de fases sexuales y asexuales en los cladoceros, y de producción de huevos subitáneos y de resistencia en los copepodos (*Arctodiaptomus salinus*, Miracle, 1976). Al menos en los cladoceros, se sabe que las formas resistentes pueden ser desecables y sirven para la dispersión, pero no siempre, ya que en algunos quidóridos, los efipios no flotan y quedan adheridos a la vegetación sumergida. Los crustáceos de aguas permanentes se caracterizan por su pequeño tamaño y su menor pigmentación (respecto a los de aguas temporales), lo que probablemente representa una norma de reacción a la presión de selección por los peces y su adaptación al plancton (sididos, dáfnidos, bosminidos, diaptómidos, ciclopidos) o a funciones muy especializadas en el bentos (quidóridos, ciclopidos).

Aguas temporales

Las aguas temporales, en las que se suceden períodos secos y húmedos de duración variable, imponen una serie de requerimientos básicos a sus posibles colonizadores que pueden resumirse en la capacidad de sobrevivir al período seco, de soportar grandes fluctuaciones ambientales y de adaptar sus ciclos vitales a períodos húmedos de duración imprevisible.

Capacidad de sobrevivir al período seco

Existen tres mecanismos para sobrevivir a la sequía (Bevercombe *et al.*, 1973, Thiery, 1978):

1. Abandonar el medio cuando las condiciones empiezan a ser adversas.
2. Producir formas de latencia que puedan conservarse enterradas en el sedimento.
3. Producir huevos durables.

Los odonatos, coleópteros y heterópteros son capaces de abandonar el medio cuando las condiciones comienzan a ser adversas; entre éstos, los corixidos e hidrofílicos parecen ser los más importantes (Montes *et al.*, 1982c).

Algunas especies que no poseen adaptaciones particulares al período seco, pueden mantenerse en el sedimento siempre que éste mantenga un cierto grado de humedad (Moore, 1970), como ocurre, por ejemplo, entre los decápodos, anfípodos e isópodos. Los ciclopidos también disponen de esta estrategia, ya que en muy pocas ocasiones se ha comprobado la capacidad de eclosión de sus huevos tras la desecación (Roy, 1932), lo que quizá les haya alejado de los sistemas temporales de las zonas áridas (Gauthier, 1928). En algunos ciclopidos realmente adaptados a medios temporales, la fase de reposo tendría el mismo sentido que la diapausa en los insectos (Elgmork, 1959). Parece que no todas las especies permanecen en el sedimento de la misma manera. Algunas se recubren de una protección y forman un quiste, como es el caso de *Metacyclops minutus*, especie ampliamente distribuida por nuestras aguas esteparias y capaz de mantener el animal en condición latente por espacio de, al menos, nueve meses (Rzóska, 1961). Otros permanecen sin ningún tipo de protección por espacio de hasta 6 meses, engloba-

dos en el barro, como el caso de *Cyclops strenuus* (Elgmork, 1959).

Si el período de latencia o anabiosis se encuentra regulado por ritmos endógenos corresponde a un caso de diapausa, y se puede interpretar como una anticipación a condiciones desfavorables. Esto es más claro en aguas permanentes; en aguas que se secan, la anabiosis correspondería más a un caso de quiescencia, en la que el enquistamiento viene impuesto directamente por el ambiente y puede producirse durante distintos estadios de madurez (copepoditos III, IV, V, segdn Prbszinska, 1962). Sin embargo, no se descarta la posibilidad de la existencia de sensores que permitan anticiparse a la desecación, como sucede con los branquiópodos.

La producción de huevos durables constituye el mecanismo por excelencia de adaptación a medios desecables de muchos grupos taxonómicos. Los huevos durables pueden resistir largos periodos de sequia y sirven, además, para la dispersión de las especies. La producción de huevos durables debe estar sincronizada a condiciones ambientales para ser efectiva. Algunos organismos son particularmente sensibles a un incremento de la densidad de poblacion, otros al contenido en sales del agua, etc. Como aviso de los inicios de la sequia estival (Tollinger, 1911).

En los cladóceros, la producción de huevos durables se encuentra habitualmente sincronizada con la reproducción sexual. Los machos aparecen en condiciones cambiantes y, normalmente al final de la temporada húmeda. En algunos grupos, los huevos van protegidos por una estructura en forma de estuche denominada efipio (en los dhnidos), o simplemente por un sencillo engrosamiento de las valvas (en los quidóridos).

Los anostráceos, conostráceos y notostriáceos constituyen, quizás, el ejemplo más típico de producción de huevos durables. Estos deben sus propiedades a la presencia de una cubierta protectora que recubre el embrión. La cubierta o cascara comienza a formarse sobre la periferia del ovocito una vez que éste ha entrado en el útero, tras la fecundación. Su estructura y secuencia de formación ha sido estudiada principalmente en los anostráceos *Chirocephalus diaphanus* (Mawson

& Yonge, 1938), *Artemia salina* (Lochhead 1941, Dutrieu, 1960) y *Tanymastix stagnalis* (Garreau, 1974), y se observa una capa alveolar inserta entre dos capas de material más denso, una en contacto con el exterior y otra con la cutícula segregada por el embrión. En la formación de la cascara intervienen unas glándulas que vierten sus productos directamente en el útero, compuestos principalmente por un complejo lipoproteico rico en tirosina (Linder, 1959; Anderson *et al.*, 1970; Dutrieu, 1960), más quitina y hematina (que da color rojo a los huevos), que se depositan y acumulan sobre la membrana del ovocito dando lugar a ornamentos característicos que constituyen una buena muestra de diversificación morfológica. La función de la cascara parece ser primordialmente de protección, aunque también se le atribuyen otras funciones, como flotabilidad y ayuda al transporte.

La mayoría de los grupos pueden producir, además, huevos de desarrollo inmediato, destinados a acelerar el proceso de ocupación de las charcas recién llenadas tras los periodos lluviosos. En los cladóceros y en *Artemia*, los huevos no durables acostumbran a ser partenogénicos. En diatómidos se conocen también los dos tipos de huevos y los durables tienen la cubierta más consistente y rugosa, y generalmente son más grandes. En *Arctodiaptomus salinus* hay dos tipos de hembras: las primaverales, de mayor tamaño, y las estivales, que son menores y poseen de 2 a 4 huevos grandes (Comin *et al.*, 1981). Un fenómeno similar se ha observado en otros diatómidos (*Diaptomus castor*) (Gurney, 1931). Otros, como *Hemidiaptomus ingens* y *Diaptomus cyaneus*, sólo producen huevos durables (Gauthier, 1928).

Los huevos durables pueden eclosionar tras largos periodos de desecación. Se han citado casos de eclosión después de varios años de desecación en anostráceos (Moore, 1967) y en conostráceos (Mattox & Velardo, 1950). Las condiciones de eclosión han sido objeto de muchos estudios. En general, no basta la simple hidratación del huevo seco, sino que se requiere la concurrencia de factores ambientales determinados. En las regiones templadas (la mediterránea), la

primavera se caracteriza por una mayor disponibilidad de agua y alimento; una adaptación a sincronizar la eclosión con estas condiciones sería la de no completar el desarrollo sin una fase de desecación y otra de frío previas. Esto constituye, además, un mecanismo de seguro para evitar la eclosión fuera de tiempo y oportunidad (Margalef, 1983), por ejemplo, tras un corto período lluvioso otoñal.

El período de desecación es muy importante en algunas especies. *Triops* llega incluso a desaparecer cuando las lagunas cambian a regímenes más estables de inundación (Rzoska, 1961; Gauthier, 1934). En *Daphnia*, las paredes del epítopo protegen al huevo del contacto con el agua, y se ha podido comprobar que si los huevos se extraen, se produce su eclosión inmediata. Broch (1965) realiza un cuidadoso estudio sobre la eclosión en *Eubranchipus bundyi*, especie propia de aguas temporales ricas en restos orgánicos, y considera la temperatura y la concentración de oxígeno como factores reguladores muy importantes. En resumen, los requerimientos en los diferentes estados de desarrollo serían los siguientes: los primeros estadios de la embriogénesis requieren altas temperaturas, oxigenación y humedad; los últimos estadios no se alcanzan hasta que los huevos no se exponen a bajas temperaturas y condiciones aeróbicas, es decir, en invierno y en zonas aireadas del fango seco, y cuando se completa el último estadio, se rompe la membrana terciaria (preeclosión), y el huevo se produce en condiciones de poco oxígeno, típicas de las primeras fases de la inundación primaveral de las lagunas, ricas en residuos orgánicos.

En aguas mineralizadas, los cambios de salinidad juegan un papel importante. Normalmente, la eclosión se produce en los primeros estadios de llenado, cuando las concentraciones son más bajas. El shock osmótico parece ser el responsable de la eclosión en *Triops* (Longhurst, 1955) y en *Artemia salina* (Amat, 1979). Brown & Carpelan (1971) encuentran una relación inversa entre la duración del período de eclosión y la tasa de incremento de salinidad en *Branchinecta mackini*. Por otro lado, no todas las especies presentan requerimientos tan especiales para la eclo-

sión. *Moina* repuebla rápidamente las lagunas tantas veces como se llenen.

El hecho de que no todos los huevos eclosionan simultáneamente se interpreta también como un dispositivo de seguridad. Tras el desarrollo de los primeros huevos suele quedar una reserva que asegura nuevas eclosiones si las condiciones se van manteniendo apropiadas (Geddes, 1976). Muchas veces, esta reserva consta de huevos que no han detenido su desarrollo, por carecer de las condiciones apropiadas. En el ejemplo de Broch, los huevos que aparecen enterrados a cierta profundidad no pasan del primer estadio, y en el de Brown & Carpelan, el incremento paulatino de la salinidad impide la continuación del desarrollo de un cierto número de huevos, que quedan a la espera de condiciones más favorables. Bishop (1967) encuentra en *Limnadia stanleyana* que los huevos de la reserva se encuentran en el sedimento, en la oscuridad y a bajas concentraciones de oxígeno. Cuando la laguna se llena, el barro es agitado y sólo algunos huevos pasan, por flotación, a la superficie del agua, donde eclosionan.

Adaptación a grandes fluctuaciones ambientales

Las condiciones físicas de los ambientes temporales sufren grandes fluctuaciones. Por su pequeño volumen, están sujetas a variaciones importantes de temperatura y de concentración de oxígeno, incluso en el transcurso de un mismo día (Sabater, 1981). En aguas mineralizadas, las variaciones de salinidad pueden ser muy acusadas y los organismos requieren adaptaciones encaminadas a la regulación osmótica de su medio interno. Probablemente, todas las especies de aguas saladas constituyen ejemplos de marcada eurihalinidad.

Los biotopos de aguas temporales no sólo se han adaptado a la inestabilidad ambiental, sino que la necesitan para su supervivencia. Es decir, que este hecho y la no presencia de depredadores o competidores es lo que explica, por ejemplo, la ausencia de anostráceos de agua salada en el mar. Sin embargo, ambos factores son concomitantes y probablemente, la adaptación a sistemas inestables ya lleva implícita la no coincidencia con depredadores.

Adaptación a periodos húmedos de duración imprevisible

En general, es difícil precisar cuando y durante cuánto tiempo contendrán agua las lagunas y las charcas temporales, y en el caso de aguas efímeras, estas predicciones son aún más difíciles de establecer. Los biotas de estas aguas se caracterizan por su capacidad de ocupación durante periodos inmediatos al llenado, con objeto de aprovechar la fase húmeda al máximo. Las formas latentes en avanzado estado de desarrollo constituyen una adaptación a la colonización rápida; por ejemplo, estadios avanzados de *Metacyclops minutus* aparecen 10 horas después del llenado, y al cabo de dos días aparecen hembras ovigeras; al tercer día comienzan ya a aparecer nauplios. Las hembras ovigeras de *Moina* aparecen en 48 horas (ambos ejemplos proceden de Rzóska, 1961). *Diacyclops bicuspidatus* aparece también al cabo de muy poco tiempo en charcos de lluvia (Roy, 1932). La secuencia del desarrollo de los huevos de los eufilópodos durante las fases seca y oxigenada (Broch, 1965) asegura la eclosión de los huevos tan pronto como el agua inunda el sedimento sobre el que estos descansan.

Si la madurez sexual se alcanza rápidamente, se disminuye la probabilidad de que los individuos puedan desaparecer antes de la reproducción a causa de una desecación prematura. En general, el desarrollo de la mayoría de las especies es muy rápido, y además, se encuentra acelerado por la temperatura y la salinidad (Williams, 1981), lo que muchas veces tiene que ver con la reducción del volumen de las aguas. En relación con esto se poseen muchos datos: sobre *Leptothieria aegyptiaca* (5 días) (Rzóska, 1961), *Streptocephalus seali* (9 días) (Moore, 1955), *Streptocephalus texanus* (11 días) y *Branchinecta lindahli* (9 días) (Prophert, 1963) y *Metadiaptomus mauretanicus* (12 días) (Rzóska, 1961).

Los filópodos crecen después de alcanzada la madurez sexual y producen tandas de huevos sincronicas con las mudas, y cada vez más numerosas (Alonso, 1980a). La mayoría de los eufilópodos y algunos diaptómidos, como *Diaptomus* y *Hemidiaptomus*, son monocíclicos, pero van pro-

duciendo huevos durables que se acumulan en el sedimento a lo largo de todo el tiempo que dura la fase húmeda, o mientras se mantienen las condiciones ecológicas necesarias para su vida. Otras especies son policíclicas, como *Mixodiaptomus* y *Arctodiaptomus*, capaces de producir huevos de eclosión inmediata; estas especies, generalmente, persisten más tiempo que las monocíclicas, y forman poblaciones con varias generaciones superpuestas.

GENERALIDADES DE LOS GRUPOS ESTUDIADOS: BRANQUIÓPODOS Y COPEPODOS

La caracterización biológica de las lagunas se ha hecho en base al estudio de las comunidades de Branquiópodos y copepodos. Los Branquiópodos se tratan con detalle en una monografía (Alonso, 1996), de forma que en este trabajo sólo se incluye el inventario. Los copepodos inventariados en las lagunas se acompañan de un somero comentario.

Copépodos

El estudio se ha centrado prioritariamente en los diaptómidos y ciclópodos. Los harpacticodes no son muy comunes (sólo se han identificado dos especies). De los primeros se han podido determinar dos familias, 18 géneros y 34 especies. La mayoría de las poblaciones han podido asimilarse a las descripciones de Kiefer (1928, 1952, 1954, 1978), a y b Dussart (1967, a y b 1969) y Margalef (1953, 1955b). Algunos géneros, como *Cyclops* y *Acanthocyclops*, necesitan de posteriores revisiones ya que presentan una variabilidad considerable. La euricidad de algunas de sus especies, como *Acanthocyclops vernalis* y *Cyclops strenuus* es sorprendente y sospechosa, y no se han podido establecer relaciones entre la variabilidad morfológica y ambiental, lo que en muchos casos resulta desconcertante. Se ha preferido prescindir de los nombres específicos, y se espera que la búsqueda de nuevos caracteres morfológicos o cariológicos aporte la información necesaria que permita la aproximación a la identidad real de las poblaciones españolas.

Familia Diaptomidae G.O. Sars

Subfamilia Paradiaptominae Kiefer, 1932

GCnero *Lovenula* Schmeil, 1898

Lovenula (Neolovenula) alluaudi (de Guerne y Richard, 1890)

Aparece en aguas permanentes y temporales. En las permanentes de mayor volumen (laguna Honda) lleva vida planctónica y es de menores dimensiones, despigmentada y delicada. En las temporales y someras, su aspecto varía según sean aguas turbias o transparentes; en las segundas es más robusta y pigmentada. Prefiere aguas de relativamente poca salinidad, hasta aproximadamente un 2 ‰ (Fig. 12), y carbonatadas o cloruradas (Fig. 13). Es frecuente en las regiones de clima semihúmedo, particularmente en la cuenca del Ebro (Fig. 21)

Subfamilia Diaptominae Kiefer, 1932

GCnero *Diaptomus* Westwood, 1836

Subgénero *Diaptomus* s.str.

Diaptomus (D.) castor (Jurine, 1820) (Fig. 15)

Siempre se ha encontrado en aguas temporales o semitemporales, de charcas naturales o canchales. A veces, en aguas muy turbias y sin vegetación. Siempre en aguas muy poco mineralizadas (Fig. 12) y carbonatadas. Es propia de regiones de clima húmedo. En España, sus citas se reparten por Galicia (Fig. 21).

Diaptomus (D.) castuneti Burckhardt, 1920 (Fig. 16)

Aparece en aguas temporales y permanentes. La forma *major* es propia de las temporales y las someras (Gredos, Tronisquito), mientras que la forma *s.str.* es de menor tamaño, más tenue y despigmentada, y lleva vida planctónica (lago de La Baña). Siempre se ha encontrado en aguas poco mineralizadas (Fig. 12) y sobre sustrato granítico. Es típica de ambientes montañosos altos (Pirineo, Gredos) y medios (Montes de León). Su distribución en España se encuentra fragmentada en dos núcleos bien diferenciados, uno en la parte oriental de los Pirineos y otro en las montañas centro y nor-orientales de España (Fig. 21).

Diaptomus (D.) kenitraensis Kiefer, 1926 (Fig. 17)

Se trata de una especie propia de aguas temporales de poco volumen, en general limpias y con vegetación abundante. En España aparece una forma ligeramente distinta a la del N de África, la var. *iberica* Dussart 1964, caracterizada por la posición de cilios en el margen interno de exopodito de la pata V de la hembra. Siempre en aguas muy poco mineralizadas (Fig. 12), sobre sustrato arenoso o suelos aluviales. Aparece en localidades situadas a alturas medias (Guadarrama, las mesetas) y a nivel del mar (Dofiana) del centro y SW de España, principalmente en invierno y primavera.

Subgénero *Chaetodiaptomus* Kiefer, 1978

Diaptomus (D.) cyaneus Gurney, 1909 (Fig. 17)

En aguas permanentes del Pirineo aparece una forma que recuerda a las europeas *rostriipes* y *peyraficaensis* (Miracle, 1978). En lagunas temporales de llanura y del Pirineo, la morfología corresponde a la subespecie *admotus*. El carácter de esta última es típicamente estepario. Coloniza aguas turbias o claras en las primeras etapas de la sucesión. Prefiere las menos salinas (Fig. 12) y carbonatadas (Fig. 13). Se distribuye por las regiones semihúmedas del centro y S de España (Fig. 21).

GCnero *Hemidiaptomus* G.O. Sars, 1903

Subgénero *Gigantodiaptomus*

Hemidiaptomus (G.) maroccanus Kiefer, 1955 (Fig. 18)

Propia de aguas temporales turbias y poco mineralizadas, esta especie es muy rara en España y su presencia se limita a lagunillas del Sur (Huelva, Dofiana, Chdiz).

Hemidiaptomus (G.) roubaui Richard, 1888

Propia de aguas temporales, generalmente limpias y poco mineralizadas (Fig. 12). Es bastante frecuente en España, donde aparece en localidades de clima semihúmedo a semihúmedo, situadas en las mesetas castellanas (hasta 1.000 m) o a nivel del mar (Fig. 21).

Género *Eudiaptomus* Kiefer, 1932

Eudiaptomus vulgaris Schmeil, 1898

Hasta el momento, sólo se conoce en aguas permanentes del Pirineo, claras y muy poco mineralizadas de las regiones graníticas (Pirineo oriental) (Miracle, 1978).

Eudiaptomus padanus padanus (Burckhardt, 1900) (Fig. 19)

Vive en aguas permanentes, claras y ricas en carbonatos. En España es una especie rara, de la que sólo se posee una localidad, que corresponde a dos pequeños laguitos cársticos de tipo limnocrino (Estany de Bastus, Lleida) (Fig. 21).

Género *Arctodiaptomus* Kiefer, 1932

Subgénero *Arctodiaptomus* s.str. Kiefer, 1932

Arctodiaptomus (*A.*) *wierzejskii* Richard, 1888

Se trata de una especie capaz de colonizar un amplio rango de ambientes. Puede vivir en aguas permanentes (embalses) o temporales, aunque dentro de estas últimas, prefiere las que poseen un cierto grado de persistencia. Aunque aparece en las turbias, es más frecuente en las claras y con cierto desarrollo de la vegetación, especialmente de caraceas. También se comporta como eurihalina, tanto en cuanto a la concentración absoluta de sales (Fig. 12) como de las proporciones relativas de los diferentes aniones (Fig. 14). De carácter estepario, se distribuye por las zonas semiáridas de la península, en las que es muy frecuente (Fig. 22).

Subgénero *Rhabdodiaptomus* Kiefer, 1932

Arctodiaptomus (*Rh.*) *salinus* (Daday, 1885)

Se conocen dos formas en España. Una es planctónica y vive en aguas permanentes de gran volumen, lagos cársticos y embalses, mineralizadas pero no saladas; la otra, en aguas saladas atalaso-halinas, temporales, pero de período más o menos largo. Ambas difieren en su aspecto: la planctónica es más pequeña, descolorida y delicada que la de las lagunas, aunque en base a la taxonomía en curso, no se ha podido proceder a su separación en subespecies o variedades distintas. La de aguas saladas soporta concentraciones muy elevadas (Fig. 12), siempre debidas a sulfatos y a

cloruros (Fig. 14). Se trata de una especie muy abundante en las regiones semiáridas y endorreicas españolas (Fig. 22).

Género *Mixodiaptomus* Kiefer, 1932

Mixodiaptomus kupelwieseri Brehm, 1907

Aparece en aguas temporales, limpias y poco mineralizadas (Fig. 12), generalmente colonizadas por abundante vegetación acuática. Sus poblaciones se desarrollan en invierno y primavera. Es una especie rara, limitada a algunas localidades cercanas al litoral catalán (Fig. 22).

Mixodiaptomus incrassatus G.O.Sars, 1903

Vive en aguas temporales y, preferentemente, turbias. Soporta un rango de salinidad bastante amplio (Fig. 12) y prefiere aguas carbonatadas y cloruradas (Fig. 22). Se la encuentra formando parte de las etapas iniciales de la sucesión anual, y aunque su presencia puede mantenerse a lo largo de todo el ciclo húmedo, es frecuentemente sustituida por otras especies de diaptómidos.

Mixodiaptomus ortizi Alonso, 1984

Es propia de aguas temporales de poco volumen, claras o algo turbias, y poco mineralizadas (Fig. 12). Hasta el momento constituye un endemismo español. Es rara, y sólo se poseen de ella cuatro citas, tres en el centro de España y una en el sur.

Mixodiaptomus laciniatus laciniatus Lilljeborg, 1889

Vive en aguas permanentes de montaña. Coloniza tanto los grandes lagos como pequeños ibones, mostrando preferencia sobre los situados en terrenos calcareos. Su distribución en España corresponde a la típicamente borealpina, siguiendo las cordilleras más altas (Pirineos, Picos de Europa, Sierra Nevada) (Fig. 22).

Mixodiaptomus laciniatus atlantis Kiefer, 1955

Vive en aguas temporales, turbias y poco mineralizadas (Tabla 12). Se distribuye por las regiones españolas de clima semiárido y es muy rara: hasta el momento sólo se le conocen tres localidades en nuestro país, que sitúan a lo largo del oriente ibérico. (Fig. 22).

Género *Copidodiaptomus* Kiefer, 1968

Copidodiaptomus numidicus Gurney, 1909

Más frecuente en aguas permanentes o temporales de ciclo largo, aunque en algunas ocasiones, aparece también en aguas de poca duración. Cuando coloniza aguas de pequeño volumen lo hace en las más limpias y provistas de abundante vegetación acuática, sobre sustrato arenoso o suelos aluviales. Es propia de aguas relativamente poco mineralizadas (Fig. 12). Es bastante frecuente en todo el cuadrante suroccidental de la península, donde aparece en los embalses. En lagunas, su presencia se encuentra limitada al bajo Guadalquivir (Fig. 21).

Dussartius Kiefer, 1978

Dussartius baeticus (Dussart, 1967)

Aparece en aguas temporales de poco volumen, limpias, con abundante vegetación y poco mineralizadas (Fig. 12). Constituye un endemismo español y su Área de distribución se restringe a una pequeña franja cercana al litoral en la provincia de Huelva (Fig. 21).

Orden Cyclopoida

Suborden Gnathostoma

Familia Cyclopidae

Subfamilia Eucyclopinae

Género *Macrucyclops* Claus

Macrocyclops albidus Jurine, 1820

Coloniza el litoral de lagos y lagunas permanentes y, en ocasiones, aparece también en aguas temporales. Propia de aguas limpias con abundante vegetación y poco mineralizadas (Fig. 12), aunque a veces ricas en carbonatos. Es uno de los copépodos más frecuentes en lagos cársticos. Sus citas se reparten por la mitad N de la península (Fig. 23).

Macrocyclops fuscus Jurine, 1820

Tiene una ecología muy similar a *M. albidus* (Fig. 12) Siempre ha aparecido en aguas permanentes, algunas veces con tasa de renovación elevada (Curva, Ojos del Arquillo). Su área de distribución coincide con la de *M. albidus*, aunque es menos frecuente (Fig. 23).

Macrocyclops distinctus Richard

Aparece en aguas permanentes poco mineralizadas y claras. En España tiene una única localidad en uno de los Ullals d' Amposta (Fig. 23)

Género *Eucyclops* Claus

Eucyclops serrulatus Fischer, 1851

Vive en el litoral de grandes lagos, lagunas y en aguas temporales. Tolerancia un amplio rango de salinidad, pero siempre dentro de valores moderados (Fig. 12). Es más frecuente en las aguas claras provistas de vegetación abundante. En realidad, es una de las especies más eurioicas y euricoras que se conocen. Aparece en aguas de montaña, de llanura o a nivel del mar, indistintamente, y su distribución es regular en todo el país.

Eucyclops speratus Lilljeborg, 1901

Ha aparecido en el litoral de aguas permanentes, en solo dos localidades: el lago de Banyoles y el lago de Ercina (Fig. 23). Su ecología parece similar a la de *E. serrulatus* (Fig. 12).

Eucyclops lilljeborgi Sars

Aparece en aguas permanentes de montañas de altitud media, muy poco mineralizadas y limpias. Es una especie muy rara en España, de la que se conocen sólo dos localidades, una en Las Médulas (cerca de Ponferrada) y otra en Peñalara (Margalef, 1949).

Eucyclops macruroides Lilljeborg, 1901

Se ha encontrado en aguas permanentes, generalmente de gran volumen y transparentes, formando parte de la comunidad litoral. Prefiere las de mineralización moderada, aunque con gran contenido en carbonatos (Figura. 12). En España forma parte de la comunidad típica de lagos cársticos, y sus citas se reparten por la región centrooriental (Fig. 23).

Género *Tropocyclops* Kiefer, 1927

Tropocyclops prasinus Fischer, 1860

Se encuentra en aguas permanentes, limpias y de poco a moderadamente mineralizadas (Fig. 12), donde se comporta como especie oportunista, colonizando con rapidez ambientes explotados (balsas de riego, balsas de ríos o lagunas donde hay peces). Se considera cosmopolita. En España

ña, es más frecuente en las regiones de clima más húmedo, como Galicia, aunque no obstante, se distribuye por todo el país (Fig. 23).

Género *Paracyclops* Claus, 1893

Paracyclops fimbriatus Fischer

Propio del litoral de aguas permanentes y poco mineralizadas de las regiones húmedas de España (Fig. 23). Se trata de una especie rara, con las localidades repartidas por las regiones del N de la península.

Subfamilia *Cyclopinae*

Género *Cyclops* O.F. Müller

Vive en aguas permanentes y temporales. En las permanentes y de montaña aparecen formas del tipo *abyssorum* (Pirineo) y *taticus* (Picos de Europa); sin embargo, su caracterización es difícil. En las aguas temporales y turbias, de tipo estepario, aparecen formas relacionadas con *furcifer* e incluso también con *strenuus*. En aguas permanentes de llanura, limpias y ricas en vegetación, se han encontrado formas asimilables a la ssp. *lacustris*. En conjunto, prefiere salinidades de bajas a moderadas, aunque se dan casos de aguas bastante mineralizadas (Pitillas) (Fig. 12). Las citas son más abundantes en el norte de la península. En el sur, falta en las lagunas (Fig. 23).

Género *Megacyclops* Kiefer, 1927

Megacyclops viridis Jurine, 1820 (Fig. 20)

Aparece en aguas permanentes y temporales. En las permanentes vive en el litoral, formando poblaciones muy poco numerosas. Se trata de una especie eurihalina, que tolera desde aguas muy poco mineralizadas de ambientes montañosos, hasta aguas de contenido salino alto, en lagunas de cuencas endorreicas. No obstante, siempre que aparece en lagunas saladas (Pedro Muñoz, Dulce de la Zorrilla), lo hace en la época de mayor dilución (Fig. 12). Sus localidades se distribuyen por todo el país, aunque es más frecuente en regiones de clima continental (Fig. 23).

Megacyclops gigas Claus, 1857

Se ha encontrado en aguas temporales, claras o débilmente turbias, y algo mineralizadas (Fig.

12). Su distribución en España se centra en el cuadrante SE (Fig. 23).

Género *Acanthocyclops* Kiefer, 1927

Todas las especies españolas de este género viven en todo tipo de aguas, desde ambientes montañosos hasta aguas saladas (Fig. 12), temporales y permanentes. Se encuentra ampliamente distribuido por todo el país.

Género *Diacyclops* Kiefer, 1927

Diacyclops bicuspidatus Claus, 1857

Vive en aguas temporales, limpias o turbias. Eurihalina, aparece en aguas muy dulces y en las decididamente saladas (Fig. 12) formando parte de la comunidad típica de aguas atalasoalinas. Se distribuye por las regiones españolas de clima semiárido (Fig. 24). Su etapa de desarrollo es en invierno-primavera.

Diacyclops bisetosus Rehberg, 1880

Parece más propia de aguas dulces que *D. bicuspidatus* (Tabla 12). Sus citas se distribuyen por la mitad septentrional de la península (Fig. 24) y son más escasas que en el caso de la especie precedente.

Género *Thermocyclops* Kiefer, 1927

Thermocyclops dybowskii Lande, 1890

Se trata de una especie planctónica. Solo aparece en lagunas permanentes o que tienen una cierta persistencia. Tolerancia moderada (Fig. 12). A pesar de disfrutar de una amplia distribución por todo el país, ha aparecido en muy pocas lagunas situadas en la mitad oriental de la península (Fig. 24).

Género *Metacyclops* Kiefer, 1927

Metacyclops minutus Claus, 1863

Vive en lagunas temporales turbias, y más raramente, en aguas saladas (Fig. 12). Se trata de una especie típicamente esteparia, que se distribuye por las zonas semiáridas y endorreicas de España (Fig. 24).

Metacyclops planus Gurney, 1909

Se posee una única cita de esta especie en Andalucía (laguna del Charroao), que es nueva para España (Figs. 20 y 24).

Género *Microcyclops* Claus, 1893

Microcyclops varicans G.O. Sars, 1863

Se trata de una especie rara en España. Sólo ha aparecido en los "aiguamolls" del Tordera, de régimen temporal y con salinidad baja (Figs. 12 y 24).

Orden Harpacticoida

En este apartado se ha prestado una atención marginal a este grupo. En los comentarios aparecen las especies más frecuentes, *Cletocamptus retrogressus* y *Canthucamptus staphylinus* que, muy probablemente, no son las únicas.

C. retrogressus vive en aguas hipersalinas saladas. Vive cerca del fondo, donde puede llegar a formar poblaciones numerosas; en Gallocanta se llegaron a contabilizar 300 ind/L.

C. staphylinus aparece tanto en aguas temporales como permanentes, poco o moderadamente mineralizadas, limpias y con abundante vegetación. Se trata de una especie ampliamente distribuida.

Branquiopodos

Integran uno de los grupos de crustáceos de agua dulce más interesante desde el punto de vista faunístico, biogeográfico y ecológico. Hasta hace relativamente poco tiempo, la mayoría de las especies de este grupo eran consideradas cosmopolitas y eurioicas, dotadas de una gran variabilidad morfológica, lo que ha retardado notablemente su conocimiento.

Actualmente esta concepción va siendo desterrada y estudios taxonómicos detallados han puesto de manifiesto que cada especie anteriormente considerada como altamente variable, corresponde en realidad a un complejo de diversas especies morfológicamente muy próximas entre sí. Esto, lógicamente, ha llevado al replanteamiento de la idea del cosmopolitismo (Frey, 1982) y de la euricidad.

La sistemática de los branquiopodos requiere una puesta al día. En realidad, se ha avanzado muy poco desde los trabajos de Daday (1910, 1915), Sars (1895, 1903, 1916), Richard (1888, 1894, 1895, 1896) y Lilljeborg (1901) sobre la fauna de Europa central y puntos aislados del resto del mundo. Uno de los errores más frecuen-

tes en que han caído estudios posteriores ha sido el de asignar, por la coincidencia de algunos caracteres, el nombre de alguna de las especies centroeuropeas ya descritas, a formas de otros países. Así, por ejemplo, aparecen ilustraciones de Lilljeborg, en el catálogo de cladóceros argentinos (Olivier, 1962).

Las revisiones realizadas a lo largo de las dos últimas décadas han seguido diferentes líneas de trabajo, según los países. En los países del Este, Smirnov (1971) recoge la mayor parte de la información existente y establece una clasificación basada en trinomias, que es muy similar a la que aparece en Sramek-Husek (1962) para la fauna de Checoslovaquia y en Negrea (1983) para la de Rumania. Estas revisiones tienen un valor crítico limitado, pero suponen, no obstante, un intento de aproximación a la realidad de la diversificación de los cladóceros.

En Europa occidental, las últimas aportaciones a la clarificación de la sistemática de los branquiopodos han sido muy pobres. La monografía de Flossner (1972) es parca en ilustraciones, la mayor parte de las cuales recogen únicamente el aspecto del postabdomen, y no son ni muy buenas ni originales. Los trabajos de Margaritora (1969, 1970, 1971), Cotarelli & Mura (1983) y Thiéry (1978) constituyen, en cambio, una buena aportación al conocimiento de los branquiopodos de los países mediterráneos.

Los avances más significativos en el estudio de los branquiopodos, concretamente de los quidóridos, se deben a Frey (1965a, 1965b, 1975, 1978, 1980, 1982). Este autor, utilizando técnicas de taxonomía fina, demuestra la importancia de las diferentes partes del cuerpo del animal, que no habían sido consideradas con anterioridad en la separación de las especies.

El estudio de los branquiopodos de España comienza con Arévalo (1916) y se centra en la albufera de Valencia, pero las aportaciones más importantes se deben a Margalef (1948, 1951, 1953, 1955a, b, c, 1956) sobre material recogido en la mitad septentrional de la península, que recogen la mayor parte de las especies que se conocen actualmente en España. Armengol (1978) ofrece una lista procedente de los embal-

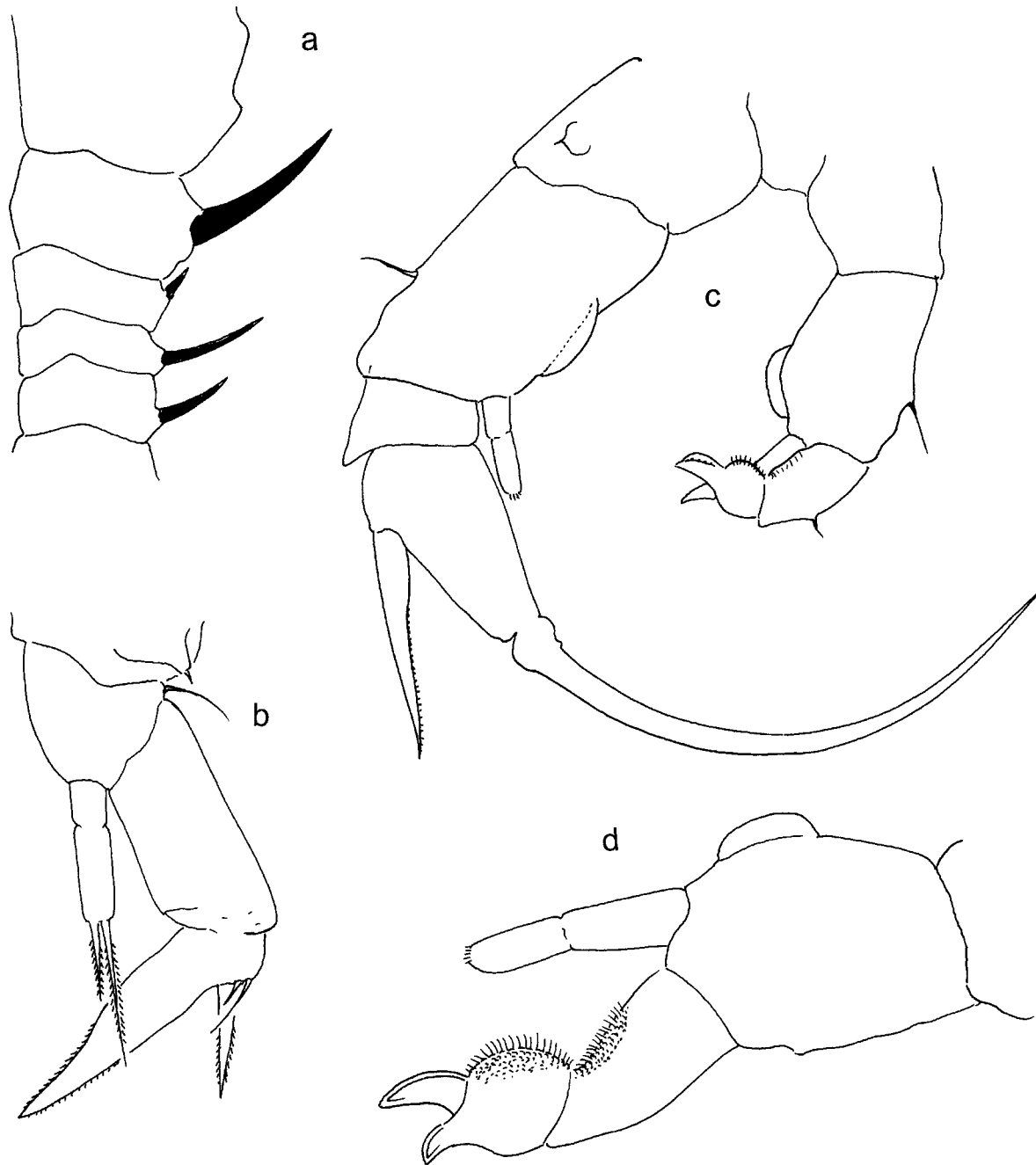


Figura 15. *Diaptomus castor* de Ordenes (mayo 80): a, antena del macho; b, la pata V de la hembra; c, pata V del macho; d, pata V izquierda del macho. *Diaptomus castor* from Ordenes (May, 1980): a, antenna of male; b, leg V of female; c, leg V of male; d, left leg V of male.

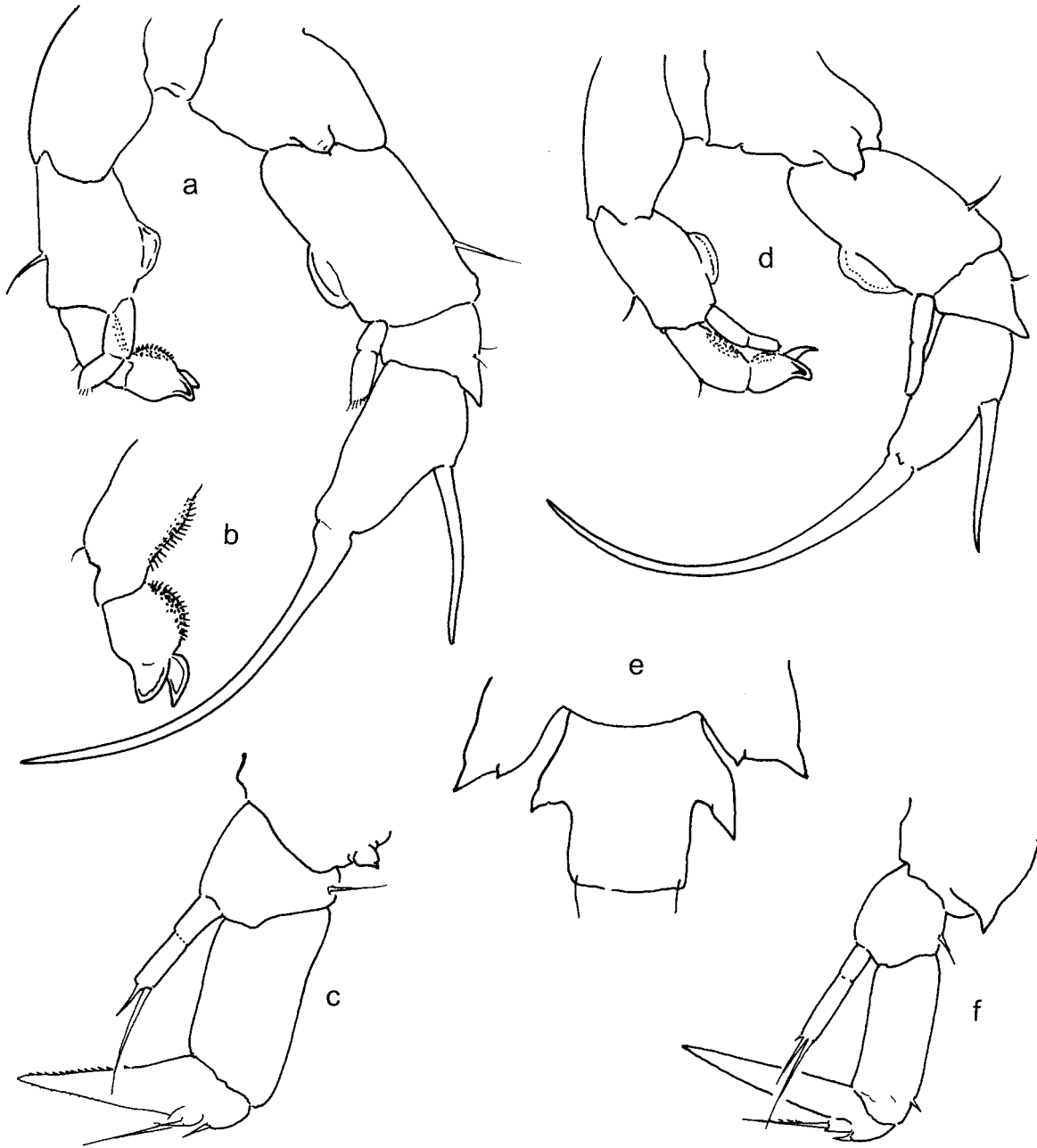


Figura 16. *Diaptomus castaneti major* de Gredos (julio 1982): a, pata V del macho; b, pata V izquierda del macho; c, pata V de la hembra. *Diaptomus castaneti castaneti* del lago de la Baña (julio 1979): d, pata V del macho; e, primer segmento abdominal de la hembra; f, pata V de la hembra. *Diaptomus castaneti major* from Gredos (July, 1982): a, leg V of male; b, left leg V of male; c, leg V of female. *Diaptomus castaneti castaneti* from the La Baña lake (July, 1979): d, leg V of a male; e, first abdominal segment of female; f, leg V of female.

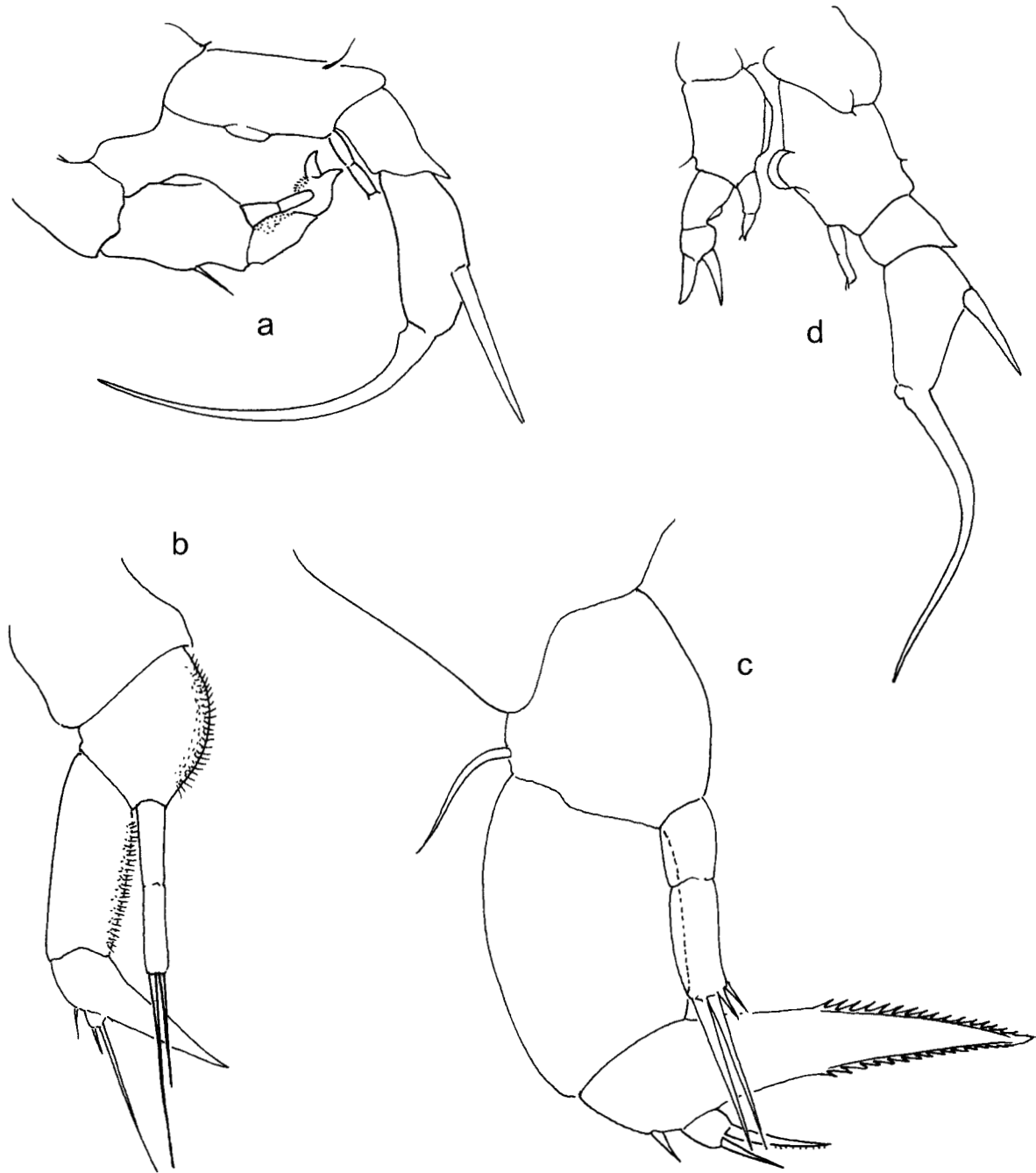


Figura 17. *Diaptomus kenitraensis* de Doñana (marzo 1978): a, pata V del macho; b, pata V de la hembra. *Hemidiaptomus roubui* de Doñana (marzo 1978): c, pata V de la hembra. *Diaptomus cynaeus* de Villafáfila (marzo 1978): d, pata V del macho. *Diaptomus kenitraensis* from Doñana (March, 1978): a, leg V of male; b, leg V of female. *Hemidiaptomus roubui* from Doñana (March, 1978): c, leg V of female. *Diaptomus cynaeus* from Villafáfila (March, 1978): d, leg V of male.

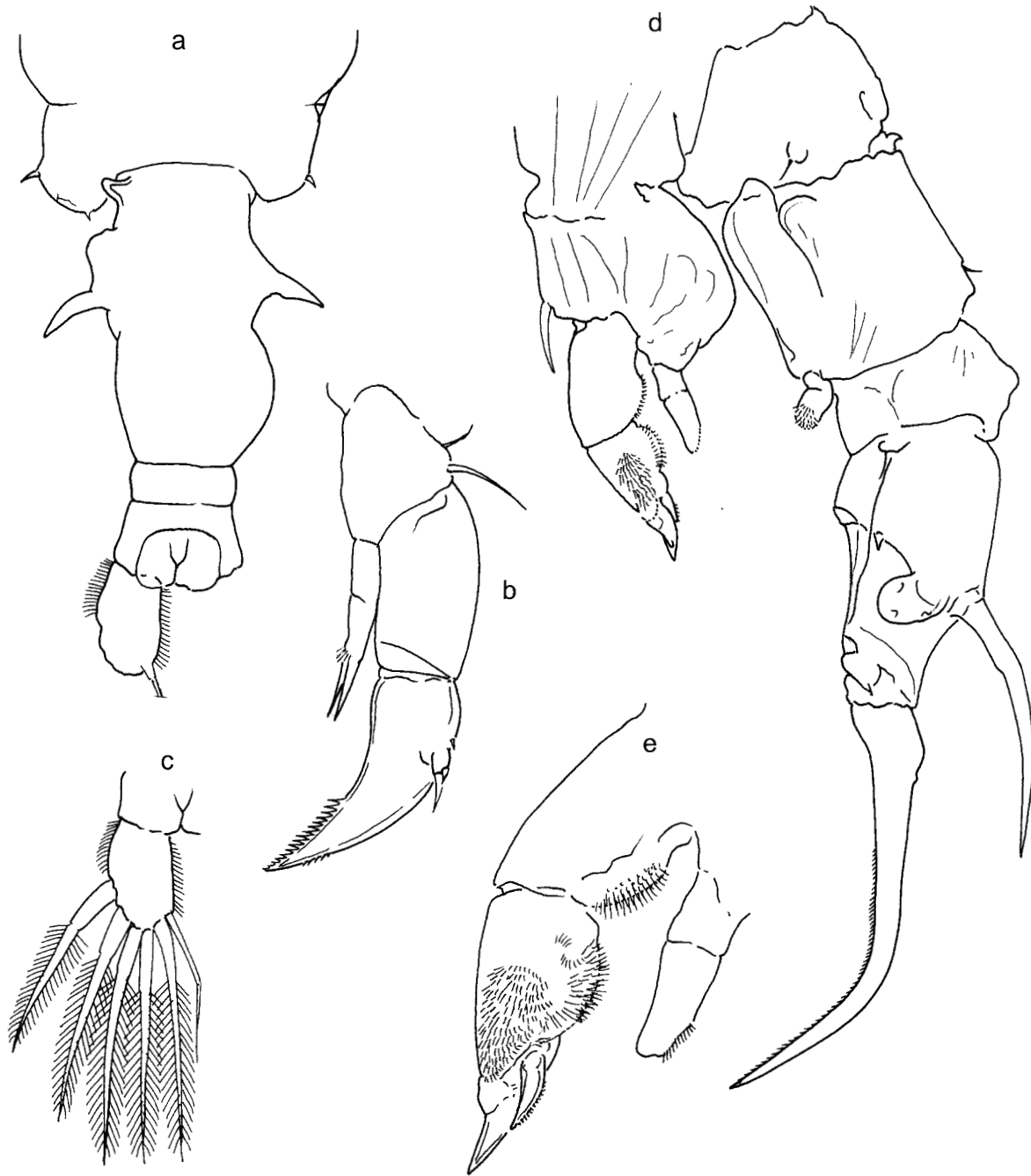


Figura 18. *Hemidiaptomus maroccanus* de Los Tollos (marzo 1978): a, abdomen de la hembra; b, pata V de la hembra; c, furca de la hembra; d, pata V del macho; e, pata V izquierda del macho. *Hemidiaptomus maroccanus* from **Los Tollos** (March, 1978): a, abdomen of female; b, leg V of female; c, furca of female; d, leg V of male; e, left leg V of male.

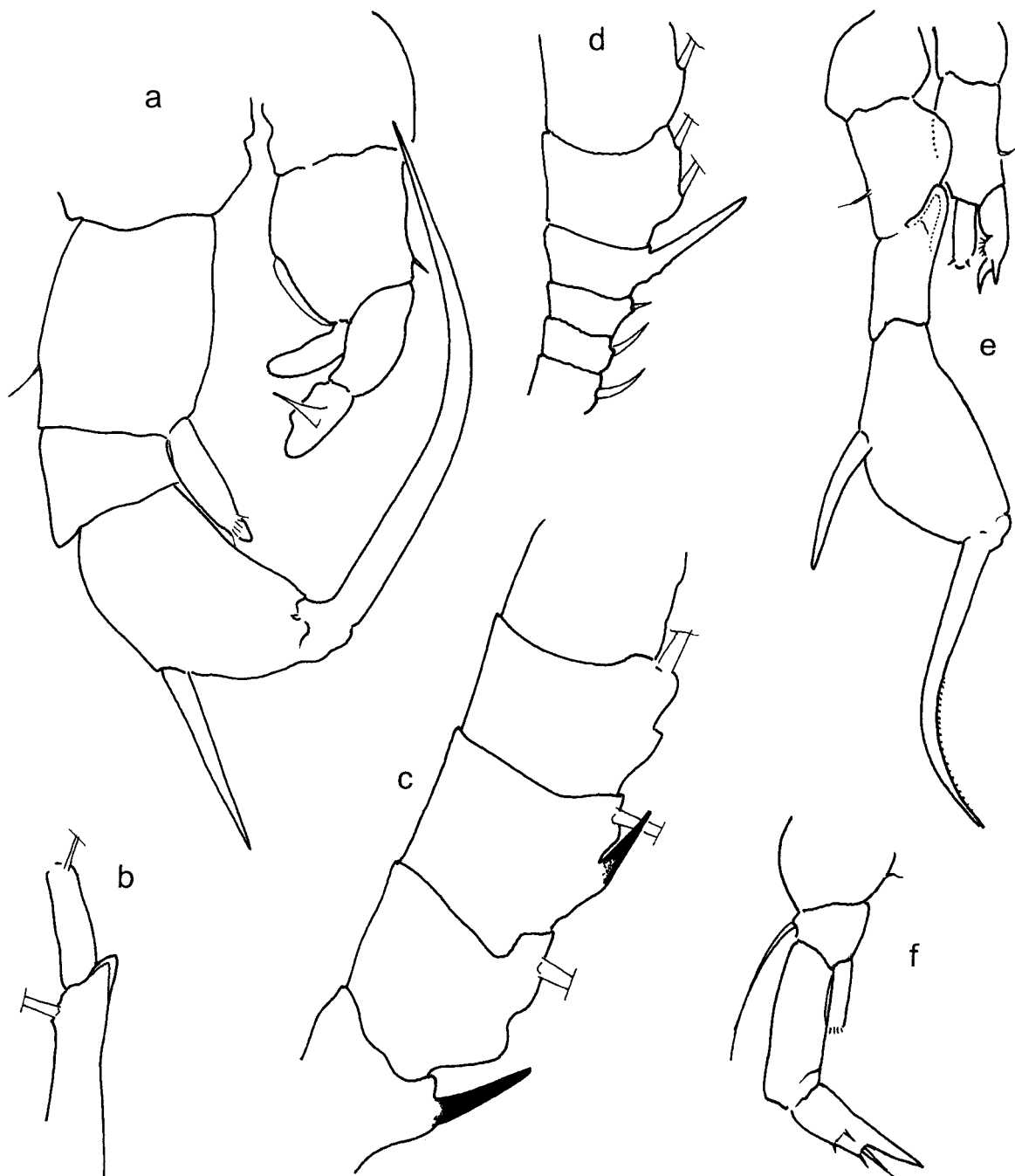


Figura 19. *Eudiptomus padanus* de Bastús (nov. 78): a, pata V del macho; b, extremo de la antena derecha del macho; c, antena derecha del macho. *Dussartius baeticus* de la charca del Rocio (abril 79): d, antena derecha del macho; e, pata V del macho; f, pata V de la hembra. *Eudiptomus padanus* from Bastús (November, 1978): a, leg V of male; b, end of the right antenna of male; c, right antenna of male. *Dussartius baeticus* from the Rocio lagoon (April, 1979): a, right antenna of male; e, leg V of male; f, leg V of female.

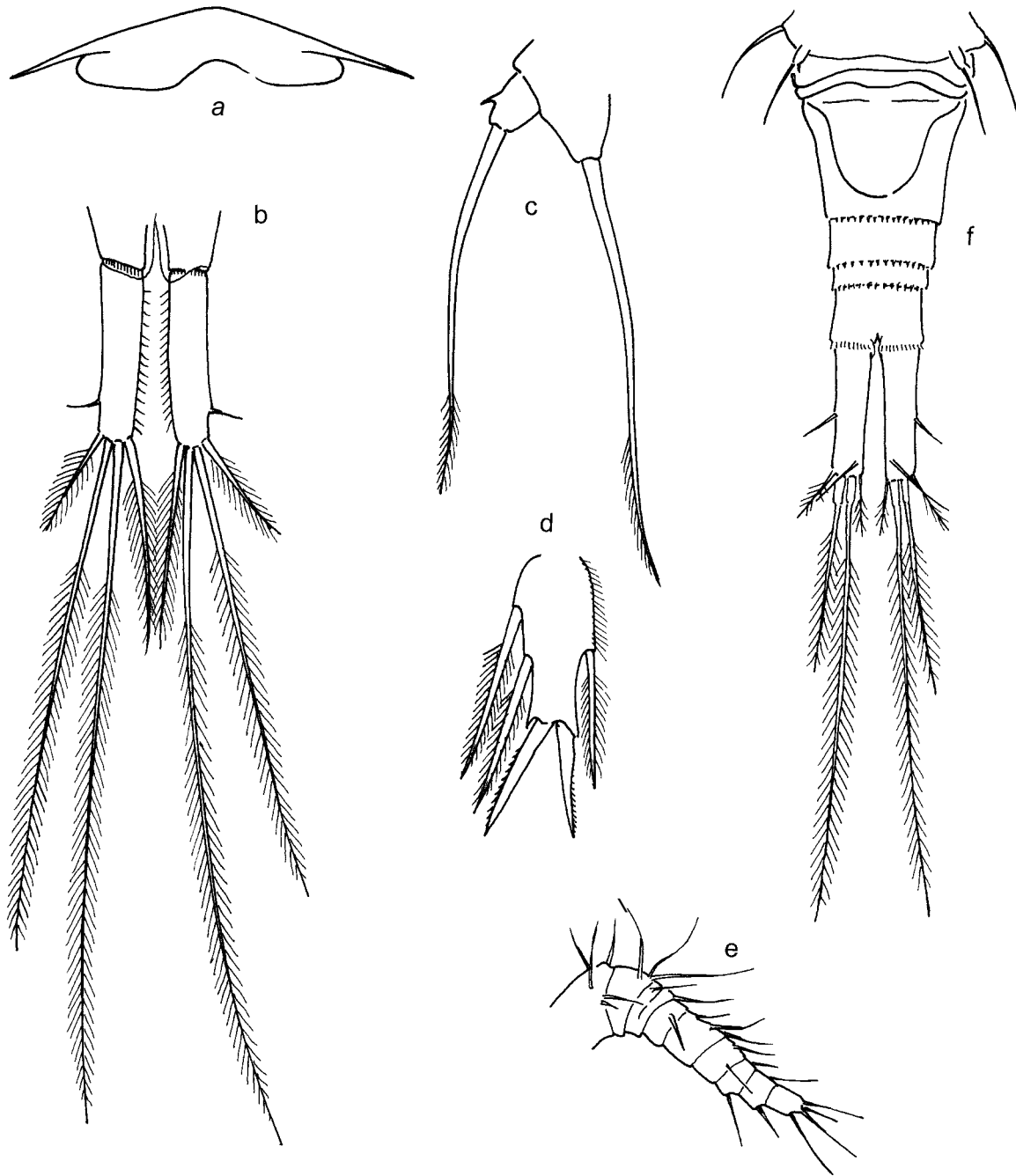


Figura 20. *Megacyclops viridis* de la laguna de Pedro Muñoz (abril 79): a, receptáculo seminal; b, furca; c, pata V; d, endopodito III de la pata IV. *Megacyclops planus* de la laguna de Charroao (abril 79): e, antena; f, segmentos abdominales y furca. *Megacyclops viridis* from the Pedro Muñoz lagoon (April, 1979): a, seminal **receptacle**; b, furca; c, leg V; d, endopodite III of the leg IV. *Megacyclops planus* from the lagoon of Charroao (April, 1979): e, antenna; f, abdominal segments and furca.

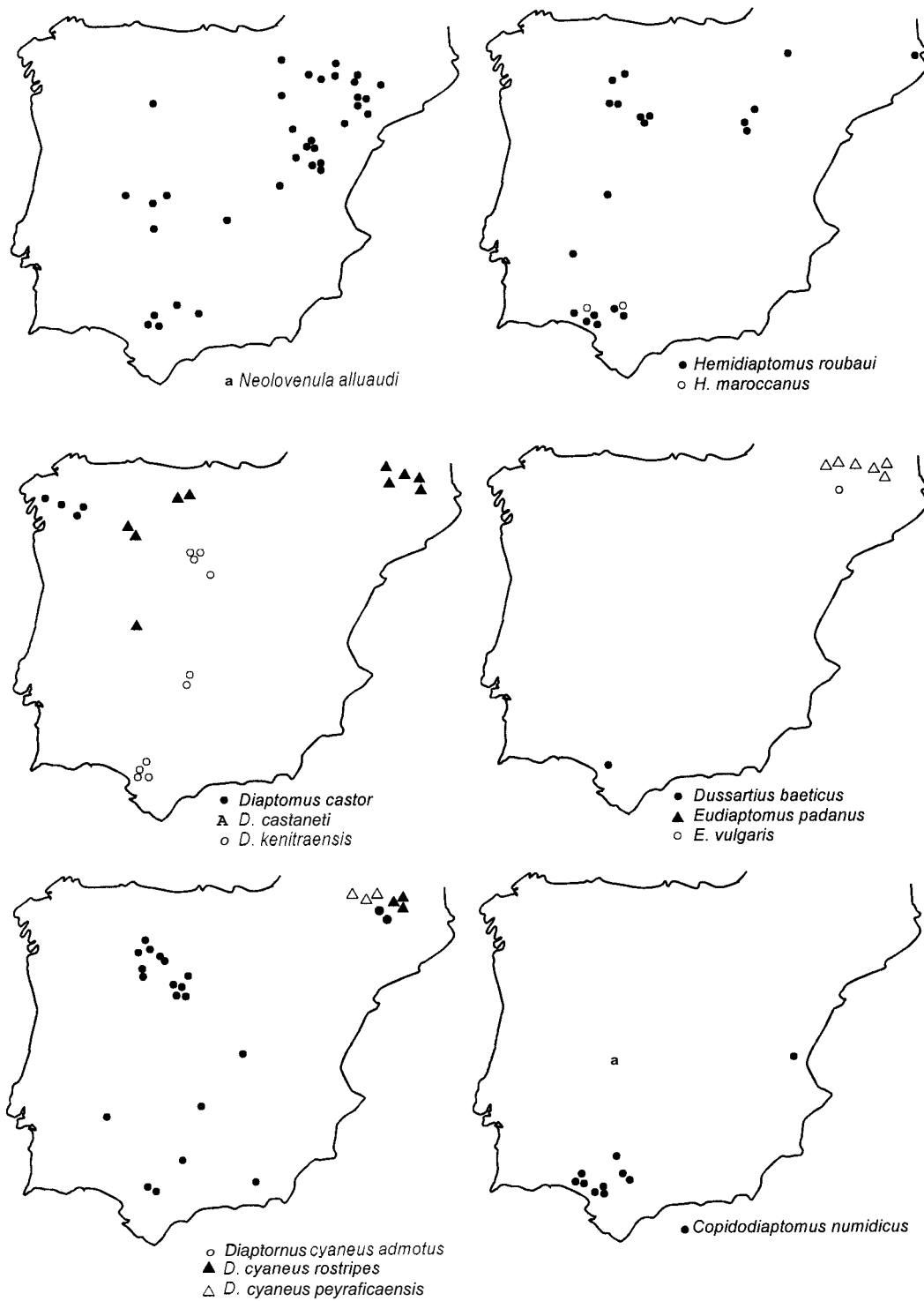


Figura 21. Distribución de algunas especies de diaptomidos en España (solo se indican las lagunas). *Distribution of some diaptomid species in Spain (only lagoons are indicated).*

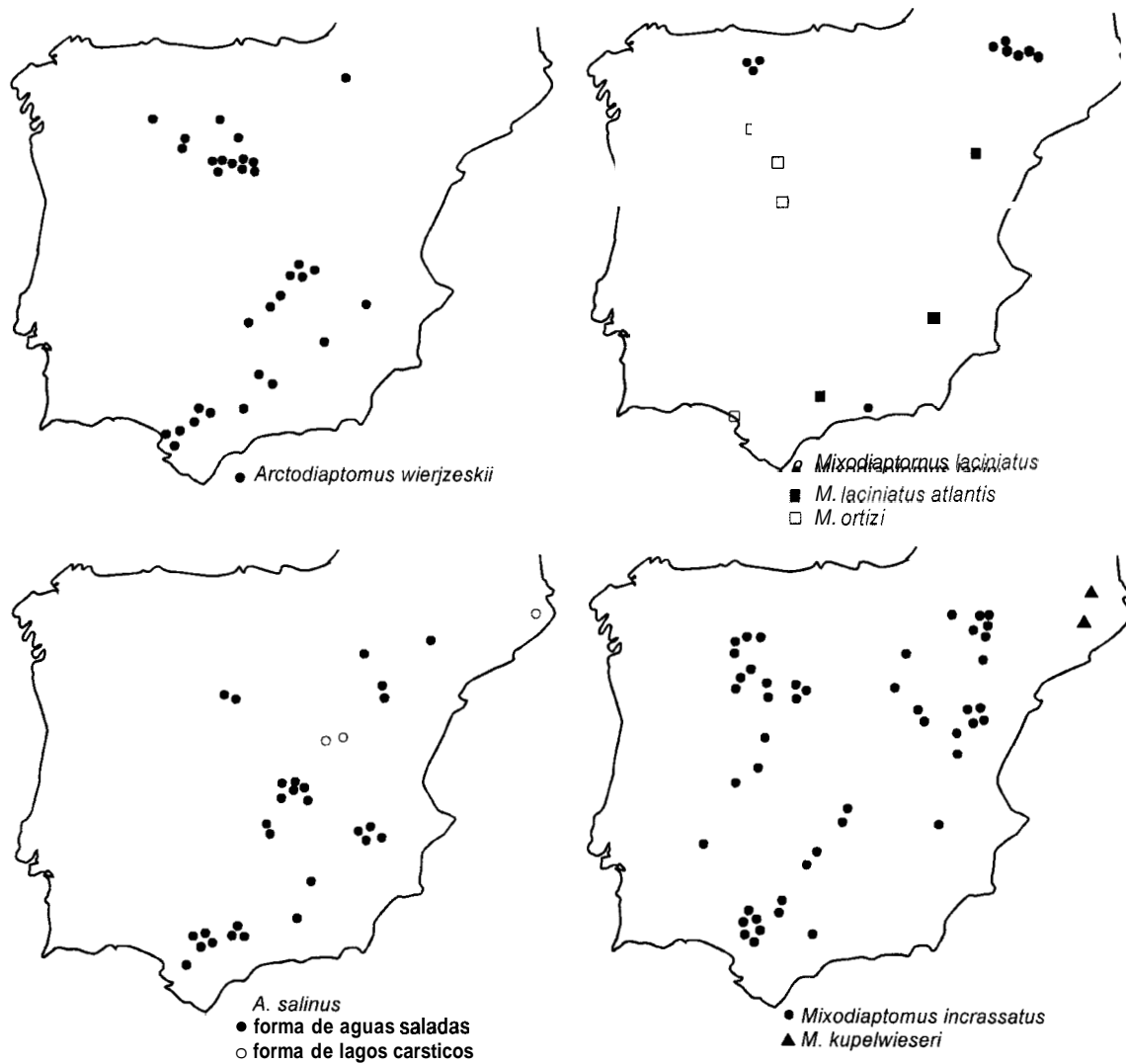


Figura 22. Distribución de algunas especies de diatómidos en España (solo lagunas). *Distribution of some diatomid species in Spain (only lagoons).*

ses españoles que constituye un catálogo muy completo de las especies planctónicas a nivel nacional, y Miracle (1978) estudia el plancton de los lagos del Pirineo.

Los resultados del presente trabajo cubren una parcela poco conocida y complementaria a los estudios de Margalef, que tiene en cuenta los cuerpos de agua de pequeño volumen. En realidad, estas aguas constituyen la residencia de

nuestra fauna autoctona, ya que España, anteriormente a la construcción de embalses, carecía de ambientes aptos para las especies planctónicas. La revisión de algunos grupos ha permitido ver lo retrasado que se encuentra el conocimiento de estos organismos en nuestro país, y en general, en los países mediterráneos: un género nuevo, nueve especies nuevas y 29 nuevos taxones para la península, ha sido el resultado de un estudio



Figura 23. Distribución de algunas especies de ciclopidos en España (sólo lagunas). *Distribution of some cyclopoid species in Spain (only lagoons)*

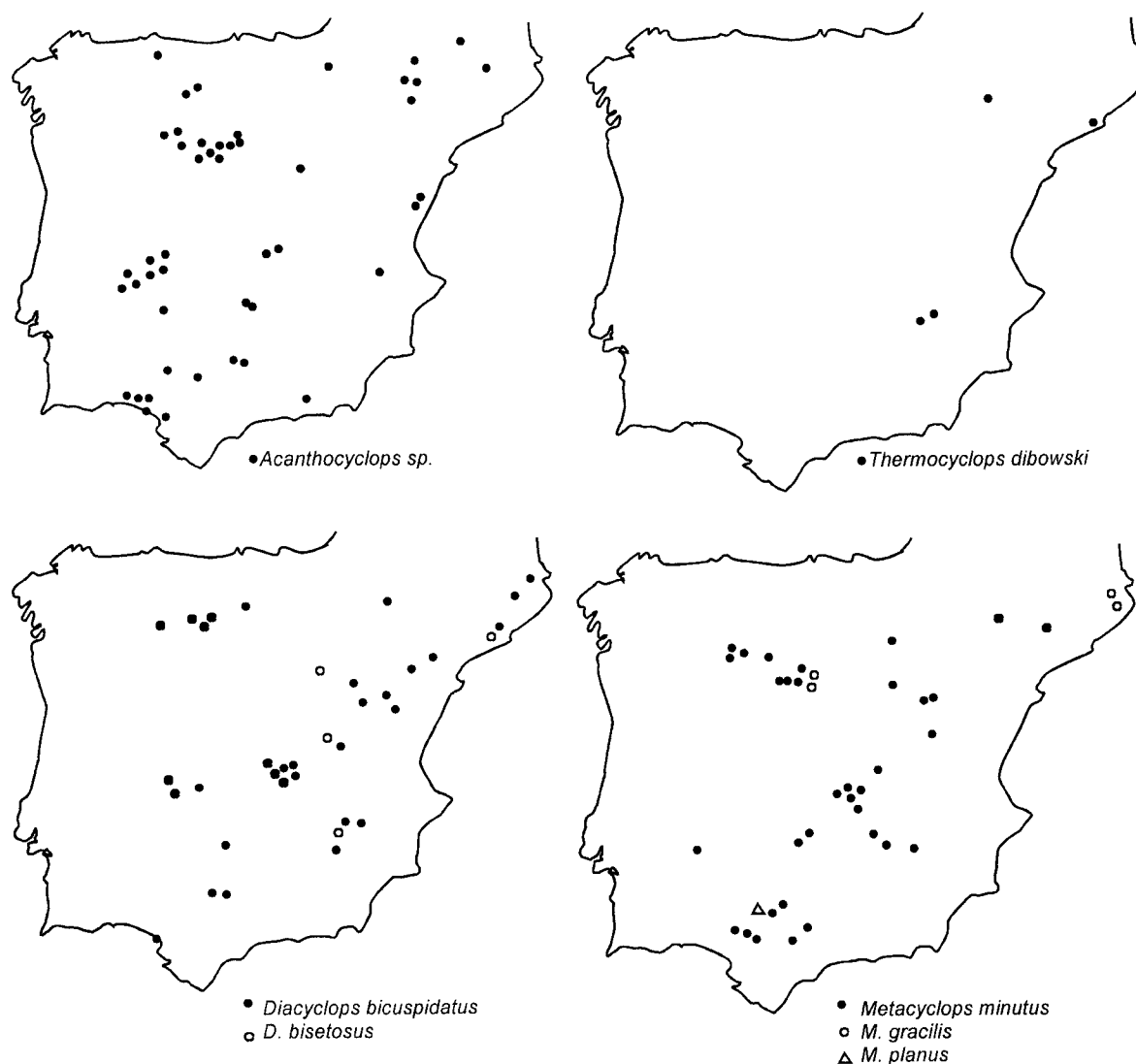


Figura 24. Distribución de algunas especies de ciclópidos en España (sólo lagunas). *Distribution of some cyclopoid species in Spain (only lagoons).*

que, desde luego, no pretende ser ni exhaustivo ni definitivo.

En total, se han identificado 98 especies, que a continuación se exponen según la ordenación sistemática propuesta por Fryer (1987). Esta ordenación descompone el orden "Cladocera" en Ctenopoda, Anomopoda, Onychopoda y Haplopoda, órdenes ya propuestos por Sars (1890). De esta forma los

cladóceros, como tales, desaparecen de la terminología, a pesar de ello, cuando en este trabajo se hace referencia de forma general a cualquiera de los cuatro órdenes citados, se sigue hablando de cladóceros "*sensu lato*". La información taxonómica y ecológica de todas las especies citadas en el inventario se recoge en Alonso (1996).

Orden Anostraca G.O. Sars, 1987

- Familia Artemiidae Grochowski, 1985
Género *Artemia* Leach, 1819
- Familia Branchinectidae Daday, 1910
Género *Branchinecta* Verrill, 1869
Branchinecta ferox (Milne-Edwards, 1840)
Branchinecta orientalis G.O. Sars, 1901
- Familia Branchipodidae Milne-Edwards, 1840
Género *Branchipus* Schaeffer, 1766
Branchipus cortesi Alonso & Jaume, 1991
Branchipus schaefferi Fischer de Waldheim, 1834
Género *Tanymastix* Simon, 1886
Tanymastix stagnalis (Linnaeus, 1758)
- Familia Chirocephalidae Daday, 1910
Subfamilia Chirocephalinae Daday, 1910
Género *Chirocephalus* Desmarest, 1823
Chirocephalus diaphanus Desmarest, 1823
Subfamilia Branchinectellinae Brtek, 1966
Género *Branchinectella* Daday, 1910
Branchinectella media (Schmankevitsch, 1873)
- Familia Linderiellidae Brtek, 1964
Género *Linderiella* Brtek, 1964
Linderiella sp
- Familia Streptocephalidae Daday, 1910
Género *Streptocephalus* Baird, 1852
Streptocephalus torvicornis (Waga, 1842)
- Familia Thamnocephalidae Packard, 1883
Género *Branchinella* Sayce, 1903
Branchinella spinosa (Milne-Edwards, 1840)
- Orden Spinicaudata Linder, 1945
- Familia Cyzicidae Stebbing, 1910
Género *Cyzicus* Audouin, 1837
Cyzicus grubei (Simon, 1886)
Cyzicus tetracerus (Krynicky, 1830)
- Familia Leptestheriidae Stebbing, 1902
Género *Maghrebestheria* Thiéry, 1988
Maghrebestheria maroccana Thiéry, 1988
- Orden Ctenopoda G.O.Sars, 1865
- Familia Sididae Baird, 1850
Género *Sida* Straus, 1820
Sida crystallina (Müller, 1776)
Género *Diaphanosoma* S. Fischer, 1850
Diaphanosoma brachyura (Liévin, 1848)
Diaphanosoma mongolianum Uéno, 1938
- Familia Holopediidae G.O.Sars, 1865
Género Holopedium Zaddach, 1855
Holopedium gibberum Zaddach, 1855
- Orden Anomopoda G.O. Sars, 1865
- Familia Daphniidae Straus, 1820
Género *Daphnia* Muller, 1785
Subgénero *Ctenodaphnia* Dybowski & Grochowski, 1895
Daphnia (C.) magna Straus, 1820
Daphnia (C.) similis Claus, 1876
Daphnia (C.) mediterranea Alonso, 1985
Daphnia (C.) atkinsoni Baird, 1859
Daphnia (C.) bolivari Richard, 1888
Daphnia (C.) hispanica Glagolev & Alonso, 1990
Subgénero *Daphnia* Muller,

- 1785
Daphnia (D.) rosea G.O. Sars, 1862
Daphnia (D.) pulicaria Forbes, 1893 Leydig 1860
Daphnia (D.) obtusa Kurz, 1875
Daphnia (D.) curvirostris Eylmann, 1887
Daphnia (D.) longispina (Miiller, 1776)
Género *Simocephalus* Schodler, 1858
Simocephalus vetulus (Miiller, 1776)
Simocephalus exspinosus (De Geer, 1778)
GCnero *Ceriodaphnia* Dana, 1853
Ceriodaphniu reticulata (Jurine, 1820)
Ceriodaphnia dubia Richard, 1894
Ceriodaphnia laticaudata P.E. Miiller, 1867
Ceriodaphnia quadrangula (Muller, 1785)
Ceriodaphnia pulchella G.O.Sars, 1862
GCnero *Megafenestra* Dumont & Pensaert, 1983
Megafenestra aurita (S. Fischer, 1849)
GCnero *Scapholeberis* Schodler, 1858
Scapholeberis mucronata (Muller, 1776)
Scapholeberis rammneri Dumont & Pensaert, 1983
- Familia Moinidae Goulden, 1968
GCnero *Moina* Baird, 1850
Moina brachiata (Jurine, 1820)
Moina micrura Kurz, 1875
Moina salina Daday, 1888
Moina macrocopus (Straus, 1819)
- Familia Macrotrichidae Norman & Brady, 1867
Subfamilia Ilyocryptinae Smirnov, 1976
GCnero *Zlyocryptus* G.O. Sars, 1862
Zlyocryptus silvaeducensis Romijin, 1919
- Zlyocryptus sordidus* (Liévin, 1848)
Ilyocryptus agilis
Subfamilia Macrotrichinae Norman & Brady, 1867
GCnero *Drepanothrix* G.O. Sars, 1862
Drepanothrix dentata (Eurén, 1861)
GCnero *Streblocerus* G.O. Sars, 1862
Streblocerus serricaudatus (S. Fischer, 1849)
GCnero *Macrothrix* Baird, 1843
Mucrothrix laticornis (Jurine, 1820)
Mucrothrix rosea (Jurine, 1820)
Macrothrix hirsuticornis Norman & Brady 1867
- Familia Bosminidae Baird, 1846
GCnero *Bosmina* Baird, 1846
Bosmina longirostris (Miiller, 1776)
- Familia Eurycercidae Kurz, 1875
Subfamilia Eurycercinae Kurz, 1875
GCnero *Eurycercus* Baird, 1843
Eurycercus lamellatus (Miiller, 1776)
- Subfamilia Chydorinae Dybowski & Grochowski, 1894
Género *Pleuroxus* Baird, 1843
Pleuroxus aduncus (Jurine, 1820)
Pleuroxus laevis G.O. Sars, 1862
Pleuroxus denticulatus Birge, 1879
Pleuroxus uncinatus Baird, 1850
Pleuroxus truncatus (Miiller, 1785)
Pleuroxus letourneuxi (Richard, 1888)
Género *Alonella* G.O. Sars, 1862
Alonella excisa (S. Fischer, 1854)
Alonella exigua (Lilljeborg, 1853)
Alonellu nana (Baird, 1843)
Genero *Ephemeroporus* Frey, 1982

- Ephemeroporus epiaphantoi* Alonso, 1987
Ephemeroporus margalefi Alonso, 1987
Ephemeroporus phintonicus (Margaritora, 1969)
 GCnero *Estatheroporus* Alonso, 1990
Estatheroporus gauthieri Alonso, 1990
 GCnero *Phrixura* P.E. Muller, 1867
Phrixura rostrata (Koch, 1844)
Phrixura leei (Chien, 1970)
 GCnero *Dunhevedia* King, 1853
Dunhevedia crassa King, 1853
 GCnero *Chydorus* Leach, 1816
Chydorus sphaericus (Muller, 1776)
Chydorus pizarri Alonso, 1988
 Subfamilia Aloninae Dybowski & Grochowski, 1894
 GCnero *Alona* Baird, 1843
Alona rectangula G.O. Sars, 1862
Alona verrucosa G.O. Sars, 1901
Alona iberica Alonso & Pretus, 1989
Alona costata G.O. Sars, 1862
Alona rustica Scott, 1895
Alona nuragica Margaritora, 1971
Alona guttata G.O.Sars, 1862
Alona azorica Frenzel & Alonso, 1988
Alona elegans Kurz, 1875
Alona salina Alonso, 1996
Alona orellanai Alonso, 1996
Alona phreatica Dumont, 1983
Alona intermedia G.O. Sars, 1862
Alona affinis (Leydig, 1860)
Alona quadrangularis (Muller, 1776)
 GCnero *Acroperus* Baird, 1843
Acroperus neglectus Lilljeborg, 1900
Acroperus harpae (Baird, 1836)
 GCnero *Camptocercus* Baird, 1843
Camptocercus rectirostris Schodler, 1862
 GCnero *Graptoleberis* G.O.Sars, 1862
Graptoleberis testudinaria (S. Fischer, 1848)
 GCnero *Leydigia* Kurz, 1875
Leydigia leydigii (Schodler, 1862)
Leydigia acanthocercoides (S. Fischer, 1854)
 GCnero *Tretocephala* Frey, 1965
Tretocephala ambigua (Lilljeborg, 1900)
 GCnero *Rhynchotalona* Norman, 1903
Rhynchotalona falcata (G.O. Sars, 1862)
 GCnero *Oxyurella* Dybowski & Grochowski, 1894
Oxyurella tenuicaudis (G.O. Sars, 1862)
 Género *Monospilus* G.O. Sars, 1862
Monospilus dispar G.O. Sars, 1862
 Orden Onychopoda G.O.Sars, 1865
 GCnero Polyphemus Muller, 1776
Polyphemus pediculus (Linnaeus, 1758)
 Orden Notostraca G.O. Sars, 1876
 Familia Triopidae Keilhack, 1909
 GCnero *Triops* Schrank, 1803
Triops cancriformis (Lamark, 1801)
 GCnero *Lepidurus* Leach, 1819
Lepidurus apus (Linnaeus, 1785)

COMUNIDADES

En este apartado se aborda la tipificación de las comunidades de filópodos y copépodos. El concepto de comunidad se ha tomado en el sentido de Whittaker (1972), es decir, considerando a Csta

formada por una serie de poblaciones que coexisten en un espacio delimitado arbitrariamente. Frecuentemente, el espacio se reduce al de la laguna o la charca (en cualquier caso, al recorrido por la malla de zooplancton), aunque en ocasiones se hace referencia a las comunidades en un sentido más amplio, geográfico o climático.

Para proceder a la tipificación se buscan regularidades en la aparición de especies o grupos de especies en los inventarios. Así se pretende llegar a establecer asociaciones en un sentido que Margalef (1983) define como abstracto, es decir, conjuntos de muestras que se consideran representativas de un tipo de comunidad que se repite y a los que se puede designar con un apelativo único.

El análisis de la información se basa generalmente en el estudio de la afinidad entre inventarios (matriz Q) o entre las especies (matriz R). Este último es adoptado por Margalef (1958) para caracterizar comunidades en 641 inventarios de crustáceos procedentes de distintos puntos de la península.

Los resultados que se desprenden de la matriz Q se apartan frecuentemente de los esperados en base a la valoración subjetiva de la comunidad por la presencia de especies raras o por problemas derivados de la sucesión anual. Los factores históricos en la distribución de algunas especies también tienden a dificultar los intentos de sistematización de las comunidades; sin embargo, en muchas ocasiones se dan casos de vicarianza, que permiten tipificar a las asociaciones por sus formas biológicas (establecer formaciones o isocias). Ejemplos de éstas podrían ser las comunidades definidas por Miracle (1978) en Los Pirineos, en base a diferentes combinaciones entre branquiópodos, diatómidos y ciclópodos.

Caracterización de las comunidades en base a afinidad entre inventarios

El estudio de la similaridad entre inventarios permite distinguir grupos con composiciones faunísticas afines, en los que las especies más frecuentes pueden considerarse a menudo como características de taxocenosis determinadas.

Para la formación de grupos se ha seguido el método jerárquico propuesto por Ward (en Wishart,

1978). En esencia, el criterio consiste en formar los grupos o agregados ("clusters") de modo que la suma de los cuadrados de las distancias de cada unidad al centro de gravedad de su grupo sea mínima. Básicamente, en cada etapa se unen aquellos "clusters" cuya fusión provoca el menor incremento de la suma de los cuadrados de los errores.

Para entenderlo mejor, supongamos que hemos alcanzado una configuración con n "clusters". La suma de cuadrados de la distancia de cada especie (perteneciente al "cluster" p) a su centroide es

$$E_p = \frac{1}{M} \sum_{i \in p} \sum_j [X_{ij} - U_{jp}]^2$$

donde X_{ij} es la observación de la especie j en la laguna i ($i \in p$); U_{jp} es la media de la especie j en las lagunas del "cluster" p y la suma total de los cuadrados será la suma de los errores de cada "cluster", o sea:

$$E = \sum_{p=1} E_p$$

Al fundir los "clusters" p y q , el incremento de error que se produce es el siguiente:

$$\Delta E_{p,q} = E_{pq} - [E_p + E_q] = -\frac{n_p n_q}{n_p + n_q} |^* |$$

donde n_p y n_q son, respectivamente, el número de casos pertenecientes a los "clusters" p y q , y d_{pq}^2 es el cuadrado de la distancia euclídea entre ambos "clusters", que se expresa como

$$d^2 = \frac{1}{M} \sum_j (U_{jp} - U_{jq})^2$$

donde U_{jp} es el centro de gravedad del "cluster" p que se expresa como:

$$U_{jp} = \frac{1}{n_p} \sum_{i \in p} X_{ij}$$

Cuando sólo se dispone de datos binarios, como en el caso que nos ocupa, la expresión (*) se simplifica notablemente, quedando reducida a:

$$\Delta E_{p,q} = \frac{B + C}{2M}$$

donde B es el número de especies que están presentes sólo en el primer inventario, C es el número de especies presentes sólo en el segundo inventario y M es el número total de especies.

El interés del criterio utilizado, que se conoce también como “suma de cuadrados dentro de los clusters” o “suma de cuadrados euclídea”, estriba en que se puede interpretar como una medida de la dispersión o de la varianza (de ahí el nombre “error”) de cada “cluster”.

Por 10 tanto, la minimización de E tiende a formar configuraciones más o menos esféricas de puntos alrededor de sus centroides, 10 que resulta especialmente útil cuando se quieren deducir a uno pocos grupos un número elevado de casos. Sin embargo, el criterio de minimización del error no siempre puede resolver el conjunto en una serie de clusters disjuntos, debido a la covarianza interna de los clusters que se van formando, lo que, en la práctica, supone diferentes grados de solapamiento de las unidades que se forman.

La acotación final de los grupos (a veces, grupos de grupos) se ha hecho en base a la experiencia personal y al conocimiento particular de la procedencia de cada uno de los 400 inventarios analizados. Se han obtenido 22 grupos (en la tabla 12 se detallan las localidades pertenecientes a cada grupo). Para cada uno de ellos, se han calculado las frecuencias con que aparecen las diferentes especies para destacar las más indicadoras y características (presentes en más del 1% de los casos) de cada taxocenosis.

Grupo 1:

Comunidad de *Tropocyclops prasinus* y *Daphnia longispina*; *Chydorus sphaericus* sólo en el litoral. Número de inventarios: 12.

Frecuencias, %	Especies
23.29	<i>T. prasinus</i>
20.00	<i>D. longispina</i>
11.43	<i>C. sphaericus</i>
5.71	<i>C. pulchella</i>
5.71	<i>D. castaneti</i>
5.71	<i>M. albidus</i>
2.86	<i>D. magna</i>
2.86	<i>C. duhia</i>
2.86	<i>B. longirostris</i>
2.86	<i>A. excisa</i>
2.86	<i>A. affinis</i>
2.86	<i>T. stagnalis</i>

Grupo 2:

Comunidad de *Chydorus sphaericus* y *Eucyclops serrulatus* en el litoral, y *Daphnia* en el plancton. Número de inventarios: 52.

Frecuencias, %	Especies
13.85	<i>C. sphaericus</i>
8.03	<i>E. serrulatus</i>
7.48	<i>D. longispina</i>
6.37	<i>S. vetulus</i>
5.82	<i>Cyclops</i>
5.82	<i>M. viridis</i>
5.54	<i>C. staphylinus</i>
5.26	<i>A. affinis</i>
3.60	<i>A. rectangula</i>
2.77	<i>E. lamellatus</i>
2.49	<i>A. excisa</i>
2.49	<i>M. albidus</i>
1.94	<i>A. guttata</i>
1.66	<i>C. quadrangula</i>
1.66	<i>N. alluaudi</i>
1.39	<i>C. reticulata</i>
1.39	<i>Acanthocyclops sp.pl.</i>
1.11	<i>D. pulicaria</i>
1.11	<i>M. lacinatus</i>

Grupo 3:

Comunidad de *Acanthocyclops* y *Daphnia longispina* en el plancton, y *Chydorus sphaericus* en el litoral. Nº de inventarios: 14.

Frecuencias, %	Especies
20.59	<i>C. sphaericus</i>
20.59	<i>Acanthocyclops sp.pl.</i>
8.82	<i>D. longispina</i>
8.82	<i>C. quadrangula</i>
5.88	<i>B. longirostris</i>
4.41	<i>M. micrura</i>
2.94	<i>P. aduncus</i>
2.94	<i>A. azorica</i>
2.94	<i>C. numidicus</i>

Grupo 4:

Comunidad litoral de *Alona* y *Acroperus angustatus*, con *Daphnia longispina* en el plancton. Nº de inventarios: 9.

Frecuencias, %	Especies
14.29	<i>A. affinis</i>
7.94	<i>A. neglectus</i>
6.35	<i>D. longispina</i>
6.35	<i>M. albidus</i>
6.35	<i>M. fuscus</i>
6.35	<i>T. prasinus</i>
6.35	<i>E. macruroides</i>
4.76	<i>A. excisa</i>
4.76	<i>E. serrulatus</i>
4.76	<i>C. staphylinus</i>
3.17	<i>D. pulicaria</i>
3.17	<i>S. vetulus</i>
3.17	<i>S. mucronata</i>
3.17	<i>A. guttata</i>
3.17	<i>G. testudinaria</i>
3.17	<i>E. vulgaris</i>

Grupo 5:

Comunidad de *Tropocyclops prasinus* en aguas libres y *Chydorus sphaericus* en el litoral. Nº de inventarios: 16

Frecuencias, %	Especies
18.60	<i>T. prasinus</i>
17.44	<i>C. sphaericus</i>
6.98	<i>Cyclops</i>
5.81	<i>C. reticulatu</i>
4.65	<i>B. longirostris</i>
4.65	<i>E. serrulatus</i>
3.49	<i>D. castor</i>
2.33	<i>D. brachyura</i>
2.33	<i>D. magna</i>
2.33	<i>D. longispina</i>
2.33	<i>S. exspinosus</i>
2.33	<i>P. aduncus</i>
2.33	<i>A. rectangula</i>
2.33	<i>A. guttata</i>
2.33	<i>G. testudinaria</i>
2.33	<i>M. albidus</i>

Grupo 6:

Comunidades poco definidas, con ciclópodos de tamaño mediano (*Acanthocyclops*, *Eucyclops serrulatus*, *Diacyclops bicuspidatus*). Número de inventarios: 42.

Frecuencias, %	Especies
12.7	<i>D. magna</i>
12.5	<i>Acanthocyclops sp.pl.</i>
8.2	<i>E. serrulatus</i>
8.0	<i>D. bicuspidatus</i>
7.0	<i>S. vetulus</i>
5.2	<i>C. reticulata</i>
4.5	<i>C. quadrangula</i>
4.0	<i>T. prasinus</i>
4.0	<i>M. albidus</i>
3.0	<i>C. sphaericus</i>
2.2	<i>B. longirostris</i>
2.2	<i>D. atkinsoni</i>
1.6	<i>M. brachiata</i>

Grupo 7:
Comunidad de *Megacyclops viridis*, *Ceriodaphnia reticulata* y *Simocephalus vetulus*. Nº de inventarios: 39.

Frecuencias, %	Especies
9.67	<i>M. viridis</i>
8.33	<i>C. reticulata</i>
7.33	<i>S. vetulus</i>
7.33	<i>C. sphaericus</i>
6.00	<i>E. serrulatus</i>
5.67	<i>D. longispina</i>
4.00	<i>T. prasinus</i>
3.67	<i>A. rectangula</i>
3.67	<i>C. numidicus</i>
2.33	<i>D. brachyura</i>
2.00	<i>C. quadrangula</i>
2.00	<i>A. excisa</i>
2.00	<i>E. margalefi</i>
2.00	<i>T. ambigua</i>
1.67	<i>S. rammneri</i>
1.67	<i>M. rosea</i>
1.67	<i>E. lamellatus</i>
1.67	<i>P. aduncus</i>
1.67	<i>A. guttata</i>
1.67	<i>B. affinis</i>
1.33	<i>C. dubia</i>
1.33	<i>D. crassa</i>
1.33	<i>A. azorica</i>
1.33	<i>D. baeticus</i>
1.3	<i>M. gracilis</i>
1.00	<i>D. curvirostris</i>
1.00	<i>Simocephalus expinosus</i>
1.00	<i>M. kupelwieseri</i>

Grupo 8:
Comunidad de *Simocephalus vetulus* y *Canthocamptus staphylinus*. Nº de inventarios: 13.

Frecuencia, %	Especies
16.88	<i>S. vetulus</i>
11.69	<i>C. staphylinus</i>
9.09	<i>C. sphaericus</i>
7.79	<i>Acanthocyclops sp. pl.</i>
6.49	<i>D. bicuspidatus</i>
3.90	<i>C. reticulata</i>
3.90	<i>A. wierzejskii</i>
3.90	<i>Cyclops</i>
3.90	<i>T. prasinus</i>
2.60	<i>D. longispina</i>
2.60	<i>C. laticaudata</i>
2.60	<i>S. rammneri</i>
2.60	<i>A. excisa</i>
2.60	<i>A. affinis</i>
2.60	<i>L. leydigii</i>

Grupo 9:
Comunidad de *Hemidiaptomus roubaui*, *Diaptomus cynaeus* y *Chirocephalus diaphanus*. Nº de inventarios: 11.

Frecuencia, %	Especies
14.29	<i>H. rouhaui</i>
12.70	<i>C. diaphanus</i>
11.11	<i>D. cynaeus</i>
11.11	<i>L. apus</i>
9.52	<i>M. incrassatus</i>
6.35	<i>C. staphylinus</i>
4.76	<i>S. vetulus</i>
4.76	<i>C. sphaericus</i>
4.76	<i>Cyclops</i>
4.76	<i>D. bicuspidatus</i>
3.17	<i>D. atkinsoni</i>
1.59	<i>C. quadrangula</i>
1.59	<i>P. aduncus</i>
1.59	<i>T. ambigua</i>
1.59	<i>D. kenitraensis</i>
1.59	<i>M. kupelwieseri</i>
1.59	<i>M. viridis</i>
1.59	<i>Acanthocyclops sp.pl.</i>
1.59	<i>E. serrulatus</i>

Grupo 10:Comunidad de *Neolovenula alluaudi* y *Daphnia obtusa*. N° de inventarios: 16.

Frecuencia, %	Especies
28.07	<i>N. alluaudi</i>
14.04	<i>D. obtusa</i>
8.77	<i>T. prasinus</i>
7.02	<i>Cyclops</i>
5.26	<i>M. incrassatus</i>
5.26	<i>Acanthocyclops sp.pl.</i>
5.26	<i>E. serrulatus</i>
3.51	<i>D. atkinsoni</i>
3.51	<i>C. quadrangula</i>
3.51	<i>M. brachiata</i>
3.51	<i>M. albidus</i>

Grupo 11:Comunidad de *Mixodiaptomus incrassatus* y *Ceriodaphnia quadrangula*. N° de inventarios: 12

Frecuencia. %	Especies
17.91	<i>M. incrassatus</i>
16.42	<i>C. quadrangula</i>
10.45	<i>D. similis</i>
10.45	<i>M. alluaudi</i>
7.46	<i>S. torvicornis</i>
5.97	<i>D. atkinsoni</i>
5.97	<i>M. hirsuticornis</i>
4.48	<i>D. crassa</i>
4.48	<i>M. minutus</i>
2.99	<i>M. brachiata</i>
2.99	<i>P. letourneuxi</i>
1.49	<i>C. dubia</i>
1.49	<i>A. elegans</i>
1.49	<i>A. azorica</i>
1.49	<i>M. viridis</i>
1.49	<i>Acanthocyclops</i>
1.49	<i>D. bicuspidatus</i>
1.49	<i>M. planus</i>

Grupo 12:Comunidad de *Diacyclops bicuspidatus* (poco definida). N° de inventarios: 5.

Frecuencia, %	Especies
19.23	<i>D. bicuspidatus</i>
19.23	<i>C. staphylinus</i>
15.38	<i>Cyclops</i>
11.54	<i>M. incrassatus</i>
7.69	<i>Ch. diaphanus</i>
3.85	<i>D. atkinsoni</i>
3.85	<i>D. obtusa</i>
3.85	<i>M. hirsuticornis</i>
3.85	<i>C. sphaericus</i>
3.85	<i>A. elegans</i>
3.85	<i>N. alluaudi</i>
3.85	<i>M. ortizi</i>

Grupo 13:Comunidad poco definida, con *Alona rectangula*. N° de inventarios: 12.

Frecuencia, %	Especies
22.00	<i>A. rectangula</i>
8.00	<i>C. quadrangula</i>
8.00	<i>M. hirsuticornis</i>
6.00	<i>C. numidicus</i>
4.00	<i>C. laticaudata</i>
4.00	<i>M. brachiata</i>
4.00	<i>C. sphaericus</i>
4.00	<i>N. alluaudi</i>
4.00	<i>D. castaneti</i>
4.00	<i>M. incrassatus</i>
4.00	<i>Acanthocyclops sp.pl</i>
4.00	<i>M. minutus</i>

Grupo 14:
Comunidad de *Moina brachiata*, *Mixodiaptomus incrassatus* y *Metacyclops minutus*. N° de inventarios: 8.

Grupo 15:
Comunidad de *Metacyclops minutus*, *Mixodiaptomus incrassatus* y *Branchipus schaefferi*. N° de inventarios: 10.

Frecuencias, %	Especies	Frecuencias, %	Especies
8.25	<i>C. quadrangula</i>	16.87	<i>M. minutus</i>
8.25	<i>M. bruchiata</i>	15.00	<i>M. incrassatus</i>
8.25	<i>M. incrassatus</i>	13.33	<i>B. schaefferi</i>
7.22	<i>M. minutus</i>	8.33	<i>D. atkinsoni</i>
7.22	<i>7: cancriformis mauritanicus</i>	6.67	<i>M. brachiata</i>
5.15	<i>S. torvicornis</i>	5.00	<i>Ch. diaphanus</i>
4.12	<i>D. crassa</i>	3.33	<i>D. magna</i>
4.12	<i>A. azorica</i>	3.33	<i>D. obtusa</i>
4.12	<i>N. alluaudi</i>	3.33	<i>Cyclops</i>
4.12	<i>D. cynaeus</i>	3.33	<i>E. serrulatus</i>
4.12	<i>Ch. diaphanus</i>	1.67	<i>D. pulex</i>
3.09	<i>D. bolivari</i>	1.67	<i>C. dubia</i>
3.09	<i>Daphnia hispanica.</i>	1.67	<i>M. hirsuticornis</i>
3.09	<i>H. roubau</i>	1.67	<i>A. elegans</i>
2.06	<i>P. letourneuxi</i>	1.67	<i>H. roubau</i>
2.06	<i>A. rectangula</i>	1.67	<i>A. wierzeskii</i>
2.06	<i>C. grubei</i>	1.67	<i>M. viridis</i>
1.03	<i>D. major</i>	1.67	<i>D. bicuspidatus</i>
1.03	<i>D. similis</i>	1.67	<i>D. bisetosus</i>
1.03	<i>S. exspinosus</i>	1.67	<i>C. tetracerus</i>
1.03	<i>S. rammneri</i>	1.67	<i>7: cancriformis</i>
1.03	<i>M. laticornis</i>	1.67	<i>L. apus</i>
1.03	<i>M. hirsuticornis</i>	1.67	<i>S. torvicornis</i>
1.03	<i>M. rosea</i>		
1.03	<i>E. phintonicus</i>		
1.03	<i>C. sphaericus</i>		
1.03	<i>A. nuragica</i>		
1.03	<i>A. guttata</i>		
1.03	<i>L. acanthocercoides</i>		
1.03	<i>H. maroccanus</i>		
1.03	<i>A. wierzejskii</i>		
1.03	<i>M. lacinatus atlantis</i>		
1.03	<i>M. viridis</i>		
1.03	<i>B. schaefferi</i>		
1.03	<i>Linderiella sp.</i>		

Grupo 16:

Comunidad de *Daphnia atkinsoni*. N° de inventarios: 9.

Frecuencias, %	Especies
10.47	<i>D. atkinsoni</i>
9.30	<i>M. hirsuticornis</i>
8.14	<i>M. incrassatus</i>
8.14	<i>Ch. diaphanus</i>
6.98	<i>C. quadrangula</i>
5.81	♂ <i>letourneuxi</i>
5.81	<i>D. cyaneus</i>
5.81	<i>B. ferox</i>
4.65	<i>A. wierzejskii</i>
4.65	<i>Cyclops</i>
4.65	<i>M. minutus</i>
3.49	<i>S. exspinosus</i>
2.33	<i>M. brachiata</i>
2.33	<i>C. sphaericus</i>
2.33	<i>D. bicuspidatus</i>
2.33	<i>C. staphylinus</i>
1.16	<i>D. magna</i>
1.16	<i>D. pulex</i>
1.16	<i>S. vetulus</i>
1.16	<i>M. uurita</i>
1.16	<i>S. rammneri</i>
1.16	<i>E. phintonicus</i>
1.16	<i>A. elegans</i>
1.16	<i>Alona orellanae</i>
1.16	<i>A. azorica</i>
1.16	<i>L. acanthocercoides</i>
1.16	<i>Branchipus schaefferi</i>

Grupo 17:

Comunidad de *Daphnia magna*. N° de inventarios: 13.

Frecuencias, %	Especies
21.57	<i>D. magna</i>
15.69	<i>M. viridis</i>
13.73	<i>M. incrassatus</i>
7.84	<i>A. rectangula</i>
5.88	<i>N. alluaudi</i>
5.88	<i>S. torvicornis</i>
3.92	<i>D. longispina</i>
3.92	<i>S. vetulus</i>
3.92	<i>C. dubia</i>
3.92	<i>C. sphaericus</i>
1.96	<i>D. similis</i>
1.96	<i>D. curvirostris</i>
1.96	<i>S. exspinosus</i>
1.96	<i>M. brachiata</i>
1.96	<i>E. lamellatus</i>
1.96	<i>A. wierzejskii</i>
1.96	<i>E. serrulatus</i>

Grupo 18:

Comunidad de *Alona salina*. N° de inventarios: 8.

Frecuencias, %	Especies
24.14	<i>Alona salina</i>
24.14	<i>M. incrassatus</i>
20.60	<i>M. brachiata</i>
17.24	<i>D. atkinsoni</i>
6.90	<i>M. minutus</i>
3.45	<i>D. magna</i>
3.45	♂ <i>letourneuxi</i>

Grupo 19:
Comunidad de *Daphnia magna* y *Simocephalus*
exspinosus. N° de inventarios: 33.

Frecuencias, %	Especies
12.1	<i>S. exspinosus</i>
8.5	<i>D. magna</i>
7.2	<i>A. wierzejskii</i>
5.9	<i>A. rectangula</i>
4.8	<i>P. letourneuxi</i>
4.8	<i>M. minutus</i>
4.3	<i>D. bicuspidatus</i>
3.8	<i>M. hirsuticornis</i>
3.8	<i>Cyclops sp.</i>
3.8	<i>E. serrulatus</i>
3.4	<i>C. sphaericus</i>
3.1	<i>M. viridis</i>
2.9	<i>P. aduncus</i>
2.6	<i>C. staphylinus</i>
2.4	<i>D. atkinsoni</i>
2.4	<i>Acanthocyclops sp.pl.</i>
1.9	<i>C. reticulata</i>
1.8	<i>C. dubia</i>
1.8	<i>A. salinus</i>
1.6	<i>C. quadrangula</i>
1.5	<i>D. crassa</i>
1.2	<i>M. brachiata</i>
1.2	<i>Alona salina</i>

Grupo 20:
Comunidad de *Arctodiaptomus wierzejskii* y
Daphnia magna. N° de inventarios: 15.

Frecuencias, %	Especies
25.93	<i>A. wierzejskii</i>
18.52	<i>D. magna</i>
9.26	<i>Cyclops</i>
7.41	<i>M. brachiata</i>
7.41	<i>Acanthocyclops sp.pl.</i>
5.56	<i>C. laticaudata</i>
5.56	<i>C. sphaericus</i>
5.56	<i>D. bicuspidatus</i>
3.70	<i>Daphnia hispanica.</i>
3.70	<i>D. crassa</i>
1.85	<i>A. rectangula</i>
1.85	<i>Alona salina.</i>
1.85	<i>L. acanthocercoides</i>
1.85	<i>M. viridis</i>

Grupo 21:
Comunidad de *Arctodiaptomus salinus*. N° de
inventarios: 49.

Frecuencias, %	Especies
33.33	<i>A. salinus</i>
15.79	<i>C. retrogressus</i>
8.77	<i>Alona salina</i>
7.89	<i>D. mediterranea</i>
7.02	<i>D. magna</i>
6.14	<i>M. salina</i>
4.39	<i>B. spinosa</i>
3.51	<i>B. media</i>
2.63	<i>M. brachiata</i>
2.63	<i>Acanthocyclops sp.pl.</i>
1.75	<i>M. viridis</i>
1.75	<i>D. bicuspidatus</i>
1.75	<i>D. bisetosus</i>

Grupo 22:
Comunidad de *Artemia*. N° de inventarios: 2.

Tabla 12. Lista de localidades correspondientes a cada uno de los grupos definidos en base a la afinidad entre inventarios de crustáceos. *List of localities corresponding to each of the groups defined according to crustacean inventory affinity.*

Grupos	Localidades													
1	377	371	333	330	230	363	177	355	344	144	10	3		
2	143	325	314	134	260	255	253	252	145	138	372	232	310	262
	397	86	293	20	292	193	156	18	367	366	365	178	163	160
	402	401	153	229	157	155	17	15	387	247	136	83	369	359
	400	362	192	361	216	214	116	175	9					
3	21s	339	312	290	378	341	159	119	340	347	393	29	306	4
4	368	338	336	335	307	305	357	331	8					
5	287	176	174	171	188	169	254	170	121	309	308	291	189	123
	231	5												
6	323	370	261	334	351	329	328	248	288	355	289	180	313	135
	303	339	399	195	168	166	201	59	391	280	203	182	120	60
	375	36	35	34	345	33	204	346	343	403	342	2	398	1
7	390	389	388	218	219	217	374	129	104	117	107	47	110	45
	382	326	267	263	51	300	298	301	299	128	164	50	31	196
	337	165	356	140	167	113	364	265	115	114	111			
8	213	373	158	179	121	386	79	321	55	394	240	27	7	
9	285	24	250	23	21	181	26	302	231	154	16			
10	407	314	409	406	404	318	125	266	264	249	137	61	324	244
	273	28												
11	319	131	132	139	124	106	191	258	257	256	99	87		
12	332	353	284	276	25									
13	358	350	349	304	322	112	105	41	360	220	172	32		
14	222	118	98	259	100	101	90	96						
15	246	408	396	405	295	242	241	243	197	161				
16	282	286	395	234	283	278	270	226	88					
17	397	294	268	162	296	152	221	84	122	85	49	130	42	
18	317	380	149	147	383	235	384	22						
19	279	271	277	269	209	151	95	77	63	185	92	78	81	
	65	64	80	58	194	237	233	212	228	200	184	381	148	142
	133	281	272	66	108	44								
20	376	40	39	38	103	227	37	210	205	186	238	198	141	
	274	19												
21	102	225	93	54	53	48	30	327	187	82	68	76	224	206
	94	91	71	70	97	69	199	62	211	208	52	207	109	75
	223	127	311	74	72	385	150	146	320	56	236	245	73	67
	57	46	43	392	13	12	11							
22	Salinas artificiales. Ningun biotopo incluido en el analisis.													

Muchos de los grupos que se han enumerado corresponden a combinaciones de especies muy características, que cuadran con el concepto de asociación. El resto, sin embargo, carecen de un significado claro y la "cola" de especies accidentales puede constituir un buen criterio para evaluar la consistencia de cada grupo.

La mayor parte de los autores que han obtenido resultados similares a partir de análisis estadísticos de conjuntos de inventarios, designan a

los grupos con números o letras, o con el nombre de la especie más característica (Patalas & Patalas, 1966; Patalas, 1971; Sprules, 1975, 1977) o con el nombre de la asociación vegetal a la que se encuentran asociados (Margalef, 1958; Flossner, 1964).

Aquí se propone la utilización de la notación formal que utilizan los fitosociólogos para la nomenclatura de las comunidades. Las asociaciones se definen en base a la frecuencia de apari-

cion de unas cuantas especies en un ambiente determinado, y las denominaciones se dan en sentido apelativo, por lo que pueden utilizarse sin temor, aunque falte la especie de la que toma nombre la asociación (Margalef, 1955b). Las notaciones de este tipo para las comunidades de crustáceos tienen algún precedente (Sramek-Husek, 1962); sin embargo, su interés práctico es discutible (Margalef, 1983). La aplicación generalizada de este tipo de taxonomía que, normalmente, se hace sobre grupos taxonómicos reducidos, podría llevar a un grado tal de complicación que haría impracticable su uso. Su adopción en este trabajo se ha hecho sin más pretensiones que las de tipificar las comunidades que se han estudiado, poniendo énfasis en que los grupos no se forman aleatoriamente con las especies capaces de ocupar un ambiente determinado, sino que hay grupos muy característicos representativos de isocios de estructura y significado similar en lugares diferentes del mundo. Se incluyen 5 alianzas y 16 asociaciones.

1. Alianza *Daphnion longispinae*

Asociaciones:

Daphnietum longispinae: *Tropocyclops prasinus*, *Diaptomus castaneti*, y *Mixodiaptomus laciniatus* (en aguas de montaña), *Cyclops* sp.pl.

Chydoro-Eucyclopidetum serrulati: *Chydorus sphaericus*, *Eucyclops serrulatus*, *Simocephalus vetulus*, *Alona affinis*, *Alona rectangularis*, *Alonella excisa*.

Acanthocyclopidetum: *Acanthocyclops* sp.pl., *Bosmina longirostris*, *Moina micrura*.

Acroperio-Eucyclopidetum macruroidis: *Acroperus neglectus*, *Eucyclops macruroides*, *Alona affinis*, *Macrocyclus albidus*, *M. fuscus*, *Graptoleberis testudinaria*.

Tropocyclopidetum prasini: *Chydorus sphaericus*, *Ceriodaphnia reticulata*, *Diaptomus castor* (en Galicia).

2. Alianza *Simocephalion vetuli*

Asociaciones:

Eurycercetum lamellati: *Megacyclops viridis*, *Ceriodaphnia reticulata*, *Simocephalus*

vetulus, *Chydorus sphaericus*, *Eucyclops serrulatus*, *Alona rectangularis*, *Ephemero-porus margalefi*, *Alona azorica*, *Eurycercus lamellatus*, *Scapholeberis* sp.pl.

Simocephalium vetuli: *Simocephalus vetulus*, *Canthocamptus staphilinus*, *Chydorus sphaericus*.

Hemidiaptomo-Chirocephalium diaphani: *Hemidiaptomus roubaui*, *Chirocephalus diaphanus*, *Diaptomus cyaneus*, *Lepidurus apus*.

3. Alianza *Mixodiaptomion incrassati*

Asociaciones:

Neolovenulo-Daphnietum obtusae: *Neolovenula alluaudi*, *Daphnia obtusa*, *Tropocyclops prasinus*, *Mixodiaptomus incrassatus*, *Cyclops*.

Mixodiaptometum incrassati: *Mixodiaptomus incrassatus*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Daphnia similis*, *Neolovenula alluaudi*, *Macrothrix hirsuticornis*.

Triopsetum mauritanici: *Mixodiaptomus incrassatus*, *Moina brachiata*, *Triops cancriformis mauritanicus*, *Streptocephalus torvicornis*, *Chirocephalus diaphanus*, *Metacyclops minutus*, *Dunhevedia crassa*, *Alona azorica*, *Cyzicus grubei*, *Daphnia bolivari*. *Branchipetum schaefferi*: *Metacyclops minutus*, *Mixodiaptomus incrassatus*, *Branchipus schaefferi* (o *cortesi* al sur del Sistema Central), *Daphnia atkinsoni*.

Branchinecto-Daphnietum atkinsoni: *Daphnia atkinsoni*, *Macrothrix hirsuticornis*, *Mixodiaptomus incrassatus*, *Chirocephalus diaphanus*, *Pleuroxus letourneuxi*, *Diaptomus cyaneus*, *Branchinecta ferox*, *Arctodiaptomus wierzejskii*, *Cyclops*, *Metacyclops minutus*.

4. Alianza *Arctodiaptomion*

Asociaciones:

Simocephalo-Daphnietum magnae: *Simocephalus exspinosus*, *Daphnia magna*, *Pleuroxus letourneuxi*, *Mixodiaptomus incrassatus*, *Moina brachiata*, *Arctodiaptomus wierzejskii*.

Arctodiaptometum wierzejskii: *Arctodiaptomus wierzejskii*, *Daphnia magna*, *Cyclops*, *Moina brachiata*, *Alona salina*, *Daphnia hispanica*.

Arctodiaptometum salini: *Arctodiaptomus salinus*, *Daphnia mediterranea*, *Moina salina*, *Brachinella spinosa*, *Branchinecta media*, *Diacyclops bicuspidatus*, *Cleto-campius retrogressus*.

5. Alianza *Artemion salini*

La figura 25 constituye un intento de síntesis de las relaciones que existen entre las diferentes taxocenosis o asociaciones. Al nivel más general se puede distinguir entre comunidades de país húmedo y comunidades esteparias. Las segundas, en general, están compuestas por especies adaptadas a ambientes extremos y de

distribución geográfica más restringida. Estos dos grupos pueden ya subdividirse, al nivel inmediatamente inferior, en las alianzas, y éstas en asociaciones. Algunos grupos de entidad poco definida aparecen nombrados simplemente por la especie más frecuente, y sólo han sido incluidos en la lista de asociaciones los particularmente característicos.

Agrupación de las lagunas en base a la composición del fitoplancton

En este apartado se presentan las listas y recuentos de fitoplancton sedimentado. Las muestras proceden de las aguas libres aunque, debido a la poca profundidad de la mayoría de las lagunas y a la riqueza de las comunidades litorales, entre las especies planctónicas (eufitoplancton) aparecen frecuentemente asociadas especies helo-planctónicas y litorales.

Tabla 13. Caracterización ecológica de los diferentes grupos de lagunas generados en base a la composición de algas del fitoplancton. Para cada grupo, se expresa la frecuencia de tipos distintos según la temporalidad (1: temporal, 2: semitemporal, 3: semipermanente, 4: permanente) y la turbidez (1: aguas limpias, 2: semiturbias, 3: turbias). Para la mineralización se dan los valores medios, la desviación típica y los valores máximos y mínimos, siempre referidos a la suma total de aniones. El valor de \bar{n} varía según el número de casos tomado, ya que existen lagunas de las que no se poseen todos los datos. (*) indica que no se han incluido las lagunas saladas en el cálculo de la media. *Ecological characterization of the lagoons grouped according to the composition of the phytoplankton. For each group, the frequency of different types is expressed according to temporality (1: temporal, 2: semitemporal, 3: semipermanent, 4: permanent) and turbidity (1: clear water, 2: semiturbid, 3: turbid). For mineral content, we give average values, standard deviation and the maximum and minimum values, always with respect to the total anions. The value of \bar{n} varies according to the number of cases taken, since there are lagoons for which not all data are available. (*) indicates that the saltwater lagoons have not been included in the calculation of the average.*

TIPOS DE LAGUNAS	TEMPORALIDAD					TURBIDEZ				MINERALIZACIÓN (Alc. + Cl ⁻ + SO ₄ ²⁻)				
	n	1	2	3	4	n	1	2	3	n	mín	max	on-1	x
Eutróficas con euglenales	5	0	100	0	0	6	83	0	16	6	2.23	10	3	4.13
Con criptomonadales	24	0	62	33	4	23	52	21	26	22	1.4	71	15.8	12.1
Eutróficas con <i>Ankistrodesmus</i>	13	7	46	23	14	13	30	38	15	8	4.6	96	40	30 *
Eutróficas con cianoficias	7	0	0	42	57	7	28	71	0		3	11		
Etapas iniciales	25	4	76	12	8	21	66	19	14	21	2.4	216	54	47 *
Hipersalinas	30	0	43	56	0	27	77	15	7	29	25	3497	798	642

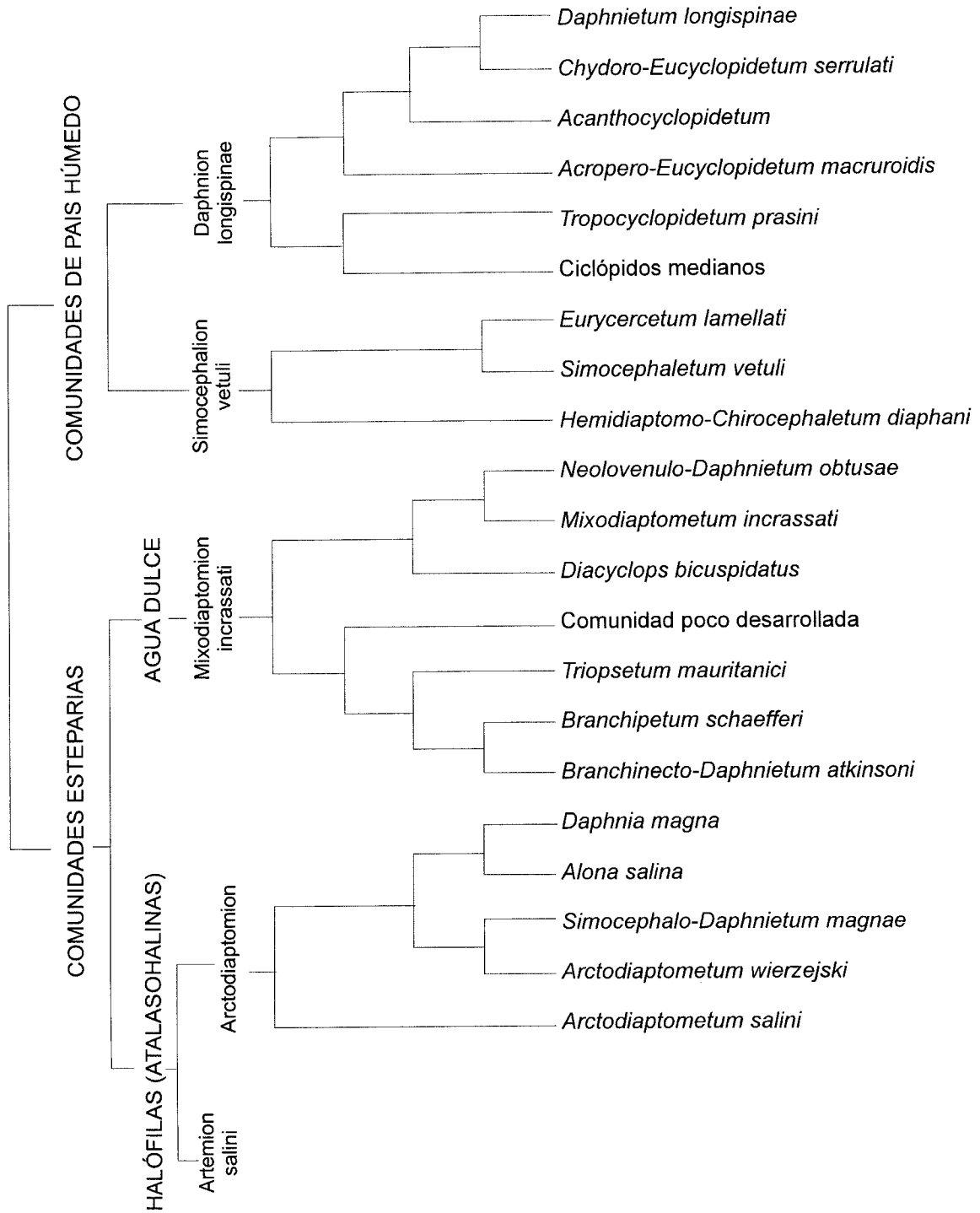


Figura 25. Diagrama sinóptico de las relaciones que existen entre las diferentes asociaciones. *Synoptic diagram of the relationships between the different associations.*

Tabla 14. Lagunas eutróficas caracterizadas por la presencia de euglenales. Todas las del grupo corresponden a aguas temporales, y la mayoría son dulces y sin arcilla en suspensión. El carácter eutrófico se debe a la acción de las frecuentes visitas del ganado. Prácticamente todas las lagunas pertenecen al Coto de Doñana o se encuentran emplazadas por sus inmediaciones. *Eutrophic lagoons characterized by the presence of Euglenophyta. All those of this group correspond to temporal waters, and the majority are freshwater without any suspended clay. The eutrophic character is due to the action of the frequent visits by livestock. Practically all the lagoons are within the boundaries of or near to the Coto de Doñana.*

	TOROS	CAÑO MARTINAZO	FUENTE DUQUE	TIO ANTONITO	VENTA DEL CRUCE	MATAJAS- CANAS	TARAJE	LAULAGA	TARAJE (CABEZAS S. JUAN)
	XI-78	XI-78	XI-78	XI-78	XI-78	VI-77	VI-77	XI-78	XI-78
<i>Euglena sp.</i>	4365	1980	530	2501		26	69	XX	1220
<i>Euglena acus</i>		133	265	133	80			X	
<i>Trachelomonas volvocina</i>	133	1060	133	5300	133	1510			
<i>Trachelomonas hispida</i>	265			1590					
<i>Trachelomonas intermediet</i>	400								
<i>Trachel. volvocina var. derephora</i>					170	291			
<i>Trachelomonas scabra</i>		1980	660	1600					
<i>Strombomonas acuminata</i>			400	530			46	X	
<i>Phacus aenigmaticus</i>		400	265	1190					
<i>Phacus tortus</i>		133							
<i>Phacus polytrophos</i>				133	26				
<i>Phacus pseudonordstedtii</i>	65								23
<i>Phacus caudatus</i>									23
<i>Lepocinclis ovum</i>		133	800	133	X	26	23	X	
<i>Phacus pyrum</i>	1060								
<i>Phacus acuminata</i>	265								
<i>Phacus pleuronectes</i>	795		133						
<i>Lepocinclis kufferathi</i>		930			26				
<i>Anomoeoneis sphaerophora</i>	1455	X		133					
<i>Nitzschia cf. palea</i>	660	530	2110	2650			23		3020
<i>Navicula cuspidata</i>		X		XI-78					23
<i>Cyclotella meneghiniana</i> ϵ sp.	667		265				369		
<i>Amphora ovalis</i>		X							
<i>Nitzschia hungarica linearis</i>		X	133						
<i>Ankistr. (Mon.) falc. spirill. irreg.</i>	1325			133					
<i>Ankistrodesmus (Mon.) saxatile</i>					26				
<i>Ankistrodesmus (Mon.) minutum</i>						2600			
<i>Actinastrum hantzschii</i>		1060		2120					
<i>Scenedesmus quadricauda</i>			4250	530		425			
<i>Scenedesmus denticulatus</i>	1850	1060				950			
<i>Chlorella saccharophila ellips.</i>	12500	1590	1060	1460					
<i>Rhodomonas minuta</i>	5557	266							
<i>Flagellatae</i>		37000			157				
<i>Pteromonas aeyuiciliata</i>	2650								450
<i>Phacus longicauda</i>					52				
<i>Selenastrum capricornutum</i>						4700			
<i>Navicula sp.</i>	1050			103			278		
<i>Surirella ovalis</i>		X	530						
<i>Chlorogonium tetragamum</i>	9300								
<i>Clamydomonas pertusa</i>			1330						
<i>Clamydomonas braunii o protracta</i>		800	5080						
<i>Cryptomonas parapyrenoidifera</i>				4750			23		
<i>Scenedesmus ovalternus</i>				530					
<i>Chroomonas sp. (cf. coerulea)</i>		133				26	1060		15000

Tabla 14. (Continuación)

	TOROS	CAÑO MARTINAZO	FUENTE DUQUE	TIO ANTONITO	VENTA DEL CRUCE	MATALAS-CAKAS	TARAJE	LAULAGA	TARAJE (CABEZAS S. JUAN)
	XI-78	XI-78	XI-78	XI-78	XI-78	VI-77	VI-77	XI-78	XI-78
<i>Cryptomonas parapyrenoidifera</i>			,	4750			23		
<i>Botryococcus braunii (cols.)</i>					1090				
<i>Cryptomonas erosa</i>					X				53
<i>Cocconeis placentula</i>		X					46		
<i>Ankistr. falcatus acicularis</i>						4640	92		
<i>Quadrigula pfützeri</i>						158	4920		
<i>Epithemia sp.</i>							46		
<i>Cylindrotheca acicularis</i>						450			
<i>Scened. falcatus (Tetrad. wisconsin.)</i>						1230			
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i>						760			
<i>Nitzschia obtusa (+ clausii)</i>		X							53
<i>Chlamydomonas conferta</i>									1510
<i>Tetraselmis (o Carteria)</i>									80
<i>Oscillatoria sp.</i>								,	65 mm

Las determinaciones y contajes fueron efectuados por el Dr. Margalef, así como el agrupamiento de los inventarios (= lagunas), este último realizado en base a su propia experiencia personal.

En las tablas 13 a 19 se recoge la caracterización ecológica de los diferentes grupos.

Relación entre las comunidades de crustáceos y las características ambientales

Muchas especies siguen fielmente tipos determinados de ambientes y esto puede hacerse también extensivo a las comunidades. Cuando se dispone de colectivos de muestras suficientemente amplios, extraídos de ambientes heterogéneos, pueden obtenerse resultados muy ilustrativos de este tipo de relaciones. Flossner (1964) relaciona taxocenosis de cladóceros con el poblamiento de macrófitos del litoral de los lagos; Proszinska (1963) los cladóceros y copépodos con diferentes tipologías de pequeños cuerpos de agua; Patalas con la altura de los lagos sobre el nivel del mar en Colorado, con la eutrofia (Patalas & Patalas, 1966) y con la morfometría en el área experimental de lagos (ELA) de Canadá (1971). Sprules con el pH en lagos montañosos acidificados por la contaminación industrial (1975) y con la morfometría, el pH y la eutrofia, en lagos de dife-

rentes regiones del Canadá (1977). En el N de Africa, Gauthier (1928, 1933) relaciona los crustáceos con el clima. En España, Margalef (1951, 1955, entre otros), aporta muchos más datos sobre grupos de especies ligados a características ambientales tales como la mineralización, la estructura de las comunidades de algas, la tasa de renovación del agua, etc., en aguas de pequeño volumen. Armengol (1978) encuentra, en el zooplankton de los embalses españoles, grupos característicos de diferentes combinaciones entre la mineralización y la eutrofia.

En el presente trabajo se pretende buscar relaciones entre las diferentes comunidades definidas y las características físico-químicas de las lagunas. El método a seguir consiste en buscar las afinidades entre los grupos de lagunas formados por las distancias faunísticas y los grupos de lagunas constituidos en base a las características químicas.

Formación de los grupos naturales de lagunas atendiendo a la mineralización, la temporalidad y la turbidez

Los parámetros ambientales que caracterizan a las lagunas se expresan según valores discretos: para la mineralización: 1, 2, 3; para la temporalidad: 1, 2, 3 y 4; para la turbidez: 1, 2, 3. El crite-

Tabla 15. (Continuación)

	VILLA- VERDE MEDINA	MAJON	NAVALA- GRANDE	NAVALA- GRANDE	NAVALA- GRANDE II	PUERTO LLANO I	PUERTO LLANO II	PALOS	MUÑA	BENAMEJ GRANDE II	NAVALA GRANDE II	CHARCO TORO	ALMEROS	FUEN- TELSOL	CHARROAO	DULCE ZORRILLA
	XI-78	IV-79	IV-79	XI-78	XI-78	IV-79	XI-78	IV-79	XII-78	IV-79	IV-79	VI-	IV-79	XII-78	IV-79	IV-79
<i>Closterium aciculare</i>	,	,	,	,	,	X	,	2 3	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Oocystis solitaria</i>	,	185	,	,	,	26	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Scenedesmus obliquus</i>	,	475	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Coelastrum microporum</i>	,	1 2 7 0	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Cosmarium regnellii</i>	,	80	,	,	,	106	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Scenrdesmus denticulatus</i>	,	,	,	,	,	,	,	106	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Chlorella sp.</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Nitzschia sp.</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	23	23	,	23	23	23	23
<i>Stichococcus sp.</i>	,	,	,	,	,	,	,	53	,	,	,	,	,	,	,	23
<i>Anabaena sp. (cylindr.)</i>	,	14,5 mm	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	5,8 mm
<i>Euglena sp.</i>	X	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	31	,	,
<i>Diatoma elongatum</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	23	,	,	,	,	,	,
<i>Schoederia setigera</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Ankistr. (Monorh.) pusillum</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Bulhochuete sp.</i>	,	,	23	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Chroomonus sp. (coerulea) pocimanni</i>	46 p	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Gomphonema sp.</i>	,	,	,	,	,	X	,	1 5 9	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Synechococcus sp.</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Cosmuriurn laeve</i>	,	,	,	,	,	53	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Mallomonas akrokomos</i>	,	,	,	,	,	,	,	26	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Pandorina morium</i>	,	426	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Microglena sp.</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	31	,	,
<i>Peridinium munusculum</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,

rio para formar grupos de lagunas segun estos parámetros ha sido el de realizar todas las combinaciones posibles. El resultado esperado (de 36 grupos) se ha visto reducido a 16 por haber combinaciones posibles carentes de lagunas.

Los diferentes grados de temporalidad y turbidez se han establecido en base a apreciaciones directas y subjetivas; su significado es el siguiente:

Temporalidad

1. Ambientes efimeros de duración imprevisible (segun las lluvias).
2. Ambientes temporales o de inundación periódica, que siguen un ritmo más o menos regular de llenado y desecación.
3. Ambientes semipermanentes que, habitualmente inundados, corren riesgo de desecación.

4. Ambientes permanentes, que nunca llegan a secarse.

Turbidez, debida a partículas inorgánicas en suspensión.

1. Aguas transparentes.
2. Aguas semiturbias: turbias pero que permiten, por ejemplo, la observación de la vegetación a su través.
3. Aguas fangosas, practicamente opacas.

Mineralización: Se dispone de datos cuantitativos de alcalinidad, cloruros, sulfatos, calcio y magnesio. Sin embargo, se ha preferido pasar a valores discretos para tener la información comparable a la de temporalidad y turbidez. El primer problema que se presenta es qué criterio adoptar para el agrupamiento de los valores. Existen muchas referencias en la literatura acerca de cri-

Tabla 15b. (Continuación)

	LUSIANA	LA	LALANTE-VILLAL-	VILLAL-	MARZA-I	PLERTO	OLIVOS	CAMINO	AGUA-	GUARDA-	MARZA	CARCAVAS	BODON	TARAY	
	MAHA	JUELA	PANDO	PANDOII	GOI	LLANO I		CASILLA	SAL	FUEGOS	GONII	11110	BLANCO		
	IV-79	IV-79	IV-79	XII-78	XII-79	IV-79	XI-78	IV-79	IV-79	VIII-79	IV-79	IV-79	XI-78	IV-79	IV-79
<i>Chlorella sp.</i>	159	80	320	.	.	.
<i>Nitzschia sp.</i>	.	.	46
<i>Stichococcus sp.</i>	23	53	.	23
<i>Anabaena sp. (cylindr.)</i>	.	.	.	1.3mm	16.2 mm	.
<i>Euglena sp.</i>	94	26
<i>Diatoma elongatum</i>	46
<i>Schoederia setigera</i>	23	.	23
<i>Ankistr. (Monorh.) pusillum</i>	.	.	.	500
<i>Bulbochaete sp.</i>	X	.	.
<i>Chroomonas sp. (coerulea) pocimanni</i>	185	46
<i>Gomphonema sp.</i>	2	3	.	.	2	6	.	60	.	.
<i>Synechococcus sp.</i>	56
<i>Cosmarium laeve</i>	26	.	X
<i>Mallomonas akrokomos</i>	97
<i>Pandorina niorum</i>	368
<i>Microglena sp.</i>	46
<i>Peridinium munusculum</i>	92	.	.	26	.	.	.

terios de clasificación del agua en función de la salinidad, la mayoría basados en la clorinidad o salinidad, que sólo tienen sentido en aguas salobres, que constituyen diferentes estados de dilución del agua de mar (clasificación de Venecia, Redeke, 1933). Por otro lado, los criterios de los diferentes autores se ven también modificados habitualmente por el rango de valores que caracteriza a una determinada región (Kiener, 1978). En las aguas epicontinentales, los equilibrios iónicos se encuentran casi siempre desviados respecto al agua marina. Algunos autores siguen refiriendo la salinidad al contenido en Cl⁻, aunque parece mucho más lógico utilizar la conductividad o el total de sólidos disueltos. Gauthier (1928) da valores de densidad que supuestamente deben estar influidos por la arcilla en suspensión, aunque son, en conjunto, bastante coherentes. Por (1972) ofrece la siguiente clasificación de medios atalasoalinos:

- 0.5 – 5 ‰ – Agua oligosalina
- 5 – 60 ‰ – Agua salada
- 60 – 300 ‰ – Agua hipersalada

Williams (1981) ofrece una serie de valores de salinidad total, también en medios atalasoalinos, que se corresponden con grupos faunísticos:

- 1 ‰ – Agua dulce
- 1 – 20 ‰ – Formas de agua dulce tolerantes
- 10 – 60 ‰ – Grupo halófilo
- SO – 100 ‰ – Grupo halobionte

La mayoría de autores coinciden en considerar el agua dulce por debajo de 0.5 ‰ (Margalef, 1984). Los límites inferiores del agua salada no están tan claros, pero se encuentran alrededor del 5 ‰. Bayly & Williams (1973) consideran el agua salada a partir del 3 ‰.

En la clasificación que aquí se propone, se han tenido en cuenta todas estas apreciaciones. Además, a la hora de realizar la separación se tuvieron en cuenta otros factores como, por ejemplo, la vegetación. El rango definido difiere muy poco del de Bayly & Williams, y es el siguiente:

1. Aguas dulces < 0.5 ‰ ≈ 10 meq/l totales
2. Aguas mineralizadas 0.5 – 3.5 ‰ ≈ 100 meq/l totales
3. Aguas saladas > 100 meq/l totales

Tabla 16. (Continuación)

	LAS PAJAS	FUENTE DUQUE	CACERES XI-78	L.DEL PILON IV-79	CIRUELOS COCA IV-79	CAPA- CETE IV-79	LONGAR IV-79	HITO IV-79	DULCE DOÑANA XI-78	ZA- HILLO XI-78	BARRI- LLOS XII-78	ALTILLO IV-79	CRANDE ALBUERA IV-79	BRENES XI-78
<i>Cryptomonas ovata</i>	,	,	47	47	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Oocystis sp.</i>	,	2120	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Carteria cordiformis</i>	,	,	116	,	16500	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Navicula cryptocephala</i>	,	,	,	,	46	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Cryptomonas cf. parapyrenoidifera</i>	19	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Phacus polytrophos</i>	,	130	,	,	,	,	,	,	,	26	,	,	,	,
<i>cf. Chromatium</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	3570	,	,	,
<i>Closterium acutum</i>	19	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	53

Los grupos obtenidos se recogen en la tabla 20. Algunos se encuentran formados por más de una combinación de valores (grupos B, F, Ñ), por considerar que, en realidad, sus componentes son más afines de lo que pueden explicar los parámetros elegidos. El grupo B incluye aguas permanentes más o menos turbias o mineralizadas, pero el factor común a todas ellas es que se trata de ambientes pobres, ya sea por degradación o por poca madurez. En el grupo F se refunden tres lagunas efímeras con el resto de las temporales. En el grupo N se consideran conjuntamente todas las lagunas saladas no permanentes, independientemente de su persistencia o turbidez, ya que se trata de ambientes en los que estos parámetros se encuentran sometidos a variaciones muy acusadas y poseen una biota muy característica y uniforme, condicionada en mayor grado por la salinidad.

En la Figura 26 se ilustran de manera esquemática las relaciones entre los diferentes grupos de lagunas. A un nivel superior, se consideran dos grupos: el formado por aguas dulces y algo mineralizadas, y el formado por aguas fuertemente mineralizadas. En el primero se incluyen salinidades pertenecientes al rango 1 y parte del 2. En el segundo se incluyen salinidades de parte del rango 2 (las más elevadas) y del rango 3. No se subdividió el rango 2 *a priori* por la dificultad de formar grupos naturales de lagunas de salinidad intermedia que tuvieran después un sentido de cara a los organismos. Los ambientes más mineralizados se caracterizan precisamente por ser también los más poiquilohalinos, y al estar reali-

zada la tipificación en base a muestreos puntuales, muchos análisis químicos no son, en realidad, totalmente representativos. Por esta razón, se decidió mantener un sólo rango de salinidad y utilizar después otros criterios en la separación; concretamente, la composición de los grupos M y N (Figura. 26, tabla 20) reúne muchas lagunas típicamente endorreicas en periodo primaveral.

Cada uno de los grupos de salinidad puede ser subdividido según la persistencia del agua. Así se obtienen cuatro grupos: aguas dulces y algo mineralizadas, estrictamente permanentes; aguas dulces y algo mineralizadas con grados de persistencia variables, pero no permanentes; aguas mineralizadas (saladas) permanentes; y aguas más o menos mineralizadas y saladas, temporales.

Las subdivisiones siguientes, al tercer y cuarto nivel, responden a las diferentes combinaciones posibles entre salinidad, temporalidad y turbidez. Dentro de las aguas dulces o algo mineralizadas temporales, la turbidez separa dos grupos muy coherentes. En cambio en el caso de las aguas muy mineralizadas, sólo se puede distinguir, en sentido amplio, entre aguas sin sabor salado (propiedad organoléptica señalada también por Bayly & Williams, 1973) y aguas propiamente saladas (el límite se encuentra, aproximadamente, en los 5-7 g/l).

Afinidad entre los grupos de lagunas formados por las distancias faunísticas y los constituidos de acuerdo con características físicoquímicas

Las afinidades se han buscado utilizando el índice de similaridad de Jaccard. Sólo se han consi-

Tabla 17. (Continuación)

	SANTA OLALLA	VIVERO MARISM. GUAD.	DULCE DOÑANA	SANTA OLALLA	CHARCA DEL LUGAR	LAS PAJAS	LAS PAJAS
	XI-78	XI-78	VI-77	VI-77	IV-79	VI-77	VI-77
<i>Amphora ovalis</i>	,	,	,	,	,	57	19
<i>Navicula cuspidata</i>	,	,	,	,	,	X	19
<i>Ankistrodesmus muscicola</i>	,	,	,	,	,	X	38
<i>Melosira distans</i>	,	,	,	,	,	190	X

derado en el cálculo las lagunas de las que se poseía información completa (crustáceos, análisis químicos, temporalidad y turbidez) (en total, 272). Los grupos de lagunas comparados se recogen en las tablas 20 y 21.

Se han hecho dos aproximaciones. La primera compara grupos numerosos de lagunas, separados por la mineralización, la temporalidad y la turbidez en un sentido amplio (seis grupos), con los grupos formados por lagunas de composición faunística similar, también a un nivel muy general (seis grupos). Las afinidades se expresan en la matriz de la figura 27. Los valores máximos se han agrupado en torno a la diagonal principal para facilitar la búsqueda de los grupos más afines. Éstos son los siguientes:

1. Aguas permanentes, dulces o algo mineralizadas, con *Chydorus sphaericus*, *Eucyclops serrulatus*, *Daphnia longispina* y *Tropocyclops prasinus*.
2. Aguas dulces o algo mineralizadas, temporales y limpias, con *Sirnocephalus vetulus*, *Chydorus sphaericus*, *Megacyclops viridis* y *Ceriodaphnia reticulata*.
3. Aguas dulces o algo mineralizadas, temporales y turbias, con *Mixodiaptomus incrasatus*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Neolovenula alluaudi* y *Metacyclops minutus*.
4. Aguas temporales, muy mineralizadas, pero no saladas, con *Daphnia magna*, *Arctodiaptomus wierzejskii*, *Sirnocephalus exspinosus* y *Alona rectangulara*.
5. Aguas temporales y saladas, con *Arctodiaptomus salinus*, *Cletocamptus retrogressus*, *Alona salina* y *Daphnia mediterranea*.

En la segunda aproximación, se comparan los grupos de cada clasificación discriminados a

nivel más particular: 16 grupos de lagunas separados por las características físico-químicas comparados con 22 grupos de lagunas formados en base a las distancias faunísticas. En la figura 28 se representan las afinidades calculadas para cada par de números. Como en el caso anterior, también se han agrupado los máximos valores cerca de la diagonal principal, para facilitar la búsqueda de relaciones entre grupos.

A modo de síntesis, en la Tabla 22 se recogen datos sobre los límites ecológicos entre los que se sitúa cada comunidad definida. Todos los resultados se comentan con mayor amplitud en el apartado siguiente.

Tipos de ambientes y comunidades indicadoras

Aguas dulces o algo mineralizadas y permanentes (Daphnion longispinae).

Aguas dulces (0.5^{0/00}), permanentes y limpias (4, 1, 1).

Son las que alcanzan mayor volumen, y en general superan los 2 m de profundidad. En realidad, este tipo de aguas es más bien escaso en nuestro país, y la mayoría de cubetas de gran volumen son de origen artificial (embalses, estancas, etc.). En las zonas de poca altitud, la mayoría corresponden a lagos y lagunas de origen freático (ojos) o bien fluviales, generalmente sobre sustrato silíceo (granitos, areniscas, pizarras, cuarcitas o conglomerados), en regiones no sedimentarias o sobre sedimentos poco salinos (arenas, gravas), turbosos; con marcada tendencia a la distrofia. La transparencia de las aguas permite el desarrollo

Tabla 18. Lagunas en etapas iniciales de colonización. Poseen un fitoplancton pobre y poco característico, ordinariamente con menos de 1.000 cel/ml. La mayoría corresponden a ambientes esteparios con considerable turbidez debida a partículas en suspensión. La salinidad es muy variable, ya que el grupo incluye desde lagunas dulces a lagunas hipersalinas. *Lagoons in the initial phase of colonization. They show a poor rind uncharacteristic phytoplankton, usually below 1,000 cel/ml. The majority correspond to steppic environments with considerable turbidity due to the inorganic suspended solids. The salinity is highly variable, since this group includes examples of lagoons ranging from freshwater to hypersaline.*

	VILLA- VERDE	CUCHA- RAS	PUERTO LLANO	CIGAR- RERI	HON- DILLA	DULCE ZORRILLA	DULCE CAMPI LLOS	TUR- QUILLA	HON- DILLA	VILLA- FAJLA	NAVA- HORNOS	TEM- BLEQUE	TURL EQUE	BLANCA CAMPI- LLOS	VILLA- ONZALO COCA
	IV-79	IV-79	IV-79	XI-78	XI-78	IX-78	IV-79	IV-79	IV-79	XI-78	V-79	IV-78	IV-79	IV-79	-79
<i>Flagellatae</i>	185	92	186	80	.	291	265	162	115	530	116	423	53	158	53
<i>Navicula sp.pl.</i>	.	.	26	.	186	.	80	53	X	111	.	159	.	.	.
<i>Nitzschia sp.pl.(palea + sp.j)</i>	26	23	80	.	238	.	.	53	X	.	23	212	26	.	.
<i>Chlamydomonas sp.</i>	26	.	53	.	.	26	.	.	.	530	.	237	80	26	.
<i>Chl. (Chlamydeila)</i>
<i>Phormidium tenue + sp.</i>	0.8 mm	14 mm	2.6 mm	X	11,1 mm	.	.	.	8,4 mm	5.3 mm	8.7 mm
<i>Oedogonium sp.</i>	.	X	1 3 3	X	X	.	.
<i>Cosmarium laeve</i>	.	.	106	X	X	X	.	.
<i>Anabaena cf. cylindrica</i>	8 mm	2,6 mm	.	X	.	.	2,6 mm	.	.	.
<i>Spirogyra sp.</i>	.	23	211	.	X
<i>Cymbella sp.</i>	.	+	53
<i>Carteria cordiformis</i>	.	.	80	2 6	X	.	.
<i>Cocconeis placentula</i>	.	.	.	212	.	1300
<i>Amphora coffeaeiformis (+ acut.)</i>	.	.	.	53	26	.	.
<i>Achnanthes minutissima</i>	26	.	.	42
<i>Stichococcus sp.</i>	116	46
<i>Tribonema elegans</i>	46
<i>Tribonema angustissimum</i>
<i>Chroomonas f. coerulea</i>	23	133
<i>Cryptomonas erosa</i>	.	.	.	1 0 6
<i>Cryptomonas ovata</i>	26
<i>Rhodomonas minuta</i>	70	.	185	.	.
<i>Chlorella s. ellipsoidea</i>	211	.
<i>Selenastrum capricornutum</i>	106	.
<i>Ankistrodesmus falcatus acic.</i>	.	23
<i>Hantzschia amphioxus</i>	.	X	X
<i>Chlorogonium leiostracum</i>	.	.	1 5 3
<i>Closterium leibleni</i>	26
<i>Nodularia spumigena</i>	3,8 mm
<i>Oocystis solitaria</i>	23
<i>Schroederia setigera</i>
<i>Chodatella quadriseta</i>
<i>Euglena sp.</i>
<i>Geminella interrupta</i>
<i>Nitzschia (Cylindrotheca) acicularis</i>
<i>Chrysococcus sp.</i>
<i>Synedra ulva</i>	23
<i>Trachelomonas volvocina (+ derephora)</i>
<i>Ankistrodesmus mucicola</i>
<i>Tintinidium sp.</i>	.	23
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	26
<i>Nitzschia obtusa</i>	.	23	.	.	.	X
<i>Trinema linearis</i>	23	X
<i>Nitzschia closterium</i>	23	.	.	.

Tabla 18. (Continuación)

	GOSQUE	TARAJE	NAVA- REDONDA	ZORRILLA SALADA	GALIANA	ZARRA- CATIN	NAVALA- FUENTE	VILLA- FAFILA	BALLES- TERA	COMISARIO	MUJER	LONGUILLA	ROCIO
	IV-79	IV-79	IV-79	IV-79	IV-79	IV-79	IV-79	XII-78	IV-79	XI-78	IV-79	IV-79	IV-77
<i>Flagellatae</i>	289	120	132	26	117	117	141	,	210	159	106	,	231
<i>Navicula sp.pl.</i>	477	,	79	X	,	46	,	26	,	,	,	,	,
<i>Nitzschiu sp.pl.(palea + sp.)</i>	26	23	,	,	117	164	23	136	,	106	,	,	,
<i>Chlamydomonas sp.</i>	,	92	,	,	70	94	46	186	,	,	,	,	,
<i>Chl. (Chlamydelta)</i>	,	,	,	,	,	,	53	,	,	,	,	,	,
<i>Phormidium tenue + sp.</i>	,	,	,	,	,	,	3,5 mm	,	1,3 mm	,	,	,	,
<i>Oedogonium sp.</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Cosmarium lueve</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Anabaena cf. cylindrica</i>	,	2,6 mm	,	,	3 mm	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Spirogyra sp.</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Cymbella sp.</i>	,	,	23	X	,	,	23	,	,	,	,	,	,
<i>Carteriu cordiformis</i>	,	,	,	,	,	,	33	,	,	,	,	,	,
<i>Cocconeis placentula</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	751	26	,	,	,
<i>Amphoru coffeiformis (+ ucut.)</i>	,	,	,	,	26	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Achnunthes minutissima</i>	,	,	,	,	,	46	,	,	,	,	,	,	,
<i>Stichococcus sp.</i>	,	,	,	,	,	23	46	,	,	,	X	,	,
<i>Tribonema elegans</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Tribonema angustissimum</i>	,	,	X	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Chroomonas f. coerulea</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	186	,
<i>Cyptomonas erosa</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	26	,
<i>Cyptomonas ovata</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	23
<i>Rhodomonus minuta</i>	,	,	,	,	26	,	,	,	,	,	,	,	23
<i>Chlorella s. ellipsoidea</i>	23	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Selenastrum capricornutum</i>	,	23	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Ankistrodesmus falcatus acic.</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	26	,	,	70
<i>Hantzschiu umphioxus</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Chlorogonium leiostrucum</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Closterium leibleni</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Nodularia spumigena</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Oocystis solitaria</i>	,	,	159	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Schroederia setigera</i>	,	,	,	,	,	352	,	,	,	,	,	,	,
<i>Chodatella quadriseta</i>	,	,	,	,	,	,	446	,	,	,	,	,	,
<i>Euglena sp.</i>	,	,	,	,	,	,	,	26	,	,	,	,	,
<i>Geminella interrupta</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	90	,	,	,	,
<i>Nitzschia (Cylindrotheca) uicularis</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	53	,	,	,
<i>Chrysococcus sp.</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	106	,	,
<i>Synedra ulva</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	X	X	,	,
<i>Trachelomonas volvocina (+ derephora)</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	X	133	23
<i>Ankistrodesmus mucicola</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	46
<i>Tinrindium sp.</i>	,	23	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	36	,	,	,
<i>Nitzschiu obtusa</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Trinema linearis</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Nitzschia closterium</i>	,	,	,	,	,	70	,	,	,	,	,	,	,

Tabla 19. (Continuación)

	ZORRILLA SALADA	GRANDE VILLA- FRANCA	CAMBRO- NERA	MEDINA	LONGAR	ALTILLO	LARGA	ALBAR- DIOSA	SALO- BRAL	ALBAR- DIOSA	FUENTE- PIEDRA	SALADA CAMPILLOS	GALLO- CANTA	CUNETA	DE LA SAL	PEDRO MUÑOZ
	XI-78	IV-79	IV-79	XI-78	XI-78	XI-78	IV-79	IV-79	IV-79	XI-78	IV-79	IV-79	IV-79	IV-79	IV-79	XI-79
<i>Oocystis submarina</i>	.	.	188
<i>Cocconeis placentula</i>	53	2170	.	.	53	.	.	.
<i>Tetrahymena sp.</i>	47	23	116
<i>Gymnodinium sp.</i>	69
<i>Halteria grandinella</i>	70
<i>Mastogloia smithii</i>	585
<i>Chroococcus turgidus</i>
<i>Chlamydomonas impressa</i>
<i>Chlamydomonas humicola</i>	188	.	.	188	.	.
<i>Ankistrodesmus saxiola</i>	41700	.
<i>Thalassiosira fluviatilis</i>	8240
<i>Chlamydomonas sp. (pir. Duplicat)</i>
<i>Chlamydomonas sp.</i>
<i>Synechocystis sp.</i>
<i>Nitzschia obtusa</i>
<i>Oxyrhis marina</i>
<i>Gennia commutata</i>

de abundante vegetación, que forma distintas zonas concentricas, distribuidas según la profundidad. En las zonas altas, corresponden a lagos de origen glaciar. En los lagos mas profundos se desarrolla una vegetación de fondo, resistente a bajas intensidades de luz, otra que crece en el talud litoral (a menos de 10 m de profundidad) y otra (de anfítos y helófitos) en el litoral. Las comunidades de helófitos son variadas; *Scirpus lacustris* es un colonizador habitual, así como especies propias de lugares inundados, como *Iris*, *Apium* o *Menyanthes trifoliata*. Las comunidades de limnófitos acostumbra a ser muy densas con *Myriophyllum*, *Ceratophyllum*, *Utricularia*, varias especies de *Potamogeton*, *Nitella translucens*, *N. flexilis*, *Chara globularis*. Como anfítos, se encuentran *Polygonum amphibium*, *Nynphaea alba* y *Ranunculus*.

El plancton se encuentra empobrecido debido a que, en la mayoría de ellas, viven peces. Aunque no se trata de especies planctívoras, las formas más pequeñas y los alevines de formas mayores actúan sobre las comunidades de invertebrados, seleccionando las especies que, por su

tamaño o sus hábitos, son más difíciles de eliminar. El litoral se encuentra densamente poblado por rotíferos bentónicos (*Plathyas quadricornis*, *Trichotria pocillum*, *Euchlanys dilatata*, *Lecane sp.pl.*) y larvas de insectos (*Clöeon dipterum*, *Plea*, ditiscidos y driopsidos), ácaros y moluscos.

Comunidades indicadoras. En el plancton, es característico el *Daphnietum longispinae*, con *Daphnia longispina* y *Tropocyclops prasinus* en las aguas de llanura, y *Cyclops abyssorum* en las de montaña. En comunidades más complejas, en las que aparecen diatómidos, hay diferenciación regional (Miracle, 1978; Cruz, 1981). En el litoral, aparece el *Chydoro-Eucyclopidetum serrulati*. *Chydorus sphaericus* y *Eucyclops serrulatus* son las especies más frecuentes. En aguas de montaña, se repite la asociación *Alona affinis* – *Alonella excisa*. En aguas de llanura son característicos los grandes ciclópodos (*Megacyclops viridis*), *Simocephalus vetulus*, *Alona rectangula* y *Canthocamptus staphylinus*. *Eurycercus lamellatus* es frecuente, también en aguas de montaña y en las lagunas menos mineralizadas de las llanuras. Este tipo de comunidades se repite en embal-

Tabla 19b. (Continuación)

	TOBOSO I	TOBOSO I	CAM- BRONERA	TIREZ	PEÑA HUECA	GRANDE QUERO	VILLA- FAPILA	TOBOSO II	GRANDE	LARGA VILLACAÑAS	PALMAR TROYA	CIGAR. RERA	RETA- MAR	NAVAL- MORAL	PEDRO MUÑOZ	CAMINO VILLA- FRANCA
	IV-79	XI-78	XI-78	XI-78	XI-78	XI-78	XII-79	XI-78	XI-76	XI-78	XI-78	IV-79	IV-79	XI-78	IV-79	IX-78
<i>Gymnodinium sp.</i>	23	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Halteria grandinella</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	26	,	,
<i>Mastogloia smithii</i>	,	,	,	,	,	,	,	53	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Chroococcus turgidus</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Chlamydomonas impressa</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Chlamydomonas humicola</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Ankistrodesmus saxiola</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Thalassiosira fluviatilis</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	2600	,	,	,	,	,	,
<i>Chlamydomonas sp. (pir. duplicat)</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Chlamydomonas sp.</i>	,	,	,	,	,	,	2620	53	,	,	23	,	,	,	,	,
<i>Synechocystis sp.</i>	,	,	,	,	,	,	159	,	,	,	,	,	,	,	,	,
<i>Nitzschia obtusa</i>	,	,	,	,	,	,	,	188	344	,	,	,	,	,	,	,
<i>Oxyrhis marina</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	132	,	,	,	,	,	,
<i>Gennia commutata</i>	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	,	53	,	212	,	,

ses de la parte ácida de España (Armengol, 1978) y, en general, en los países europeos no áridos (Tonolli & Tonolli, 1951, en los Alpes; Margaritora et al., 1975).

Aguas dulces o algo mineralizadas, permanentes con grados variables de turbidez por eutrofia (4, 2, 1; 4, 2, 2; 4, 3, 2)

Constituyen un grupo heterogéneo, constituido por aguas estancadas en ríos o torrentes que detienen su flujo durante el verano. Son estanques artificiales, lagos y albercas contaminados o eutróficos, lagunas aprovechadas para el cultivo de peces, canteras, etc., es decir, en general, sistemas inmaduros o sometidos a tensión. El desarrollo de la vegetación acuática es escaso debido al desarrollo del fitoplancton, aunque pueden crecer, sin ser abundantes, *Zannichellia*, *Cladophora*, y *Typha*, en el litoral.

En el plancton, se encuentran poblaciones numerosas de rotíferos (*Keratella*, *Brachionus*, *Synchaeta*) y heterópteros (*Micronecta meridionalis*, *Sigara lutealis*).

Comunidades indicadoras. En el plancton, *Acanthocyclops sp. pl.*, *Daphnia longispina*, *Bosmina longirostris*, *Moina micrura* y *Ceriodaphnia quadrangula*. En el litoral, *Chydorus*

sphaericus. Estas especies presentan también un grado significativo de asociación en embalses eutróficos (en este caso, a menudo con *Daphnia galeata*).

Aguas algo mineralizadas (0,5 – 2,5 $^{0}/_{00} \approx 60$ meq/l totales), permanentes y transparentes (4, 1, 2)

Constituyen aguas de gran volumen. Las albercas representan los depósitos de origen artificial, habitualmente construidos cerrando con una presa de tierra la cuenca de un pequeño arroyo, con fines agrícolas. Los depósitos de origen natural se encuentran habitualmente relacionados con procesos cársticos, en materiales calcáreos. Muchas veces se forman a lo largo de sistemas circulantes (“thalwegs”) y se van conformando, combinando procesos de disolución, hundimiento de las calizas y precipitación química (formación de “macroours”). Otra forma de lagos cársticos con renovación de agua son los limnocrenos, que reciben aportes de agua por el fondo. En ocasiones, los **lagos** cársticos constituyen simples “ventanas cársticas”, es decir, torcas o dolinas originadas por hundimiento, que interceptan en mayor o menor grado el acuífero regional (Eraso et al, 1979). Generalmente son pobres en cloruros

Tabla 20. Grupos obtenidos de las diferentes combinaciones de parámetros ambientales: temporalidad (rangos del 1 al 4), turbidez (rangos del 1 al 3) y mineralización (rangos del 1 al 3). *Groups obtained by applying different combinations of the environmental parameters: temporality (ranges 1 to 4), turbidity (ranges 1 to 3) and mineralization (ranges 1 to 3).*

GRUPO	COMBINACIÓN DE PARÁMETROS AMBIENTALES	LAGUNAS											
A	4, 1, 1	333	363	156	387	252	120	247	136	116	390	345	25
		175	176	172	244	357	359	361	362	364	365	366	367
		368	369	371	372	402	401	400					
B	421+ 422+432	344	290	291	388	19	194	288	1	29	334	398	303
		328	311	204	42	201	4	32	122				
C	4, 1, 2	325	293	3	9	193	287	289	8	326	329	330	331
		253	221	140	260	2	168	137	7	192	335	277	6
		189	336	337	338	60	123	166	196				
D	3, 1, 1	171	170	323	159	265	145	164	50	86	178	129	160
		389											
E	3, 1, 2	321	301	300	31	103	228	151	322	386	51	84	83
		10	85	202	220	128	310	80	375	273			
F	112+212	92	55	394	195	106	104	212	110	117	203	107	79
		254	255	95	385	374	198	44	108				
G	2, 1, 1	179	115	302	163	41	114	40	213	16	121	169	162
		231	39	292									
H	3, 3, 2	324	314	318	138	191	319	262	141				
I	2, 3, 2	17	139	284	130	133	88	396	243	96	99	209	250
		281	276	37	248								
J	3, 3, 1	347	173	406	404	131	264						
K	2, 2, 1	197	98	113	112	158	21	353	28				
L	2, 3, 1	332	90	174	259	182	101	132	100	346	89	274	313
		348	165	161									
M	2, 2, 2	380	266	184	47	142	63	45	226	384	218	43	
N	3, 2, 2	299	148	233	186	152	144	210	59				
N	213+ 313+223 +323+ 233+333	68	53	69	208	81	211	187	52	67	320	78	70
		224	206	199	207	56	74	62	223	75	71	205	11
		245	109	571	82	185	93	48	94	102	225	91	
O	4, 1, 3	Salinas en general											

y más ricas en sulfatos y alcalinidad debida al calcio (3-6 meq/l). La riqueza en calcio determina la pobreza en fósforo y la baja productividad (Margalef, 1983). Los más profundos de estos lagos (de más de 7 m), se estratifican en verano, y la mezcla vertical acostumbra a verse frenada por su particular morfometría (menor cociente eje horizontal máximo/profundidad) y por la existencia de picnoclinas formadas por la resuspensión

de fangos de fondo en los limnócnos, o por encontrarse las aguas profundas en contacto con materiales más solubles.

El litoral se encuentra pobremente colonizado cuando el talud litoral es de fuerte pendiente. En las partes más someras (hasta 4-5 m) y en el litoral de las lagunas con menor pendiente, crecen *Potamogeton pectinatus*, *P. coloratus*, *Myriophyllum*, *Chara hispida*, *Chara aspera* y *Nitellopsis*

Tabla 21. Grupos de lagunas definidos en base a las afinidades faunísticas que se han utilizado para el cálculo de la matriz de afinidades. Los grupos son los mismos que en la tabla 12 pero se han eliminado las lagunas de las que no se poseían análisis químicos. *Groups of lagoons defined according to their faunistic affinities which have been used to calculate the affinity matrix. The groups are the same as those in table 12, but the lagoons for which no chemical analyses are available have been eliminated.*

GRUPOS	LOCALIDADES													
1	333	330	363	344	144	10	3							
2	143	325	324	260	255	253	252	145	138	310	262	86	293	292
	178	163	160	387	247	136	83	192	175	9	367	366	402	401
	369	359	400	362	361									
3	290	159	347	29	4									
4	338	336	335	331	8									
5	287	176	174	171	188	169	254	170	291	189	123	5		
6	323	334	329	328	248	288	289	313	303	195	168	166	201	59
	203	182	120	60	375	345	33	204	346	343	342	2	398	1
7	390	389	388	218	374	129	117	107	47	110	45	326	51	300
	298	301	299	128	164	50	31	337	196	165	140	167	113	265
	115	114	111											
8	213	158	179	121	386	79	321	55	394	7				
9	250	21	302	231	16									
10	406	404	318	266	264	137	324	244	273	28				
11	319	131	132	139	106	191	99	87						
12	332	253	284	276	25									
13	322	112	105	41	220	172	32							
14	118	98	259	100	101	90	96							
15	396	234	197	161										
16	286	395	234	226	88									
17	162	152	221	84	122	85	130	42						
18	380	149	384	22										
19	209	151	95	77	63	185	92	78	81	65	64	80	194	233
	212	228	184	148	142	133	281	108	44					
20	276	40	39	103	37	210	205	186	198	141	274	19		
21	102	225	93	54	53	48	187	82	76	224	206	94	91	71
	70	97	69	199	62	211	208	52	207	109	75	223	311	74
	72	385	320	56	245	73	67	57	43	12	11			

obtusa. En el litoral se desarrollan, como helófitos, *Phragmites australis* y *Cladium mariscus*. Entre la vegetación y el sedimento del litoral viven *Unio*, *Atyaephyra desmarestii*, *Ephydatia*, *Ophrydium*, *Gammarus pungenis*, larvas de insectos (odonatos), nemátodos (Margalef, 1946, Miracle, 1976).

En el plancton se encuentran rotíferos (*Filinia*, *Polyarthra*) (Miracle, 1976, Avila *et al.*, 1984) y *Chaoborus flavicans*.

Comunidades indicadoras de lagos cársticos.- En el plancton, *Daphnia longispina* y *Tropocyclops*

prasinus. En comunidades más complejas aparecen diatómidos: *Eudiaptomus padanus* en Bastus, y una forma planctónica y despigmentada de *Arctodiaptomus salinus* (probablemente una variedad o ecotipo de ésta) en aguas cársticas. En el litoral se encuentra el *Acroporo-Eucyclopidetum macruroides* y *Macrocyclus* sp.pl., como especies más características.

En estancas y otras lagunas no cársticas, las comunidades son muy similares a las de aguas totalmente dulces. En el litoral, se desarrolla preferentemente el *Chydoro-Eucyclopidetum serrulati*.

Tabla 22. Límites ecológicos entre los que se sitúan las alianzas y asociaciones definidas en este trabajo. El número de casos se refiere al número de lagunas o inventarios sobre los que se han calculado los valores estadísticos de la tabla. *Ecological boundaries delimiting the alliances and associations defined in this study. The number of cases refers to the number of lagoons or inventories on which the statistical values of the table have been calculated.*

COMUNIDAD	Nº de lagunas	TEMPORALIDAD (%)				TURBIDEZ (%)			Nº de casos	SALINIDAD			
		1	2	3	4	1	2	3		Min.	Mix	σ_{n-1}	Media
Alianza <i>Daphnion longispinae</i>	144	3	17	21	59	68	20	6	83	0.51	90.30	18.95	13.91
Asociación 1	12	0	0	18	72	82	18	0	6	0.76	30.09	10.40	10.88
Asociación 2	52	2	11	29	58	79	11	8	27	0.82	21.88	5.55	7.69
Asociación 3	14	7	21	21	50	43	36	21	5	3.35	13.72	4.34	6.81
Asociación 4	9	11	0	0	89	89	11	0	5	5.91	31.92	10.95	12.63
Asociación 5	15	0	27	13	53	73	7	20	12	0.51	56.57	18.67	12.75
Asociación 6	42	2	25	17	55	49	32	20	28	2.22	90.30	26.65	22.55
Alianza <i>Simocephalium vetuli</i>	63	10	48	25	16	73	21	6	47	1.04	68.12	10.95	9.11
Asociación 7	39	5	36	36	23	72	26	2	31	1.04	68.12	12.33	9.59
Asociación 8	13	25	50	17	8	91	8	0	10	1.68	15.75	9.62	9.99
Asociación 9	11	10	90	0	0	54	18	27	5	2.80	8.48	2.14	5.0
Alianza <i>Mixodiptomion incrassati</i>	72	8	58	26	7	21	11	68	48	1.58	78.19	9.21	8.47
Asociación 10	16	0	31	56	12	19	12	68	12	1.82	20.47	5.11	6.25
Asociación 11	12	0	67	33	0	8	0	92	8	3.09	40.29	13.57	15.36
Asociación 12	5	0	80	0	20	20	20	60	5	2.39	14.85	5.17	6.26
Asociación 13	12	8	58	17	17	64	18	27	7	2.50	11.39	3.43	6.95
Asociación 14	8	25	75	0	0	12	12	76	7	1.58	21.83	7.08	6.00
Asociación 15	10	0	70	30	0	0	10	90	4	1.80	8.48	3.32	4.67
Asociación 16	9	33	56	11	0	22	22	56	5	2.66	78.19	32.94	27.67
Alianza <i>Arctodiptomion</i>	118	4	57	31	8	52	27	21	84	2.60	1907.53	393.68	287.16
Asociación 17	13	0	23	46	31	46	15	38	8	4.48	51.18	17.04	22.48
Asociación 18	8	25	75	0	0	25	50	25	3	55.99	105.58	26.84	74.85
Asociación 19	33	3	56	36	3	56	23	20	23	6.73	1907.53	410.27	173.34
Asociación 20	15	0	64	29	7	50	36	14	10	2.60	16800	38.91	32.65
Asociación 21	49	4	60	29	6	57	25	18	40	58.58	1766.1	393.98	481.31

Aguas dulces o algo mineralizadas, temporales y limpias (Sirnocephalium vetuli)

Aguas semitemporales, limpias y muy poco mineralizadas ($< 0.5 \text{‰}$) (3, 1, 1)

Constituyen charcas y lagunas de menos de 2 m de profundidad. En general son de cubeta y sedimento (turboso) propios, sobre materiales poco solubles (granitos, pizarras, cuarcitas, arenas o

gravas). Entre dos periodos secos puede mediar mas de un año. El fondo se encuentra iluminado en su totalidad, lo que permite una profusa colonización por parte de la vegetación acuática. Las especies coinciden con las del litoral de aguas permanentes, de los géneros *Myriophyllum*, *Ceratophyllum* y *Ranunculus* (en la franja más fluctuante), y *Chara aspera*. En el litoral suele encontrarse *Typha*. Las comunidades de insectos

	A	B	C	D	E	F
<i>Daphnia longispinae</i>	52	8,3	4,2	0	4,6	0
<i>Simocephalon vetuli</i>	3,9	27	5,4	0	13	0
<i>Mixodiptomion incrassati</i>	6	2	34	0	4,5	0
<i>Artemion salini</i>	0	0	0	100	0	0
<i>Arctodiptomion</i> Asoc. 17,18, 19, 20	3,9	9,1	5,3	0	20	3,7
<i>Arctodiptomion</i> Asoc. 21	0,8	1	0	0	1,2	61

Figura 27. Matriz de afinidades de los grupos formados por lagunas de composición faunística similar a nivel de asociación y de los grupos de lagunas formados a partir de la mineralización, la temporalidad y la turbidez en un sentido amplio. **A:** Aguas dulces y algo mineralizadas, permanentes; **B:** dulces y algo mineralizadas, temporales y limpias; **C:** dulces y algo mineralizadas, temporales y turbias; **D:** muy mineralizadas, permanentes; **E:** muy mineralizadas, temporales no saladas; **F:** muy mineralizadas, temporales, saladas. *Affinity matrix of the groups formed by lagoons of similar faunistic composition at the level of association and of the groups of lagoons formed according to the mineral content, temporality, and turbidity in a broad sense. A: Permanent, fresh, low mineral content waters; B: Temporal, clear, fresh, low mineral content waters; C: Temporal, turbid, fresh, low mineral content waters; D: Permanent, high mineral content waters; E: Temporal, high mineral content, non-saline waters; F: Temporal, high mineral content, saline waters.*

son muy ricas sobre todo en heterópteros y odonatos. Abundan hirudíneos, ácaros, gasterópodos y anfibios (*Rana*, *Triturus*).

Comunidades indicadoras. Las más persistentes coinciden con las del litoral de los grandes lagos: *Chydoro-Eucyclopidetum litorale*. Las más pobres, en sistemas poco maduros o impactados (canteras) se caracterizan por el *Tropocyclopidetum prasini*, con *Tropocyclops prasinus* en las aguas libres y *Chydorus sphaericus* en el litoral. *Diptomus castor* también aparece en estos ambientes. En sistemas más maduros y menos permanentes se desarrolla el *Eurycercetum lamellati*; *Megacyclops viridis* y *Ceriodaphnia reticulata* y *Simocephalus vetulus* son las especies más frecuentes. Son comunidades muy ricas en quidíridos: *Alona rectangula*, *Alona excisa*, *Ephemeroporus margalefi*, *Eurycercus lamellatus* y *Alona azorica*. Cuando hay diptomidos, los más característicos son *Diptomus kenitraensis*, *Copidodiptomus numidicus* y *Dussartius baeticus*.

Aguas temporales limpias y algo mineralizadas (3, 1, 2)

Las que tienen menos de 1‰ de salinidad tienen una tipología similar al grupo anterior y su comunidad más representativa es, también, el *Eurycercetum lamellati*. Las más mineralizadas corresponden en su mayor parte a etapas diluidas de las lagunas esteparias con potencialidad de poseer una salinidad aún mayor, como las de los grupos M y N. La profundidad no sobrepasa los dos metros (entre 0,5 y 1 m). En el fondo se desarrollan praderas de carófitos (*Chara aspera*) y *Zannichellia*. En el litoral, crecen *Cladium mariscus*, *Scirpus maritimus* y *Phragmites australis*.

Las comunidades de crustáceos son poco definidas. En general es frecuente *Daphnia magna*, *Megacyclops viridis*. Cuando hay diptomidos aparecen *Mixodiptomus incrassatus*, *Neolovenula alluaudi* o *Copidodiptomus numidicus*. Entre la vegetación vive *Alona rectangula*.

Aguas temporales y efímeras, limpias y algo mineralizadas (112, 211)

Son pequeñas lagunas y charcas, de menos de 60 cm de profundidad. Las menos mineralizadas (hasta 1,5‰) coinciden con pequeñas charcas sobre materiales arenosos y gravas. La vegetación acuática es abundante (*Ranunculus*, *Chara connivens*, *Juncus* en el litoral y las partes más someras). La comunidad más típica es el *Simocephalon vetuli*, con *Simocephalus vetulus*, *Canthocamptus staphylinus*, *Chydorus sphaericus* y *Diacyclops bicuspidatus*. Las más mineralizadas coinciden con las de mayor tamaño de este grupo, aunque la profundidad es más o menos igual. Algunas corresponden a estados diluidos de lagunas saladas. La vegetación es variable y depende del grado de salinidad; generalmente aparecen *Ranunculus* y desde *Chara vulgaris* hasta *C. aspera*, o incluso *C. galioides*. Estas se encuentran dentro del ambiente típico del *Arctodiptomion* (Dulce de Zorrilla, Grande de Jaén). En las más contaminadas aparece *Daphnia magna* como casi único componente de la comunidad, y en las menos contaminadas, se desarrolla el *Simocephalo-Daphnietum mag-nae*.

GRUPOS DE LAGUNAS																
															2,1,3	
															3,1,3	
															2,2,3	
	4,1,1	4,2,1	4,1,2	3,1,1	3,1,2	1,1,2	2,1,1	3,3,2	2,3,2	3,3,1	2,2,1	2,3,1	2,2,2	3,2,2	2,3,3	4,1,3
															3,3,3	
	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	Ñ	O
<i>Daphnietum longispinae</i>	153	30	54		37										71	
<i>Chydoro-Eucyclopidetum serrulati</i>	264		115	114	44	12	51	97								
<i>Acanthocyclopidetum</i>		74		59						125						
<i>Acropero-Eucyclopidetum macruroidis</i>	102		156													
<i>Tropocyclopidetum prasini</i>	37	21	73	87		18	38					38				
Ciclopídeos medianos	65	186	86	23	19	40			21			69		26		
<i>Euryceretum lamellati</i>	21	9	67	125	104	57	44				26	22	75	26		
<i>Simocephaletum vetuli</i>			24		69	85	136				59					
<i>Hemidiaptomo-Chirocephaletum diaphani</i>							178		50		83					
<i>Neolovenulo-Daphnietum obtusae</i>	43		26		36			143		91	67			56		
<i>Mixodiaptometum incrassati</i>						21		143	91	91		45				
<i>Diacyclops bicuspidatus</i>	50								105		83	53				
Comunidad poco desarrollada	87	25			71		43				63					
<i>Tropsetum mauritanici</i>									45		71	222				
<i>Branchipetum schaefferi</i>									111		91	56				
<i>Branchinecto-Daphnietum atkinsoni</i>									50					67		
<i>Daphnia magna</i>		47	26		74		45		43					67		
<i>Alona sp.</i>					48								154			
<i>Siocephalo-Daphnietum magna</i>						56			58				72	59	10	
<i>Arctodiaptometum wierzejski</i>		21			31	18	80	53	37			38		111	5	
<i>Arctodiaptometum salini</i>															688	
<i>Artemia salina</i>																1000

Figura 28. Matriz de afinidades entre los grupos de lagunas formados en base a características ambientales y entre los que poseen una comunidad de crustáceos similar (lagunas de *Daphnietum longispinae*...). En la fila de grupos formada por características ambientales el carácter estepario aumenta hacia la derecha, y en la columna de los grupos formados por características faunísticas, crece hacia abajo. Se señalan aquellas áreas donde la probabilidad de encontrar afinidades más altas es mayor (comparar con la matriz de la figura 27). *Affinity matrix between the lagoon groups formed according to environmental characteristics and those which contain a similar crustacean community (lagoons with Daphnietum longispinae...).* In the row of groups formed by environmental characteristics, the steppe tendency increases to the right, and in the column of groups formed by faunistic characteristics, it increases downward. The areas where the probability of finding affinities is highest are indicated (compare with the matrix of Figure 27).

Aguas temporales y efímeras, limpias y muy poco mineralizadas (2, 1, 1)

Generalmente se trata de aguas de poca importancia. La profundidad no suele exceder los 0,5 m. Su desarrollo es invernal o primaveral en las llanuras y estival en las localidades montañas. Normalmente se encuentran sobre sustrato rocoso (granito), a veces marmitas excavadas en la roca o en materiales pedregosos de sedimentos aluviales (terrazas aluviales, gravas, arenas). También pueden consistir en meros charcos de lluvia que inundan la vegetación terrestre, como por ejemplo en zonas de pastos. La vegetación acostumbra a ser muy abundante

debido a la poca profundidad y a la claridad de las aguas; son típicos *Ranunculus sp.pl.*, *Glyceria*, *Elatine*, *Callitriche*, *Veronica*, *Mentha*, *Chara fragifera*, *Chara aspera*, *Chara globularis*, en la zona inundada, y *Typha* en el litoral. En las aguas más finas se desarrollan también *Isoetes sp.pl.* La fauna bentónica es muy rica, con coleópteros, heterópteros (*Arctocoris*), dípteros y ostrácodos (*Cypris bispinosa*).

La comunidad de las aguas más efímeras se caracteriza por la presencia de diáptomidos intensamente coloreados de rojo y grandes eufilópodos. La mayoría de las especies parece poseer

mecanismos de dispersión limitados, por lo que su distribución se restringe a áreas concretas de la península. Esto crea una cierta diferenciación regional en la composición de las comunidades. En las localidades de llanura, la comunidad más característica de las aguas efímeras es el *Hemidiaptomo-Chirocephaletum diaphuni*, con *Hemidiaptomus roubauui*, *Diaptomus cyaneus*, *Chirocephalus diaphunus* y *Lepidurus apus*. Los elementos de esta asociación también se encuentran sujetos a variaciones geográficas; por ejemplo, *L. apus* es sustituido por *T. cancriformis mauritanicus* hacia el S, y *D. cyaneus* a veces lo es por *D. kenitraensis*.

En aguas algo más permanentes se desarrolla el *Simocephaletum vetulae*.

Aguas dulces o algo mineralizadas, temporales y turbias (Mixodiaptomion incrassati)

Aguas algo mineralizadas, semitemporales y turbias (3, 3, 2)

Constituyen lagunas extensas o pequeñas balsas explotadas como abrevaderos para el ganado ("charcas ganaderas"). Las más permanentes son artificiales y provienen del ahondamiento de charcas naturales temporales o del confinamiento de escorrentías. El sustrato generalmente es arcilloso o margoso. La vegetación es escasa debido a la turbidez y las fluctuaciones de nivel, y suele distribuirse en función de la morfología de la balsa. En las menos profundas puede hallarse *Zannichellia pulustris*, *Groenlandia densa* y *Chara globularis*, distribuidas por las zonas centrales, mientras que *Ranunculus* sp. suele ocupar el anillo litoral, muy característico y representativo de la vegetación de aguas temporales de la cubeta original.

En lo que respecta al poblamiento animal, es característica la presencia de insectos (*Sigara lateralis*, *Boyeria* y *Cardulogaster*, larvas de *Chaoborus*), el oligoqueto *Tubifex*, en el barro del fondo, anfibios (larvas de *Pelobates*, *Pleurodeles*) y ostracodos (*Ilyocypris gibba*). Las asociaciones más características son el *Neolovenulo-Duphnetum obtusae* y el *Mixodiaptometum incrassati*. La primera incluye a *Neolovenula*

alluaudi, *Duphnia obtusa*, *Tropocyclops prasinus* y *Cyclops*. La segunda incluye a *Mixodiaptomus incrassatus*, *Ceriodaphnia quadrangula* y *Daphnia similis* y parece tener relación con ambientes menos persistentes o que presentan más fluctuaciones de nivel. Además, esta asociación frecuentemente incluye a especies típicas de aguas temporales, como *Streptocephalus torvicormis*. En ambas asociaciones se presentan estados de transición, ya que con frecuencia, *Mixodiaptomus incrassatus* y *Neolovenula alluaudi* aparecen en una misma muestra.

Aguas algo mineralizadas, temporales y turbias (2, 3, 2)

Constituyen lagunas esteparias de desarrollo invernal y primaveral. El tamaño es variable y va desde extensas lagunas hasta charcas y labajos. En ocasiones, estas aguas se recogen en simples hondonadas y cunetas de carretera, o simplemente inundan campos. El sustrato es, generalmente, constituido por margas y arcillas capaces de ceder un cierto residuo mineral al agua. El llenado depende en su mayor parte de las lluvias, si bien en algunos casos, la dinámica hídrica de las lagunas está conectada a acuíferos importantes, que también pueden tener una gran influencia en su composición química. La mineralización es muy variable y depende del año hídrico. En realidad, muchas de estas lagunas pasan por fases sucesivas a lo largo del año, que incluso incluyen situaciones de agua clara y mucho más mineralizada. Aquí se recogen aguas de hasta el 3‰ de salinidad. La vegetación es escasa en las épocas de mayor turbidez: faltan los helófitos en las menos persistentes y, en las que conservan el suelo relativamente húmedo durante la época de sequía, se mantienen *Scirpus litoralis* y *S. maritimus*, y *Typha*. Entre los limnófitos, se cuentan *Tolypella glomerata* y *Chara vulgaris*, de características mesohalinas, y *Ranunculus baudotii*.

La comunidad característica es el *Branchipetum schaefferi*, con *Metacyclops minutus*, *Mixodiaptomus incrassatus*, *Branchipus schaefferi*, *Duphnia atkinsoni* y *Moina brachiata*. Esta asociación constituye el elemento básico en todas las aguas turbias y temporales espaiolias, y podría

considerarse el tipo de aguas esteparias del centro de España. La concurrencia de otras especies también muy características con otras asociaciones que se describen más adelante y que tienen expresión en otras regiones.

En ambientes poco maduros, en las etapas iniciales de la sucesión, predomina una comunidad tipificada por *Diacyclops bicuspidatus*, al que acompaña un número variable del resto de las especies argilófilas, y en ambientes algo más persistentes, se desarrolla el *Mixodiaptometum incrassati*.

Aguas dulces, semitemporales y turbias (3. 3. 1)

Constituyen charcas ganaderas, muy similares a las comentadas en el caso de la combinación de características 3, 3, 2 y en canteras. En las situadas en ambientes esteparios, la menor mineralización corresponde a etapas más diluidas de esas mismas lagunas, y la composición biótica cambia muy poco; se desarrollan principalmente el *Neolovenulo-Daphnietum obtusae* y el *Mixodiaptometum incrassati*. En las situadas en ambientes más húmedos, la permanencia del agua es mayor, y se comportan casi como aguas permanentes eutróficas o contaminadas; éstas son frecuentes en regiones de dehesas, en verano. La comunidad característica cuenta con *Acanthocyclops* sp.pl, *Chydorus sphaericus* y *Moina micrura*.

Aguas dulces, temporales y de turbidez moderada (2, 2, 1)

Se forman en áreas inundables, cunetas, depresiones en los campos de cultivo y, a veces, constituyen charcas y lagunas bien definidas. El sustrato casi siempre es arcilloso o margoso. La concentración de sólidos inorgánicos en suspensión da al agua un aspecto fangoso, de coloración variable entre rojo ladrillo y gris ceniza. El desarrollo es invernal o primaveral, y se encuentran distribuidas por las regiones esteparias. La vegetación acostumbra a ser escasa y consta de especies que requieren poca luz, como *Chara globularis* y *Ranunculus* sp.pl, y algunos helófitos de poca altura (*Eleocharis* gr. *palustris*).

La comunidad de crustáceos está caracterizada por la asociación *Triopsetum mauritanici*, y tiene

su expresión más desarrollada en el S de España. Las especies más frecuentes son *Ceriodaphnia quadrangula*, *Moina brachiata*, *Mixodiaptometum incrassatus*, *Metacyclops minutus*, *Triops cancriformis mauritanicus*, *Streptocephalus torvicornis* y *Dunhevedia crassa*. Ocasionalmente, aparecen en esta comunidad especies de un interés faunístico y ecológico relevante, como es el caso de *Daphnia bolivari*, *Alona nuragica*, *Ephemeroporus phintonicus* y *Cyzicus grubei*.

Aguas muy mineralizadas, temporales (medios salinos) (Arctodiptomion)

Aguas temporales de turbidez variable y sin sabor salado (2, 2, 2)

Forman lagunas esteparias, generalmente poco profundas (menos de 50 cm). Son medios típicamente poiquilohalinos, en los que la salinidad puede presentar fluctuaciones notables en espacios de tiempo relativamente cortos. Sin embargo, en ningún caso se han medido salinidades mayores del 7 ‰. En este grupo se incluyen las aguas sodicas, con alcalinidades muy elevadas. Aparecen en cuencas endorreicas, sobre materiales arcillosos o margosos, y sobre los que actúan concentrando sales (formación de suelos salinos) o asociadas a descargas de acuíferos regionales de flujo largo. La capacidad biogénica de estos sistemas suele ser elevada. Los fondos aparecen cubiertos por praderas de *Chara* (*C. aspera*, *C. canescens*), y el litoral se coloniza por *Phragmites*. Las lagunas más extensas constituyen enclaves importantes de hibernación de aves de paso.

Las etapas iniciales de colonización de las lagunas, caracterizadas por una mayor turbidez y menor salinidad, se caracterizan por el desarrollo del *Brachinecto-Daphnietum atkinsoni*, con *Daphnia atkinsoni*, *Macrothrix hirsuticornis*, *Mixodiaptometum incrassatus* y *Chirocephalus diaphanus*. Como especies acompañantes de gran valor indicador, cabe señalar a *Pleuroxus letourneuxi*, *Branchinecta ferox* y *Metacyclops minutus*. En aguas algo más saladas y estables, aparece el *Simocephalo-Daphnietum magna*, con *Simocephalus expinosus*, *Daphnia magna*, *Pleuroxus letourneuxi* y *Arctodiptometum wierzejski*

como especies más frecuentes. La comunidad de *Alona salina*, con *Mixodiaptomus incrassatus*, *Moina brachiata* y *Daphnia atkinsoni* tipificaría los medios más alcalinos (sódicos).

Aguas semitemporales, de turbidez variable y sin sabor salado (3, 2, 2)

Constituyen sistemas muy similares a los anteriores, pero en general más profundos (de hasta 1-2 m). Algunos pasan varios años sin secarse. La mineralización es más estable que en los medios temporales, y también encuentra su límite aproximado en el 7 ‰ de salinidad. La vegetación sumergida es muy abundante: *Potamogeton pectinatus* crece en el fondo en las menos saladas, además de *Chara canescens* y *C. aspera*, que acostumbran a formar grandes tapices en el fondo; en el litoral, crecen *Carex*, *Phragmites australis* y *Arundo donax*.

La comunidad de crustáceos característica es el *Arctodiaptometum wierzejski*, con *Arctodiaptomus wierzejskii*, *Daphnia magna* y *Cyclops* sp. como especies más frecuentes, en todos los casos. El resto de especies que aparecen, está en función de otras características de las lagunas; por ejemplo, *Moina brachiata* aparece en las más turbias; *Acanthocyclops* en las menos salinas y más eutróficas; *Diacyclops bicuspidatus* en las de situación invernal.

Aguas saladas, temporales y semipermanentes, de turbidez variable

Forman lagunas de extensión variable en cuencas endorreicas. Los valores de salinidad son muy variables, y se sitúan por encima de los 100 meq/l (suma de aniones), de modo que siempre confieren sabor salado al agua. En las épocas secas se forman salmueras y precipitan sales formando costras, a veces de un grosor considerable (varios centímetros) de minerales, que varían según las regiones del país (Pueyo, 1979-80). El poblamiento vegetal es muy característico y queda limitado en su perímetro por la comunidad halófila de *Salicornia*. Los helófitos más característicos de la orilla son *Scirpus maritimus*, *Juncus maritimus*, y *Phragmites australis*, entre otros. El sedimento suele estar muy reducido y compuesto

por fangos sapropélicos; en la capa superficial se forman tapetes microbianos, con cianofíceas en las capas superficiales (*Microcoleus*) y bacterias rojas del azufre (*Lamprocystis*) subyacentes. Es típica la formación de una pradera de carófitos, típicamente de *Chara galioides* y *Lamprothamnium papulosum*, a veces acompañada de especies de *Tolypella* y *Ruppia*, y también de la hepática *Riella heliocophila* y *Althenia filiformis*. Estas lagunas son las más importantes en el soporte de la avifauna en España.

Las comunidades animales aparecen bastante simplificadas debido a la rigurosidad del ambiente. *Sigara selecta* y *Sigara stagnalis* son muy características, además de *Fabrea salina*, *Brachionus plicatilis*, *Hexarthra fennica* y *Heterocypris salina*. La comunidad de crustáceos típica es el *Arctodiaptometum salini*, con *Arctodiaptomus salinus*, *Cletocamptus retrogressus* y *Daphnia mediterranea*. En aguas turbias aparece *Moina salina* con *Branchinella spinosa* o *Branchinecta media*. *Daphnia magna* y *Alona salina* aparecen en los períodos más diluidos.

Aguas saladas, permanentes y claras (4, 1, 3)

La mayoría consisten en tanques de concentración de sales de las salinas que aparecen, predominantemente, en la faja costera. En la península, el único ambiente natural de estas características es la laguna Salada de Chiprana de interés por la buena conservación de sus tapetes microbianos. *Lamprothamnium papulosum*, *Althenia filiformis*, *Ruppia* y *Najus marina* representan los macrófitos sumergidos cuando la salinidad no es excesiva. *Artemia salina* es la única especie de crustáceo que caracteriza este agua.

Comentarios generales sobre las comunidades

Las comunidades ibéricas de país húmedo guardan una notable afinidad con las de países centro-europeos. Las planctónicas de lagos de alta montaña, con *Daphnia longispina* y un diatómido, se corresponden con las de los grandes lagos de Centroeuropa (Maggiore, Tonolli & Tonolli, 1951) y las que poseen *Tropocyclops prasinus* con lagos de todo el mundo. Las comunidades litorales ibéricas destacan por su mayor diversidad. Por

ejemplo, la mayoría de las descritas en Flossner (1964) corresponden a nuestro *Chydoro-Eucyclopidetum serrulati* y el *Acropero-Eucyclopidetum macruroidis*. Margalef (1958) llega a una clasificación similar de las comunidades en base al estudio de afinidades entre pares de especies. La comunidad de *Daphnia longispina*, un diaptómido (*Diaptomus castaneti*) y *Cyclops strenuus* corresponde a aguas de montaña de la región pirenaico-cantábrica, y se encuentra asociada a la alianza *Euastrion*, propia de ambientes ácidos de turbera, ricos en diatomeas y desmidiáceas.

El *Tropocycletum prasini* con *Tropocyclops prasinus* y *Ceriodaphnia reticulata* corresponde a la comunidad de crustáceos del *Cladophorion*; el *Acropero-Eucyclopidetum macruroides*, con el *Arnphipleurion*, en aguas sobre calizas y margas con mucho calcio y pocos cloruros (coinciden significativamente *M. albidus* y *E. macruroides*). El *Eurycercetum lamellati* corresponde a la comunidad de crustáceos del *Tribonemion* y *Euastrion* de aguas ricas en hierro (coinciden significativamente *Megacyclops viridis*, *Alona rectangularis*, *Eurycercus lamellatus*, *Scapholeberis*, *Ephemeroporus*). El *Simocephaletum vetuli* y el *Hemidiaptorno-Chirocephaletum diaphani* guarda relación con aguas ricas en hierro, en las que se desarrolla el *Tribonemion*.

El *Hemidiaptorno-Chirocephaletum diaphani* es muy característico de aguas temporales de clima subhúmedo. En general, consta de varias especies de diaptómidos de tamaños diferentes, cuyo significado ha sido ampliamente discutido (Hutchinson, 1967, Gauthier 1928), varios quidóridos y eufilepodos. Entre los diaptómidos, *Diaptomus cynaeus* (sensu lato) es común a todas las asociaciones que aparecen en los diferentes países que rodean el Mediterráneo. El resto de las especies varía, lo que hace a este grupo particularmente útil en el análisis biogeográfico y ecológico de las comunidades.

La alianza *Mixodiaptomion incrassati* incluye todas aquellas isocias en las que aparecen una serie de especies argilófilas, entre las que se encuentran, también, varias especies de diaptómidos. El *Neolovenulo-Daphnietum obtusae*, tan frecuente en nuestras aguas esteparias, falta en Argelia y

Túnez, y en cambio, aparece como característico en aguas semipermanentes de los "thalwegs" del Sahara central (Gauthier, 1931). En Argelia y Túnez, *Mixodiaptomus incrassatus* aparece con *Metadiaptomus chevreuxi* y con *Daphnia carinata* formando una asociación bastante frecuente en aguas temporales con cierta persistencia, de la región sub-estépica (Gauthier, 1928), que recuerda al *Mixodiaptometum incrassati*.

La isocia de aguas fangosas efímeras, caracterizada por la ocurrencia de diaptómidos y grandes eufilepodos (anostráceos, notostráceos y conostráceos), tiene representación en todo el mundo (Bayly & Williams, 1973, Rzóska, 1961, Hartland-Rowe, 1966). Como en los casos precedentes, la combinación a nivel de tipos biológicos se mantiene, pero cambian las especies. En España, las diferencias se dan incluso entre regiones del N y del S, lo que reafirma la idea de que la tendencia a la formación de endemismos es máxima en este tipo de ambientes (Rzóska, 1961). El *Triopsetum mauritanici* español tiene sus comunidades homologas en las áreas estépicas de Argelia y Túnez, y en Mallorca en las que *Mixodiaptomus incrassatus* se encuentra sustituido por *Metadiaptomus chevreuxi* y *Cyzicus* por *Leptestheria mayeti* (Gauthier, 1928; Jaume, 1989). En Sudán, cambian prácticamente todas las especies (*Leptestheria aegyptiaca*, *Streptocephalus proboscideus*, *S. vitreus*, *Metadiaptomus rnauretanicus*, etc.) (Rzóska, 1961). Muy interesantes son, también, las comunidades de Baleares, en las que *Triops cancriformis mauritanicus* es sustituido por la forma *simplex*. (Mayol, 1977).

La alianza *Arctodiaptomion* se relaciona con aguas de salinidad elevada. *Arctodiaptomus wierzejskii* es, seguramente, una de las especies de diaptómido más oportunista y capaz de colonizar ambientes diversos (Hutchinson, 1967). En Menorca es el diaptómido más común, y vive en lugares en los que normalmente se encuentran otros diaptómidos (Pretus, com. pers.). Puede incluso colonizar grandes embalses (Armengol, 1978). En España, su ambiente tipo está bien caracterizado y aparece significativamente asociado a *Daphnia magna*. En el N de África (Gauthier, 1928) es bastante frecuente y general-

mente su presencia no coincide con la de eufilópodos, lo que indica que se trata de medios más estables. Prácticamente el *Arctodiptometum wiersejskii* español corresponde al del N de Africa. La comunidad de ambientes salados se encuentra restringida a pocas especies, y son prácticamente idénticas en todo el Mediterráneo occidental. El *Arctodiptometum salinae* se repite en ambientes de Africa del Norte (Gauthier, 1928) y en Cerdeña (Margaritora, 1971). En las regiones orientales de la zona Mediterránea se sabe de la existencia de *Moina salina* y *Daphnia mediterranea* (Negrea, 1983). La comunidad de *Artemia salina* es cosmopolita.

Sucesión: cambios temporales en las comunidades de crustaceos

La sucesión opera a diferentes escalas de tiempo en los sistemas acuáticos. A largo plazo, el estado actual de la comunidad propia de un lago es el resultado de factores históricos y adaptativos. Tras las primeras colonizaciones, generalmente llevadas a cabo por especies oportunistas y eurioicas, van apareciendo especies más estrechamente adaptadas a aquél biotopo particular, que seleccionan positivamente. Las diferentes relaciones entre las especies y los cambios ambientales guían la evolución de las comunidades hacia estados que se suponen de mayor eficiencia en la utilización de la energía y de mayor estabilidad. La edad de los diferentes ecosistemas lacustres es ilustrativa al respecto; los lagos originados durante las últimas glaciaciones poseen una fauna más pobre y cosmopolita que la de los lagos antiguos, e incluso que la de las lagunas de las regiones áridas que quedaron fuera de la intervención de los glaciares.

Parece obvio que la evolución de las comunidades tiende hacia situaciones óptimas, a juzgar por las regularidades que aparecen en la composición de comunidades de ecosistemas homólogos de todo el mundo. Si bien hay una gran diferenciación regional en la composición de las faunas, los tipos biológicos se mantienen, llegándose a formar auténticas comunidades "replica" o vicarias, cuya expresión más significativa tiene lugar en los sistemas esteparios.

A corto plazo, se registran cambios cíclicos en la estructura de las comunidades. Estos suelen encontrarse ajustados al ciclo anual de los parámetros climatológicos de más peso en cada país o cada sistema acuático. En los grandes lagos naturales, la temperatura y la intensidad de radiación son los factores que más inciden en la biota acuática. En los embalses, a estos factores se añaden la tasa de renovación y las fluctuaciones de nivel, y en los sistemas temporales, el régimen hídrico.

No todas las especies siguen un comportamiento similar en la sucesión anual. Las especies de ciclo corto, en general de pequeño tamaño y tasa de reproducción elevada (estrategas de la r) presentan, en general, un comportamiento menos previsible que las de ciclo más largo, de desarrollo más lento y de mayor capacidad competitiva (estrategas de la K). En este sentido, se contraponen cladoceros pequeños-cladóceros grandes o cladóceros-copépodos.

La naturaleza de los cambios es muy diferente en cada caso. En las aguas permanentes, en las que las condiciones ambientales varían relativamente poco a lo largo del año, la sucesión responde a los ritmos internos del ciclo biológico de las especies y a las relaciones interespecíficas. Esto se complica en regímenes más fluctuantes en los que las especies que se van sucediendo tienen que estar, además, adaptadas a las características ambientales de cada situación en particular, como sucede, por ejemplo, en los sistemas poiquilohalinos.

En las aguas temporales, el ciclo hídrico es el factor determinante de la sucesión. La alternancia de fase húmeda y seca se sucede a lo largo de periodos más o menos largos y regulares. El poblamiento de este tipo de aguas también responde a dos tipos de estrategias, aunque en este caso la duración de vida no va ligada al tamaño: el de adaptación y resistencia (K) y/o el de gran capacidad de colonización (r). Los ambientes más estables permiten el desarrollo de comunidades K, entendiéndose por estabilidad la persistencia de condiciones ambientales similares a lo largo del tiempo, que permitan un enriquecimiento paulatino de especies y su coevolución. Este es el caso de los pobladores de los ambientes tempora-

les áridos. La delimitación espacial de estos ambientes es difícil y es preferible darle un sentido regional, ya que no acostumbra a coincidir con la de las cubetas inundables.

En ambientes menos estables, es decir, los que no permiten adaptación posible al régimen de fluctuación y sólo pueden ser poblados por colonizadores exógenos, las comunidades se encuentran más empobrecidas en especies y predominan los estrategas de la r. En los que pierden las especies o los gérmenes periódicamente (por ejemplo, en el caso de balsas de riego o lagunas en el cauce de un río) predominan las etapas iniciales de la sucesión a lo largo del ciclo, etapas que se caracterizan por la presencia de especies eurioicas y oportunistas, de gran capacidad de colonización (*Tropocyclops prasinus*, *Chydorus sphaericus*).

Los estudios del ciclo anual del zooplancton son clásicos en limnología. La mayoría de los realizados en España corresponden a aguas de gran volumen (Armengol, 1984; Toja, 1980; Miracle, 1976; Avila *et al* 1984; Cruz, 1981). El de Sabater (1982) constituye una buena aproximación cuantitativa al ciclo de las poblaciones de crustáceos en aguas de pequeño volumen.

A continuación se incluyen algunos ejemplos de la evolución de los filópodos y copépodos en una serie de lagunas o charcas tipo a lo largo de un ciclo anual o de un periodo de inundación, respectivamente.

Ejemplo de la evolución anual de una laguna permanente, limpia y poco mineralizada de llanura, la laguna de Guialguerrero.

Esta laguna se encuentra situada en el término municipal de Cubel (Zaragoza), a 1000 m sobre el nivel del mar, entre campos de cultivo de cereal. Su contorno es circular y mide, aproximadamente, 250 m de diámetro. El nivel varía entre 60 cm y 1 m a lo largo del año, con una profundidad máxima de 3 m. Las aguas son muy poco mineralizadas, de carácter carbonatado-cloricas (alc.: 2-3,25 meq/l, Cl⁻: 0,60-1,75 meq/l, SO₄²⁻: 0,40-1,30 meq/l), y presentan un máximo de mineralización en primavera. La concentración de nutrientes permite calificar a la laguna de oligotrófica.

El fitoplancton se encuentra compuesto principalmente por criptofíceas (*Rhodomonas minuta*) y, además, por clorofíceas clorococales, desmidiáceas y crisofíceas, con una densidad de células oscilante entre 270 y 1100 por ml, con dos máximos, uno en invierno y otro a principios de verano (Comin *et al*, 1981). El litoral se encuentra totalmente colonizado por *Scirpus lacustris* principalmente, con *Typha* sp. y *Phragmites australis* en algunos puntos. Durante el periodo invernal, este amplio cinturón de helófitos interrumpe su periodo vegetativo y es incendiado. La vegetación sumergida se dispone formando círculos concéntricos. Cuando el nivel de agua es más alto, en primavera, se inunda la franja de fluctuación y allí crecen *Chara aspera*, *Chara delicatula* y *Potamogeton amphibium*; en zonas más profundas, en la franja sublitoral, se desarrollan *Potamogeton gramineus* y *Utricularia vulgaris*, esta última con floración en otoño e invierno. El resto de la cubeta se encuentra totalmente ocupado por *Potamogeton trichoides*, *P. pectinatus* y *Myriophyllum spicatum*. Las algas filamentosas del plancton son escasas (*Spirogyra*, *Zygnema*). Hay peces (*Tinca tinca* y *Barbus* sp.) y batracios (*Rana*). La laguna recibe frecuentes visitas del ganado. En otoño e invierno es también visitada por aves acuáticas que allí reposan y se alimentan de las infrutescencias del *Potamogeton*.

La fauna de invertebrados es muy rica en el litoral durante todo el año. Destacan las larvas de insectos (*Cloeon dipterum*, odonatos, dípteros, heterópteros) y los ácaros. Entre los rotíferos (23 especies), los más característicos son *Platyas quadricornis*, *Euchlanys dilatata*, *Mytilina mucronata*, *Trichotria pocillum* y *Colurella colurus*.

Las comunidades de crustáceos corresponden al *Daphnietum longispinae* en el plancton, y al *Chydoro-Eucyclopidetum serrulati* en el litoral. La segregación entre ambas comunidades es clara, y a modo de ejemplo, se ofrecen algunos datos de frecuencias relativas de los crustáceos capturados en las aguas libres y entre la vegetación (tabla 23). La tabla 24 recoge las densidades de organismos presentes en el plancton a lo largo de todo el año (octubre 1980-octubre 1981), la cual se mantiene muy reducida durante todo el

ciclo considerado. La única especie de crustáceo que presenta cierta constancia en el plancton es *Tropocyclops prasinus*, que en esta laguna parece tener una sola generación anual; la máxima concentración de adultos acontece durante el verano, cosa que se explica por el carácter termófilo de la especie (Margalef, 1953) y porque dispone de una cantidad mayor de alimento. Por otra parte, parece que en verano también se ejerce un mayor esfuerzo reproductor, a juzgar por la concentración de nauplios observada en otoño. Los nauplios maduran lentamente durante el invierno, especialmente riguroso en esta zona, y comienzan a observarse individuos maduros en mayo; los máximos de nauplios se corresponden con mínimos en el número total de rotíferos, lo cual sugiere la existencia de procesos de exclusión mutua por competencia. El comportamiento anual de *Tropocyclops prasinus* es muy irregular, por lo que es difícil contrastar los datos de Guialguerrero con otros lagos. En España se comporta como una especie fugitiva frente a *Thermocyclops diwobskii*, con un máximo poblacional en invierno (Avila *et al.*, 1984), mientras que en Banyoles, corresponde a otoño (tras un periodo de inundaciones), lo que revela su carácter oportunista (Miracle, 1976). *Ceriodaphnia dubia* aparece en cantidades apreciables en el último muestreo de octubre. El resto de las especies del zooplancton pertenece en realidad al heleoplancton, por lo que su aparición en las muestras no se considera significativa en cuanto a la interpretación de su dinámica anual.

Ejemplo de evolución, durante el periodo de inundación, de una pequeña charca temporal, turbia y poco mineralizada: el lavajo del Cabezuelo.

Se encuentra situado en el término municipal de Las Cuerlas (Zaragoza), a 1000 m sobre el nivel del mar, y muy cerca de la Laguna de Gallocanta. Es de forma ovalada, con un eje máximo de unos 30 m de longitud. Su régimen de inundación es temporal, aunque la cubeta se halla algo profundizada artificialmente para asegurar la permanencia del agua durante más tiempo, para su explotación como abrevadero de ganado. El sustrato es

arcilloso. La mineralización de las aguas debe fluctuar significativamente a lo largo de la época de inundación, aunque no alcanza valores elevados; los valores correspondientes al mes de mayo de 1981 son los siguientes: Alc.: 1,2 meq/l; Cl⁻: 1,40 meq/l; SO₄²⁻: 2,29 meq/l. Los muestreos se hicieron durante una época de sequía persistente, por lo que el periodo de inundación duró relativamente pocos meses, de marzo a junio. La profundidad fue escasa (50 cm de máxima) y, pese a la turbidez, el poblamiento macrofítico llegó a ser importante. En algunos de los muestreos se observó estratificación térmica por debajo de los 20 cm de profundidad; probablemente, la existencia de un gradiente de concentración de sólidos inorgánicos en suspensión hacia el fondo estabilizaba la columna de agua.

La comunidad característica corresponde al *Mixodiatomum incrassati*, típico de las charcas ganaderas más fluctuantes. En la tabla 25 se recogen las frecuencias relativas de las diferentes especies a lo largo de los muestreos efectuados. La densidad de crustáceos se mantuvo elevada durante todo el periodo. En las etapas iniciales de la sucesión, *Mixodiatomus incrassatus* aparece como especie dominante con algunas acompañantes, entre ellas, el anostráceo *Streptocephalus torvicornis*, en estado larvario. A medida que discurre el tiempo, va aumentando la complejidad de la comunidad; aparece *Moina brachiata* y *Metacyclops minutus*, mientras que *M. incrassatus* va siendo paulatinamente sustituido por *Neolovenula alluaudi*. En las etapas finales, la charca se oblitera prácticamente de vegetación acuática, con *Ranunculus* en las partes más profundas, *Zannichellia palustris* en las intermedias y *Eleocharis gr. palustris* en el litoral, y aparecen pequeñas poblaciones de algunos quidóridos (*Dunhevedia crassa*) mientras que en las zonas de agua libre nadan los anostráceos, ya en estado adulto. En junio, la charca contenía tan sólo un charquito de fango con algunos heterópteros; las orillas se encontraban invadidas de abejas, muchas de ellas muertas, que se supone habían acudido a beber. Durante la época seca, el sedimento se cuarteaba, formando los polígonos característicos en este tipo de materiales. La separación

entre ellos, yendas de mas de 20 cm de profundidad, puede constituir un sistema efectivo para retener las formas de resistencia de las especies, impidiendo que sean arrastradas por el viento.

Ejemplo de la evolución de una charca temporal, semiturbia y poco mineralizada: charca de Las Naciones.

Se encuentra situada en el término de Almaraz (Caceres), a 400 m de altura sobre el nivel del mar. Consiste en una serie de charcos muy someros, de 30 cm de profundidad máxima, que se desarrollan ocasionalmente en el margen de la carretera, sobre el suelo aluvial cubierto de vegetación herbácea. La turbidez es variable y depende del estado de la vegetación que fija el sedimento, además de no ser uniforme en todos los charcos. La mineralización es reducida (entre 100 y 200 μ S de conductividad).

El muestreo se inició en febrero de 1984. Desde entonces hasta marzo de 1985 la charca ha pasado por dos periodos secos. El primero muy fugaz, entre abril y mayo, y el segundo más duradero, entre junio y noviembre. La comunidad corresponde al *Triopsetum mauritanici*. El inicio de la sucesión es diferente en mayo que en noviembre: en mayo faltan los diatómidos, y sólo aparecen ciclopidos (*Diacyclops bicuspidatus*, *Megacyclops viridis* y *Eucyclops serrulatus*), algunos cladoceros y larvas de anostráceos y notostráceos. La sucesión es truncada por la sequía del verano, y el suelo de la charca se cubre totalmente de gramíneas, que no tardan en constituirse en pasto seco. Las charcas vuelven a contener agua en noviembre. Los primeros estadios de la sucesión se caracterizan por su fase heterotrofica. El agua es muy poco mineralizada y adquiere un color rojizo-amarillento, probablemente debido a sustancias húmicas. La comunidad es muy pobre, y se encuentra dominada por larvas de diatómidos, de notostráceos y anostráceos, y aparecen algunos adultos y copepoditos de *M. incrassatus*. En el transcurso del tiempo, la comunidad se va enriqueciendo en especies, y van cobrando importancia relativa otros grupos (cladoceros y ciclopidos). En enero, la vegetación acuática se encuentra ya bastante

desarrollada (*Ranunculus*, *Callitriche* y *Glyceria fluitans*), y en febrero la superficie del agua se encuentra totalmente cubierta por el ranúnculo en flor. La naturaleza de la comunidad de crustáceos en esta época muestra su máxima complejidad, aunque es muy diferente de la del año anterior: Hay más diatómidos, y aparecen anostráceos (*Chirocephalus diaphanus*) y conostráceos (*Cyzicus grubei*), además de *Triops cancriformis mauritanicus*. Las etapas finales de la sucesión, en primavera de 1984, se caracterizaron por la dominancia de cladóceros, y en concreto, de quidóridos, la mayoría en poblaciones gamogenéticas, con machos y hembras epipiales. El aspecto de la charca era también diferente: la cubeta se encontraba colonizada totalmente por una pradera de carófitos (*Nitella*) y las aguas eran más claras.

La aparición de ciclopidos maduros en las primeras etapas de la sucesión se debe a que éstos pasan el período seco en fase avanzada de desarrollo, siempre y cuando el sedimento conserve un cierto grado de humedad (Prószyńska, 1962). *Cyclops* sp. aparece en noviembre, en pleno estado reproductivo, con más de un centenar de huevos por saco. La velocidad de desarrollo de los diatómidos es diferente; se desarrollan primero los de menor tamaño (*M. incrassatus*), después los intermedios (*Diaptomus kenitraensis*), y al final los mayores (*Hemidiaptomus roubauui*). Los anostráceos (*Chirocephalus diaphanus*) alcanzan la madurez sexual en un mes. La velocidad de desarrollo se encuentra regulada por la temperatura; se poseen muchos datos acerca del crecimiento de *Triops* bajo diferentes condiciones (Fox, 1949, Mathias, 1937). En esta charca, el crecimiento es muy lento, ya que se alcanza la madurez en aproximadamente dos meses, lo que esta por encima de la mayoría de las observaciones; por otro lado, la máxima longitud alcanzada (37 mm, cercos excluidos) no es muy elevada si se compara con la de ejemplares capturados en otras regiones españolas (Alonso, 1980). La sucesión de comunidades similares aparece descrita en trabajos sobre faunas de otros lugares del mundo. En el Lazio, Stella & Margaritora (1968) describen comportamientos similares en comuni-

dades de *Lepidurus apus*, *Mixodiptomus kupelwieseri* y *Hemidiptomus gurneyi*, en coincidencia con los descritos por Margraf & Maass (1982) en Cerdeña. En ambientes tropicales (Jartum), Rzóska (1961) describe una comunidad compuesta por tipos biológicos parecidos, en la que las etapas iniciales de la sucesión comienzan por *Moina* y *Metacyclops*, y *Triops* aparece formando densas poblaciones al final del ciclo. Este autor comenta la falta de economía del sistema, caracterizado por crecimiento rápido de las poblaciones en los primeros estadios, y por el hecho de que cientos de individuos de notostráceos y conostráceos sean sorprendidos, en plena madurez, por la sequía.

Ejemplo de la evolución anual de una laguna salada y temporal: la laguna de Gallocanta

Se encuentra formando parte de varios términos municipales en la zona de Gallocanta, en el límite de las provincias de Zaragoza y Teruel, a 1000 m de altura sobre el nivel del mar. La cubeta descansa sobre arcillas triásicas (Keuper). Es alargada, de unos 6 km de longitud por 2 km de anchura. El régimen es endorrkico y las aguas son clorurado-saladas (entre 25 y 199 g/l). El estado tró-

fico varia a lo largo del año como resultado de la competencia entre las poblaciones planctónicas y bentónicas. Los periodos húmedos de Gallocanta abarcan varios años y se estima que la laguna se seca aproximadamente cada 30 años. El periodo estudiado comprendió desde septiembre de 1980 hasta octubre de 1981, justo antes de la total desecación de la laguna, es decir, al final del último periodo de aproximadamente 30 años. Los datos impiden extraer conclusiones acerca del ciclo anual, ya que en realidad todos los parámetros varían conjuntamente de acuerdo con la reducción de volumen y la concentración de las aguas.

El bentos se mantuvo cubierto de caráceas (*Lamprothamnium papulosum* y *Chara galiooides*) desde el otoño hasta el invierno. En la primavera siguiente, no fue posible su germinación debido al aumento de salinidad. Hasta julio de 1981, la comunidad característica fue el *Arctodiaptometum salini*. La abundancia estacional del zooplancton aparece relacionada con los cambios en la concentración de sales y del fitoplancton, durante el periodo de estudio. *Arctodiaptomus salinus* fue dominante desde septiembre hasta mayo, mientras la salinidad se mantuvo alrededor

Tabla 25. Porcentaje de las diferentes especies inventariadas en el navajo del Cabezuelo (Las Cuerlas, Zaragoza) a lo largo del periodo de inundación. *Percentage of the species inventoried in the Cabezuelo pool (Las Cuerlas, Zaragoza) during the flooding period.*

	10 marzo	28 marzo	1 mayo	23 mayo
<i>Streptocephalus torvicornis</i>	larvas y huevos	larvas	larvas	1
<i>Daphnia atkinsoni</i>		8		10
<i>Daphnia similis</i>	5	2	5	
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	5	5	+	69
<i>Moina brachiata</i>		25	+	5.5
<i>Macrothrix hirsuticornis</i>				+
<i>Alona gutatta</i>				+
<i>Pleuroxus letourneuxi</i>			5	+
<i>Dunhevedia crassa</i>			15	10
<i>Chydorus sphaericus</i>				+
<i>Neolovenula alluaudi</i>			15	10
<i>Mixodiptomus incrassatus</i>	80	50	40	
<i>Metacyclops minutus</i>	+		10	8
<i>Eucypris virens</i>		10		
<i>Heterocypris sp.</i>	10			
<i>Cypridopsis newtoni</i>				+
<i>Potamocypris maculata</i>				2
<i>Brachionus quadridentatus</i>				+

Tabla 26. Presencia de las diferentes especies que forman parte de la comunidad de la charca de las Naciones (Almaraz, Cáceres) a lo largo de una serie de muestreos efectuados durante 1984 y 1985. (I=inmaduros). *Presence of different species which make up part of the Las Naciones pool community (Almaraz, Cáceres) shown during a series of samplings performed during 1984 and 1985. (I = immature).*

	1984				SECO					1985				
	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	X			X	X						X	X	X	X	
<i>Daphnia bolivari</i>	X														
<i>Pleuroxus letourneuxi</i>	X											X	X	X	
<i>Simocephalus vetulus</i>	X			X											
<i>Estatheroporus gauthieri'</i>	X														
<i>Dunhevedia crassa</i>	X			X	X									X	
<i>Moina brachiata</i>	X			X	X								X		
<i>Macrothrix hirsuticornis</i>	X														
<i>Macrothrix rosea</i>	X														
<i>Leydigia acanthocercoides</i>				X											
<i>Alona rectangula</i>				X											
<i>Alona azorica</i>				X	X										
<i>Chydorus sphaericus</i>				X										X	
<i>Daphnia longispina</i>				X											
<i>Diacyclops bicuspidatus</i>	X				X										
<i>Diaptomus kenitraensis</i>	X											X	X	X	
<i>Mixodiaptomus incrassatus</i>	X			X							X	X	X	X	
<i>Cyclops sp.</i>	X			X							X	X	X	X	
<i>Canthocamptus staphilinus</i>	X											X	X	X	
<i>Megacyclops viridis</i>					X									X	
<i>Eucyclops serrulatus</i>					X										
<i>Hemidiaptomus roubaui</i>												X	X	X	
<i>Chirocephalus diaphanus</i>					I							I	X	X	X
<i>Triops cancriformis mauritanicus</i>	X				I							I	I	X	X
<i>Cyzicus grubei</i>															X

de los 32 g/l, y las especies del fitoplancton eran relativamente grandes (*Chromulina* sp., *Pseudopedinella pyriformis*). A partir de esta fecha, su población fue decreciendo hasta desaparecer, en julio. Tras el aumento de la salinidad (de 75 a 100 g/l), los crustáceos fueron sustituidos por rotíferos y ciliados (*Brachionus plicatilis* y *Frabrea salina*), probablemente favorecidos por las nuevas condiciones tróficas (menor tamaño medio de las células de fitoplancton, como *Dunaliella*, *Lobocystis dichotoma* y *Nannochloris*, y probablemente bacterias, derivadas a su vez del estado detritico del sistema) (Tabla 27).

En el ciclo anual de *Arctodiaptomus salinus* se observan dos fases, una reproductora en verano,

coincidiendo con el máximo poblacional, y otra en otoño, en que la mayor densidad corresponde a nauplios. La fase reproductora primaveral se encuentra ligada a una mayor disponibilidad de alimento. De marzo a junio hay una sucesión de estadios desde nauplios a adultos, al mismo tiempo que las hembras se encuentran bien desarrolladas, intensamente pigmentadas de rojo y con sacos ovígeros de hasta 25 huevos (Fig. 29). La existencia de estas hembras de primavera caracteriza a todos los diaptomidos (Tonolli, 1949; Margalef, 1953). La densidad de machos fue más elevada que la de hembras, 10 que coincide con las observaciones de Roen (1957) y McLaren (1969) y se ha relacionado con que su duración

Tabla 27. Densidades de los diferentes organismos presentes en la laguna de Gallocanta a lo largo de los muestreos efectuados. La densidad se expresa en número de individuos por litro y corresponde a muestras obtenidas cerca de la superficie. *Densities of the various organisms found in the Gallocanta lagoon throughout the performed samplings. The densities are expressed in number of individuals per liter and corresponds to samples taken near the surface.*

	1980					1981				
	7-IX	24-IX	18-X	8-XI	26-XII	24-I	10-III	28-III	18-IV	1-V
<i>Arctodiaptomus salinus</i>										
Machos	14	5	29	48	40	25	46	6	28	32
Hembras	15	6	23	42	46	38	23	28	24	23
Copepoditos	29	11	24	80	8	19	73	92	197	139
Nauplios	13	31	14	176	146	112	98	512	153	112
<i>Cletocamptus retrogressus</i>	2	0,3	1	7		42	2	2		
<i>Moina salina</i>		2,4	0,5							
<i>Neterocypris salina</i>	0,5	0,7	+	2			3			
<i>Brachionus plicatilis</i>	+		8	18				8	117	57
<i>Fabrea salina</i>	74		+							

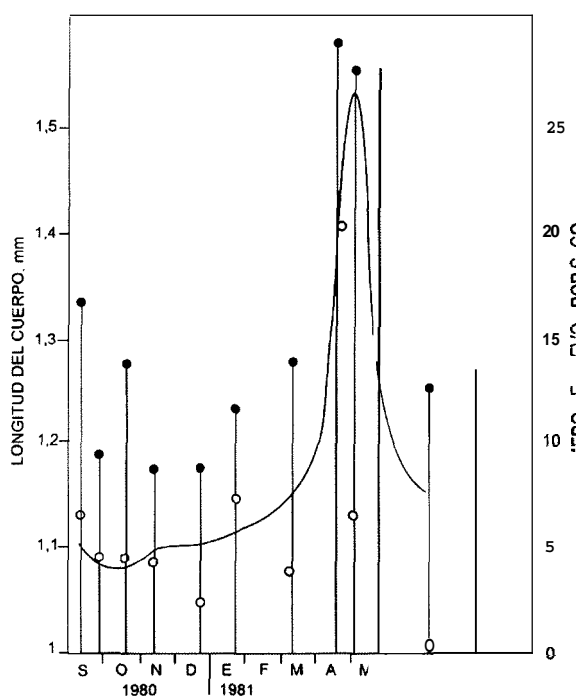


Figura 29. Evolución del tamaño medio de las hembras (círculos negros) y de los machos (círculos blancos) a lo largo del año en la población de la laguna de Gallocanta. La línea une las medias del número de huevos por saco en cada época. *Evolution of the average size of the females (black circles) and the males (white circles) throughout the year in the population of Gallocanta lake. The line joins the averages of number of eggs per sack in each season.*

de vida es relativamente menor (Ravera, 1955; Kibby, 1971) y con la necesidad de que las hembras sean fertilizadas por un gran número de espermatozoides. A mitad de verano aparecen, entre mezcladas, hembras de menor tamaño y débilmente pigmentadas, con 2-4 huevos grandes y oscuros por saco. Este fenómeno ha sido interpretado por Dussart (1967) como un mecanismo predictivo de la estación seca. Normalmente, la eclosión de los huevos durables tiene lugar en otoño, después del aumento del nivel del agua y su dilución. En Gallocanta, el máximo de densidad de nauplios fue observado en noviembre de 1980. Las poblaciones invernales se desarrollan lentamente a causa de las bajas temperaturas; los nauplios nacidos en otoño devienen adultos a principios de la primavera siguiente, y comienzan su actividad reproductiva.

Cletocamptus retrogressus es una especie típicamente bentónica. Sus densidades fueron relativamente altas en aguas cercanas al sedimento (200-300 individuos/litro). Su máximo en superficie, en junio de 1981, estuvo seguramente producido por la turbulencia debida al viento. La aparición de *Moina salina* fue ocasional.

BIOGEOGRAFÍA

En el modelado de la distribución actual de los biotas de agua dulce han intervenido factores ecológicos e históricos. La distinción entre ambos factores no es fácil y, desde luego, su importancia relativa es variable para los diferentes grupos taxonómicos y especies. Mientras que los factores ecológicos juegan un papel importante en la distribución de los organismos con mayor capacidad de dispersión, los geográfico-históricos lo hacen en la de las formas menos dispersables.

Desde el punto de vista geográfico, la península Ibérica ofrece excelentes perspectivas de estudio. Por un lado, posee una gran heterogeneidad ambiental como resultado de la acción combinada del clima y la geomorfología, ambas extraordinariamente diversas, que permite testar los factores ecológicos en las distribuciones. Por otro lado, e históricamente, se vio afectada de manera incompleta y marginal por las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno, lo que en líneas generales ha dado lugar a dos tipos de faunas: una muy antigua, que persistió en regiones que se mantuvieron al margen de las glaciaciones (fauna esteparia y subterránea), con marcadas afinidades circummediterráneas, y otra más moderna, procedente de colonizaciones recientes en las regiones que se encontraron bajo la acción de los glaciares y que han conservado un clima más húmedo, caracterizada por elementos europeos y nórdicos (algunos boreoalpinos).

Distribuciones atribuibles a factores ecológicos

Algunas especies aparecen prácticamente en todos aquellos lugares donde se dan las características ecológicas propias para su desarrollo. En el caso de lagos, embalses y ríos, es posible asociar áreas geográficas a determinadas propiedades del medio y superponer después, con éxito, las distribuciones de algunas especies. Sin embargo, en el caso de aguas más modestas, esto es más difícil, ya que pequeñas lagunas situadas en zonas áridas, lluviosas o montañosas pueden presentar simultáneamente propiedades ambientales similares y ser pobladas por las mismas especies.

La afinidad de las especies por ciertas características ecológicas es muy difícil de precisar ya que, por lo menos, habría que analizar varias adaptaciones simultáneamente, en relación con la composición química, el alimento, el género de vida, así como duración o persistencia de los huevos y mecanismos de "seguro" en relación con la vida activa. Sin embargo, puede esbozarse una primera división de las especies ibéricas de crustáceos al igual que Gauthier (1928) hace en el norte de África: especies características de país húmedo y especies de país seco, aridófilas o esteparias.

Especies de país húmedo

Sus biotopos más característicos corresponden a los tipos ya comentados, de aguas permanentes y temporales, poco mineralizadas y claras. Mantienen la humedad durante todo el año, ya

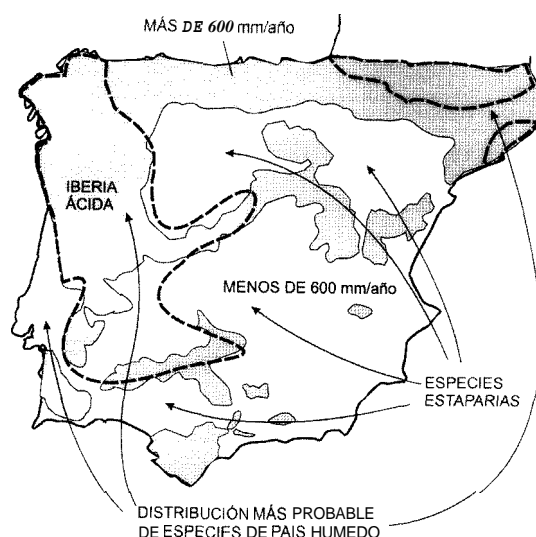


Figura 30. Áreas lluviosas (tramadas), silíceas (Iberia ácida) y secas (en blanco) de la península Ibérica. Los datos de precipitaciones proceden del Atlas climático de Europa (UNESCO 1970). Las especies esteparias se restringen a las regiones más secas, mientras que las de país húmedo son más frecuentes en área lluviosa y silíceas. Rainy (patterned), siliceous (Iberia ácida) and dry (in white) areas of the Iberian Peninsula. The rainfall data is from the Climatic Atlas of Europe (UNESCO 1970). The steppic species are restricted to the driest regions, while the wet and humid land species are more frequent in the rainy and siliceous areas.

que las más someras y temporales son colonizadas por abundante vegetación de reemplazo, que protege el sedimento y los gérmenes de la total deshidratación y del viento (dispersion de gérmenes) y la radiación.

La region occidental, el norte y las montañas de la península Ibérica son propicias para el desarrollo de este tipo de ambientes. Poseen una pluviosidad superior a los 600-700 mm anuales y generalmente son de substrato silíceo (Figura. 30). En regiones más áridas, las aguas permanentes y dulces se desarrollan naturalmente sobre materiales cuaternarios (arenas, gravas) o raiias, o son artificiales (albercas, piscinas, pilones, canteiras). Las temporales aparecen en invierno sobre este mismo tipo de substratos (sólo que mas someras) y, en verano, a lo largo de rios detenidos. Las especies típicas de este grupo integran las asociaciones del *Daphnion longispinae*.

Copépodos

1. Diaptómidos

En España se conocen 10 especies características de diaptómidos de pais húmedo. Entre las especies montañas, las más características son *Diaptomus castaneti*, *Eudiaptomus vulgaris* y *Mixodiaptomus laciniatus*.

Eudiaptomus vulgaris es exclusiva de Los Pirineos (Miracle, 1981), aunque también aparece en embalses que se alimentan de aguas procedentes de esta cordillera (Oliana, Armengol, 1978). Se trata de una especie abundantemente distribuida por Europa central, que no desciende hacia los países mediterráneos.

Mixodiaptomus laciniatus refleja en su distribución su carácter de especie estenoterma de aguas frías. Al N de Europa vive en aguas de pequeño volumen y, a medida que aparece más al sur, lo hace en lagos más profundos y más altos sobre el nivel del mar. En España aparece en los montes cantábricos, sierra Nevada y Los Pirineos. En esta última región se limita a la parte más occidental, caliza, mostrando una marcada exclusión con *Eudiaptomus vulgaris* (Miracle, 1981), de origen probablemente ecológico (*E. vulgaris* vive en lagos con sustrato silíceo, menos mineralizados).

Diaptomus castaneti es una especie típicamente ibérica, aunque se ha citado también en el sur de Francia (Dussart, 1967). Al igual que *E. vulgaris*, con la que comparte su distribución en Los Pirineos, sigue los sistemas montañosos silíceos (Cantábrico), siendo su localidad más meridional la Sierra de Gredos. Las formas *typica* y *major* presentan una distribución coincidente y probablemente su diferenciación morfológica no pase de ser una reacción a características ambientales determinadas (tiempo de permanencia del agua, radiación,...), aunque esto no ha sido comprobado.

Diaptomus cyaneus muestra una distribución muy poco diferenciada, ya que aparece tanto en localidades montañas como de llanura. Si su distribución se rige puramente por factores ecológicos, la razón de tal distribución podría radicar en que las localidades bajas, en invierno, muchas veces poseen características similares a las que presentan las montañas en verano. De todas maneras, parece que entre las formas montañas y de llanura (Miracle, 1981) hay una cierta diferenciación morfológica que necesita de estudios más detallados.

Eudiaptomus padanus, *Mixodiaptomus kupelwiesseri*, *Diaptomus castor*; *Diaptomus kenitraensis*, *Dussartius baeticus* y *Copiodiaptomus numidicus* representarían las especies de llanura y altitudes bajas. *E. padanus* cuenta con un área de distribución muy reducida, limitada a los lagos italianos al S de los Alpes, y en España, al Prepirineo (Estany de Bastus). Dado lo característico de estos lagos, la presencia de esta especie podría esperarse, al menos, en alguno de los demás lagos cársticos españoles, aunque su búsqueda ha sido infructuosa hasta el momento.

M. kupelwiesseri se encuentra acantonado en el NE de España, en localidades próximas al litoral de Barcelona y Girona, que verosimilmente constituyen la continuación ecológica de regiones templadas de la Europa meridional en contacto con el Mediterráneo, donde la especie es bastante frecuente. La dispersión de *M. kupelwiesseri* hacia otras regiones españolas se ha visto impedida por la gran solución de continuidad ecológica que suponen las cadenas montañosas.

sas del N y el NW, y las zonas áridas que se extienden al O y al S.

Diaptomus castor y *D. kenitraensis* tienen características ecológicas similares y forman, junto a *D. castaneti*, un grupo taxonómico muy afín. *D. castor* es una especie típicamente lusitánica, ampliamente distribuida por Europa, que en España centra su distribución en Galicia; *D. kenitraensis* es más meridional, puesto que llega hasta Marruecos, y aparece en España a lo largo de un pasillo que va desde Doñana a Segovia. *Dussartiuss baeticus* es endémico de las localidades costeras de Huelva. Al igual que *M. kupelwiesseri*, parece no haber gozado de muchas posibilidades de dispersión, pese a que existen ambientes prácticamente idénticos a los que coloniza en Huelva, Galicia y Segovia, donde, además, aparecen las mismas especies acompañantes (*Alona azorica* y *Ephemeroporus margalefi*)

Copidodiaptomus numidicus es una especie típicamente meridional que puede vivir tanto en aguas permanentes como temporales, y se distribuye preferentemente por el N de África y el S de España. La construcción de embalses ha constituido un factor importante para su dispersión.

2. Ciclópidos

Cyclops abyssorum es el ciclopido más abundante en los lagos pirenaicos (Miracle, 1981). En el resto de España, las diferentes especies del género *Cyclops* se distribuyen principalmente por las cuencas del Duero y Ebro, y por La Mancha. No se han encontrado en la del Guadalquivir. *Cyclops* presenta muchos problemas taxonómicos que entorpecen el conocimiento de su biogeografía, y que no han constituido motivo de revisión en este trabajo.

El género *Macrocyclops* tiene en la península Ibérica una distribución muy similar a la de género *Cyclops*, ya que también falta en el sur. *M. fuscus* y *M. albidus* aparecen prácticamente en el litoral de todas las lagunas permanentes, mientras que de *M. distinctus* sólo se conoce una localidad en Amposta.

El género *Eucyclops* presenta una interesante distribución. Desde el punto de vista ecológico, todas las especies comparten características

similares, y sin embargo, hay cierta diferenciación geográfica. *E. serrulatus* constituye un cosmopolita típico. *E. macrurus* aparece en Los Pirineos, y *E. macruroides* en localidades septentrionales no muy altas; *E. lilljeborji* en la cuenca del Duero y *E. macrumides* en el centro, en regiones cársticas.

Tropocyclops prasinus y *Acanthocyclops* sp.pl. son cosmopolitas y aparecen en prácticamente todas las aguas permanentes de medio y gran volumen. Al igual que sucedía con el género *Cyclops*, la taxonomía de *Acanthocyclops* presenta aún muchos problemas por resolver, por lo que no es posible acometer, por el momento, el estudio de su distribución. *Paracyclops fimbriatus*, muy raro en la península, aparece restringido a localidades dispersas, en la región norte.

Grandes branquiópodos

La fauna típica de país helado es muy reducida en la península Ibérica, sobre todo si se compara con la del resto de países europeos. *Tanymastix stagnalis* es una de las especies más típicas y concentra sus residencias en localidades montañosas (Sierra de Gredos). Sin embargo, su carácter de especie estenoterma de aguas frías la capacita para desarrollarse también en localidades más bajas durante el invierno. *Chirocephalus diaphanus* es cosmopolita, probablemente debido a su euricidad. Aparece en Los Pirineos (Miracle, 1978) y la cordillera Cantábrica, pero también en lagunas esteparias del resto de la península; poblaciones en ambientes tan dispares no muestran, sin embargo, ningún tipo de diversificación morfológica, como sucede en otros países europeos. Por ejemplo, en la península Itálica, pobre en géneros de anostráceos, *Chirocephalus* coloniza un amplio rango de ambientes, en los que se ha diversificado notablemente (Cottarelli & Mura, 1983) probablemente por alopatría ecológica.

Pequeños branquiópodos

Las especies propias de aguas permanentes, ya sean planctónicas o litorales, tienen cierta tendencia al cosmopolitismo. Esto constituiría una prueba de la importancia de los factores ecológicos en la distribución de las especies, ya que los

ambientes permanentes son los que forman el grupo más homogéneo, aparte de encontrarse más tamponados frente a posibles influencias externas. La construcción de embalses en España durante los últimos 50 años ha constituido un experimento interesantísimo a gran escala, ya que gran parte de la fauna autóctona de nuestro país ha visto incrementada su área de distribución de manera paralela a como lo hacían los embalses (Armengol, 1980).

Especies poco frecuentes en el pasado, aunque posiblemente eurioicas, disfrutaban en la actualidad de un área de dispersión generalizada por toda la península; una idea de la magnitud de su esfuerzo de colonización nos la puede aportar la comparación entre las distribuciones actuales en aguas naturales y en embalses (Armengol, 1978). De entre las especies planctónicas, *Diaphanosoma brachyurum*, de distribución natural occidental, y *Ceriodaphnia pulchella*, del N, son en la actualidad dos de las especies más extendidas. Lo mismo puede decirse para *Bosmina longirostris*, *Daphnia galeata* y *D. longispina*. El área de distribución de las especies litorales ha seguido expansiones similares. *Alona quadrangularis*, del N, ha podido avanzar hacia el S, y *Leydigia leydigi* y *Alonella excisa* han generalizado su distribución. Por otro lado, la creación de embalses como ecosistemas acuáticos nuevos en la península, ha propiciado la llegada de especies típicamente centroeuropeas, (*Daphnia galeata* y *D. cucullata*), o incluso americanas como *D. parvula* (Armengol, 1978).

Como especies litorales característicamente cosmopolitas hay que citar a *Simocephalus vetulus*, *Alona affinis*, *Alona rectangula* y *Chydorus sphaericus*. Esta última es poco tolerante a la salinidad, pero tiene una asombrosa capacidad de colonización; sin embargo, puede ser que su cosmopolitismo haya sido exagerado y que este nombre específico haya englobado cierto número de especies muy relacionadas y difíciles de distinguir, que disfrutaban de distribuciones más restringidas (Frey, 1980).

Las especies con mayores requerimientos ambientales han permanecido acantonadas en sus ambientes originales y muestran distribuciones

muy concretas. Las de aguas más finas y propias de climas templados aparecen preferentemente por las montañas medias y por las regiones occidentales de la península, con influencia atlántica. Forman un grupo que, tradicionalmente, se ha venido considerando lusitano, es decir, distribuido por todo el margen atlántico europeo (Margalef, 1955), pero en el que no faltan elementos genuinamente ibéricos o atlántico-mediterráneos, distribuidos por España y Portugal, y por Marruecos. *Eurycercus lamellatus* constituye la especie más característica y también la más ampliamente distribuida, considerada a la vez como la paleártica y como lusitánica. *Ephemeropterus epiphantoides* e *Iliocryptus sordidus* restringen su presencia al occidente ibérico; *Alonella nana*, *Scapholeberis mucronata*, *Rynchotalona falcata*, *Pleuroxus uncinatus* y *P. denticulatus* son propios del norte. *Alona costata*, por último, aparece en el N y el W.

Otro grupo de especies ajusta su distribución a la de aguas algo mineralizadas, dentro, claro está, del contexto de regiones con clima húmedo, donde las aguas se mantienen dulces. *Acroperus angustatus* sigue los sistemas cársticos, probablemente continuación ecológica de los grandes lagos europeos. *Sida crystallina* es también característica de lugares ricos en calcio, aunque con cierto flujo, lo que limita su distribución a zonas de La Mancha, como la laguna de Ruidera y los Ojos del Arquillo.

Las aguas temporales albergan una fauna muy parecida a la litoral de los lagos permanentes. Sin embargo, aparecen especies exclusivas de gran carácter indicador. Estas se reparten principalmente por las regiones del W ibérico, donde colonizan las charcas de lagunas e incluso las de montaña (Sierra Segundera y Gredos). *Ephemeropterus margalefi* y *Alona azorica* son las especies más representativas y frecuentemente se asocian entre sí tipificando una comunidad de aguas muy dulces, ricas en vegetación, temporales y sobre sustrato arenoso. *Estatherosporus gauthieri* tiene una distribución más localizada en la falda S de Gredos, aunque su presencia en el N de África (Gauthier, 1928) hace suponer que dispone de un área de dispersión mayor.

Especies esteparias

La interrupción del periodo de inundación de las lagunas durante la época estival con déficit hídrico es una de las características más sobresalientes de los medios esteparios y probablemente sea el factor ecológico más importante al que tienen que adaptarse todas las especies. A diferencia de lo que sucede con las aguas temporales de las zonas lluviosas, el sedimento de las lagunas esteparias queda totalmente deshidratado y sin vegetación (a lo más, permite la colonización a gramíneas de desarrollo efímero), a merced de los vientos y de bruscas variaciones de temperatura. El desarrollo de estos ambientes sigue las regiones interiores de la península con elevado índice de continentalidad y aridez, que se reparten en cuatro grandes zonas, correspondientes a las cuencas de los ríos principales: Duero, Ebro, Tajo-Guadiana y Guadalquivir. Se trata de regiones llanas, formadas por materiales sedimentarios arcillosos y margosos de edad miocénica, que se salinizan en las depresiones mal drenadas. Actualmente se encuentran dedicadas totalmente al cultivo de cereales, viñedos y olivares, en régimen de secano.

La adaptación común de las especies esteparias es la resistencia a la sequía, de manera que son las características químicas de las aguas el factor ecológico de mayor importancia para la distribución de estas especies en las zonas áridas. Las especies más características integran las alianzas *Mixodiaptomion incrassati* y *Arctodiaptomion*.

Copépodos

1. Diaptomidos

La mayoría de las especies se encuentran adaptadas a un rango de salinidad variable (ver límites de salinidad de las especies en la Figura 12). *Hemidiaptomus roubaui* y *Diaptomus cyaneus* colonizan las aguas más dulces y limitan su desarrollo a las etapas iniciales de llenado de las lagunas cuando las aguas no se han salinizado demasiado. Ambas especies, que aparecen a menudo asociadas, se distribuyen por regiones arcillosas de las cuencas del Ebro, Tajo y Bajo Guadalquivir. La

variedad de *D. cyaneus* que coloniza las aguas esteparias parece corresponder a la forma *admotus*, que vuelve a aparecer en aguas temporales de Los Pirineos (Miracle, 1978). Esto constituye un ejemplo más de modelo de distribución regido por factores ecológicos, ya que se puede convenir que las lagunas esteparias de zonas frías en invierno pueden tener características similares a las aguas montañas en verano.

En aguas más mineralizadas, aparecen *Neolovenula alluaudi*, *Mixodiaptomus incrassatus* y *Arctodiaptomus wierzeskii*. Todas pueden considerarse con tendencia a cubrir áreas extensas de distribución, ya que aparecen allí donde se dan las condiciones propias para su desarrollo, es decir en todas las zonas secas españolas. *Neolovenula alluaudi* es muy frecuente en el S de España y su presencia en el N es más probable en verano, lo que refleja un cierto carácter termófilo, que estaría de acuerdo con su origen tropical. *M. incrassatus* es una especie casi obligada en las aguas fangosas de la región mediterránea occidental, y *A. wierzeskii*, la más halófila de las tres, se distribuye por toda Europa y tiene un carácter oportunista y fugitivo en la colonización (Hutchinson, 1967).

Arctodiaptomus salinus es típica de aguas hiperhalinas. Se trata de una especie circummediterránea, que se extiende por el E hasta Asia central. En España aparece en prácticamente todas las aguas atalasoalino-saladas temporales, y es particularmente abundante en La Mancha y el Bajo Guadalquivir y los Monegros. Sólo ha aparecido en una laguna fuertemente mineralizada, de tipo sódico, en la cuenca del Duero. *A. salinus* tiene unas poblaciones repartidas por lagos cársticos que probablemente correspondan a especies diferentes, pero cuya identidad no se ha comprobado todavía. Estas viven en Banyoles y en la laguna del Tobar.

2. Ciclopidos

Su representación es minoritaria en aguas esteparias. *Metacyclops minutus* y *Megacyclops viridis* son las especies más características. La primera es argilófila y de aguas poco mineralizadas, y la segunda más halófila. Ambas se distribuyen ampliamente por todas las estepas españolas.

Cyclops, probablemente del grupo *strenuus*, aparece en ocasiones en las etapas iniciales de la sucesión, tras pasar el período seco en el fango en estado avanzado de desarrollo (Proszynska, 1962), ya que no parece adaptado a aguas con salinidad elevada. *Diacyclops bicuspidatus* posee una gran capacidad para colonizar ambientes muy diferentes, lo que le permite ser prácticamente cosmopolita; se han encontrado poblaciones de aguas saladas y de montaña, cuya pertenencia a una única especie deben ser comprobada.

Grandes branquiopodos

Las especies esteparias más halófilas, como *Branchinella media* y *Branchinella spinosa* se distribuyen por las cuencas endorreicas de los Monegros, La Mancha y el Bajo Guadalquivir. *Branchinella orientalis*, también halófila está restringida a La Mancha. *Branchinella ferox*, de aguas mineralizadas pero no saladas, aparece solo en la cuenca del Duero. Por otro lado, las especies típicas de agua dulce, como *Streptocephalus torvicornis*, *Branchipus schaefferi*, o *Triops cancriformis mauritanicus*, siguen la misma distribución regional pero en terrenos mejor drenados.

Existe un grupo de especies esteparias de carácter no tan aridófilo que muestran una distribución más septentrional, que está de acuerdo con sus características biogeográficas generales. Dos de ellas son los conócitáceos *Cyzicus tetracercus* y *Mahgrebestheria maroccana*, y la otra es *Lepidurus apus*, perteneciente a un género menos aridófilo en general que *Triops* (Williams, 1968).

Pequeños branquiopodos

Al igual que sucede con el resto de organismos que se tratan, la salinidad de las aguas es un factor muy importante en la distribución (ver límites de salinidad de las especies en la Figura 11). Las especies de aguas más dulces aparecen en regiones arcillosas bien drenadas. *Ceriodaphnia quadrangula*, *Moina brachiata*, *Simocephalus exspinosus*, *Dunhevedia crassa* y *Alona azorica* (forma oriental, Alonso, 1996) son las especies más características y aparecen repartidas por todas las estepas españolas. *Daphnia bolivari*, *D.*

hispanica, *D. similis*, y *D. obtusa* participan de una ecología similar, pero su distribución se encuentra más restringida, probablemente por factores históricos. *D. bolivari* es del S, *D. obtusa* del N y *D. similis* se encuentra repartida en dos bloques que presentan cierta diferenciación morfológica, uno al S y otro en la cuenca del Ebro.

Entre las especies de aguas más mineralizadas se encuentran *Daphnia atkinsoni*, *Megafenestra aurita* y *Pleuroxus letourneuxi*. *D. atkinsoni* falta en el S y *P. letourneuxi*, junto con *Daphnia magna*, disfruta de una distribución generalizada en todas las estepas españolas; *M. aurita* habita en lagunas costeras y del interior, lo cual es poco frecuente.

Pocas especies son capaces de vivir en aguas hiperhalinas; prácticamente las únicas son *Daphnia mediterranea* y *Moina salina*. Ambas siguen el modelo de distribución del resto de las especies de aguas saladas, a lo largo de los focos endorreicos circummediterráneos, que en España se encuentran en Monegros, La Mancha y el Bajo Guadalquivir.

Distribuciones debidas a factores históricos

Desde el punto de vista histórico, las especies de país húmedo y las esteparias merecen un tratamiento diferente. Las primeras proceden de colonizaciones recientes, del Pleistoceno hasta nuestros días, y pertenecen a una fauna que presenta cierta continuidad con Europa y la región Paleártica en general, en la que abundan elementos cosmopolitas y de escaso valor biogeográfico. Las esteparias, por el contrario, son mucho más antiguas, y su área de distribución ha sufrido numerosos fraccionamientos a lo largo de la historia, que han propiciado el desarrollo de una fauna afectada de una diferenciación local notable. Entre esta fauna, se encuentran numerosos endemismos y ejemplos de distribución disjunta en los que aparecen mecanismos de diferenciación alopatrica.

Especies de país húmedo

Boreoalpinas

El enfriamiento del clima facilitó el avance de las especies estenotermas de aguas frías del N de

Europa y las montañas del E y del S sobre la península Ibérica. Estas debieron ocupar regiones situadas a media y baja altura durante las glaciaciones, y utilizaron las montañas como refugios interglaciares (Margalef, 1974). En la actualidad, la distribución de algunas especies puede considerarse relictas o bien muy influenciada por estas condiciones.

En España, las especies boreoalpinas se encuentran distribuidas por las cordilleras. *Mixodiaptomus laciniatus* constituye uno de los ejemplos más típicos, ya que permanece acantonado en las cumbres de las montañas de Los Pirineos, cordillera Cantábrica y Sierra Nevada. En Los Pirineos, su aislamiento ha favorecido cierta diferenciación y ha dado lugar a la descripción de *Mixodiaptomus luciniatus* var. *migoti*, Dussart (1967). Entre los branquiopodos, las especies más características son *Rynchotulona falcata*, que se encuentra en los Picos de Europa, y *Holopedium gibberum* de Los Pirineos (Miracle, 1978).

El trasiego de poblaciones por efecto de los avances y retiradas de los glaciares ha favorecido la fragmentación de muchas especies. Los *Cyclops* del grupo *abyssorum* y las *Daphnia* del grupo *longispina* se han diferenciado notablemente a nivel subespecífico como consecuencia de la recolonización de los lagos recién formados, durante los periodos interglaciares (Miracle, 1981). En el caso de los diatómidos, la tendencia a la especiación se ha revelado como verdaderamente extraordinaria (Margalef, 1983).

Diaptomus cyaneus es una especie habitual de las montañas españolas, y sin embargo, escasea en Europa. Para Miracle, (1981), el origen nórdico de la especie pudo haberle capacitado para colonizar estos ambientes y la ausencia de competencia al S de Los Pirineos, para adaptarse a ambientes esteparios e incluso costeros, donde ha alcanzado cierto grado de diferenciación.

Lusitánicas

Algunas de las especies procedentes de climas fríos, pero más suaves que los alpinos, que fueron desplazadas hacia el S por el avance de los glaciares, pudieron refugiarse en la región más occidental de la península Ibérica y de Europa, atem-

peradas ambas por el Atlántico. La retirada de los glaciares debió pasar por estadios climáticos que permitieron la difusión de las especies hacia el E y hacia el S a lo largo de pasillos con uniformidad ecológica, que pudieron posteriormente ser fragmentados, aislando poblaciones y favoreciendo la especiación. La actual distribución del grupo *Diaptomus castor-castaneti-kenitraensis*, el primero acantonado en Galicia, el segundo en las montañas y el tercero distribuido por el S-SW de la península y el N de África, permite aventurar algunas hipótesis que estarían en concordancia con lo dicho. *Diaptomus castor*, de amplia distribución en Europa, pudo encontrar refugio en Galicia, al NW de los montes cantábricos (Fig. 31a). En periodos interglaciares, el suavizado del clima pudo permitir la expansión de esta especie a través de las montañas (Fig. 31b). Un nuevo recrudescimiento del clima aislaría poblaciones en las montañas y al S de los montes cantábricos, favoreciendo la aparición de *D. castaneti*, adaptada al régimen alpino, y de *D. kenitraensis*, ambas por especiación alopatrica; *D. kenitraensis* pudo seguir hacia el S a favor de regiones de continuidad ecológica (Fig. 31c). Tras la última regresión de los glaciares en el Holoceno, *D. castaneti* coloniza lagos de alta cota, siguiendo un comportamiento análogo al de las especies boreoalpinas. *D. castor* y *D. kenitraensis* viven en ambientes muy similares, en los que, muy posiblemente, se comportan como especies vicarias (Fig. 31d).

Los avances de la taxonomía de los quidóridos han permitido detectar un auténtico "bloque" lusitano en el W de la península Ibérica, lo que reafirma las suposiciones de Margalef (1955). Las especies de *Ephemeroporus* del grupo *barroisi* son las más representativas, ya que disfrutan de una amplia distribución, y se ciñen perfectamente al Área geográfica y ecológica que se ha definido como lusitánica. Este grupo, de distribución cosmopolita, se encuentra extraordinariamente diversificado en Florida (Frey, 1982), constituyendo un ejemplo más de afinidad faunística entre la parte oriental de Norteamérica y la occidental de Europa, cuyo origen puede tener varias interpretaciones (Margalef, 1955). *E. margalefi*, hasta el momento un endemismo ibérico,

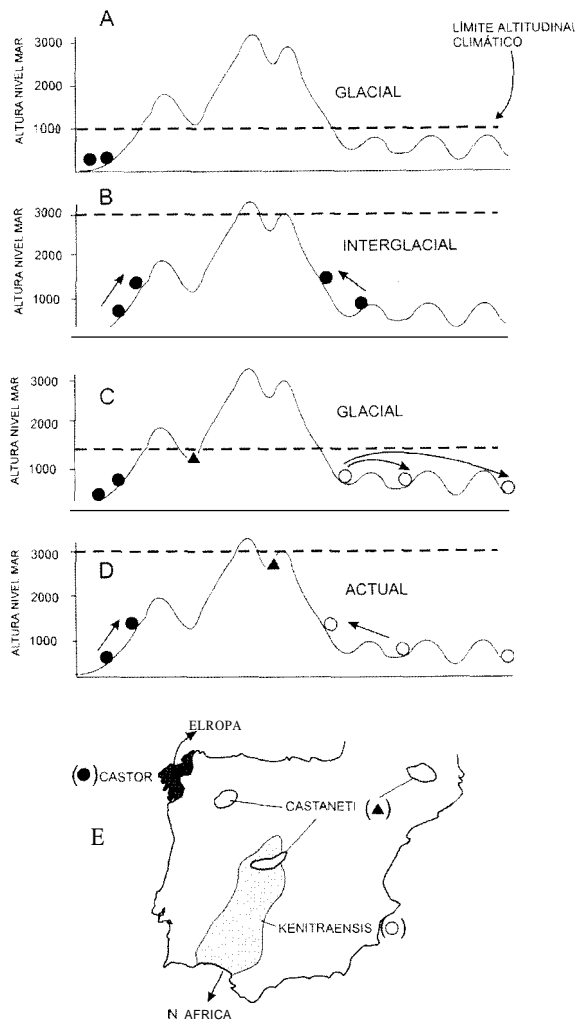


Figura 31. Hipótesis de especiación alopatrica de *Diaptomus castaneti* y *D. kenitraensis* a partir de *D. castor*, a partir de la distribución actual del mencionado complejo de especies (en el mapa). a: El glaciario del Riss baja en Sanabria hasta los 1000 m. b: Suavizado del clima y avance de *D. castor* a través de los montes de León. c: Enfriamiento del clima, aislamiento de poblaciones y diferenciación; *D. castaneti* es una forma adaptada a aguas frías; *D. kenitraensis* avanza hacia el sur a través de una zona de continuidad ecológica. d: Suavizado del clima; *D. castaneti* puede colonizar lagos de alta cota, incluso de Los Pirineos. *Hypothesis of allopatric speciation of Diaptomus castaneti and D. kenitraensis from D. castor, based on the current distribution of the mentioned complex of species (in the map).* a: The glaciary of the Riss decreases in Sanabria down to 1000 m. b: The climate mellows and the *D. castor* advance across the hills of León. c: The climate cools, isolation of populations and differentiation. *D. castaneti* is a form adapted to cold waters, *D. kenitraensis* advances toward the south across a zone with ecological continuity. d: The climate mellows; *D. castaneti* is able to colonize the higher level lakes, including those of the Pyrenees.

constituye una entidad taxonómica muy aislada que guarda poca relación con las especies americanas, y menos con el resto de las del viejo mundo. La otra especie, *E. epiaphantoi*, propia de aguas permanentes, aun estando también considerada endémica, presenta relaciones morfológicas muy acusadas con formas del N de África y Asia Menor, que pueden tener su origen en posibles expansiones del clima húmedo por estas regiones durante el diluvial. De hecho, muchas de las especies típicamente lusitanicas que aparecen en España, como *Eurycercus lamellatus* y *D. kenitraensis*, entre otras, viven en lo que Gauthier (1928) llama la zona lluviosa del N de África (más de 500 mm anuales).

Estatherosporus gauthieri es una especie muy interesante, ya que posiblemente tenga que ver con el origen de los *Ephemeroporus*; su distribución se centra en localidades cercanas a la Sierra de Gredos y en aguas lluviosas de Tunes, lo que ayuda a establecer más relaciones entre la región lusitánica y el N de África.

El complejo de especies *Alona azorica* plantea un problema biogeográfico, que puede analizarse, también, desde el punto de vista histórico. La forma típica pertenece al grupo lusitanico, y se ha descrito en las islas Azores (Frenzel y Alonso, 1988), mientras que la forma oriental (Alonso, 1996) vive en las zonas áridas españolas, en la zona subestépica de Tunes (Gauthier, 1928) y probablemente en Italia. Ambas son, taxonómicamente, muy próximas, y tienen su frontera de contacto a 10 largo de la línea que separa la Iberia atlántico-mediterránea de la Iberia mediterránea. La forma típica debe proceder de la oriental. La segunda pertenece a un grupo de especies que ha podido permanecer en las áreas áridas circunmediterráneas desde periodos anteriores al Pleistoceno, por lo que, presumiblemente, debe ser más antigua. Esta puede haber dado lugar a la forma típica, adaptada a ambientes más húmedos, por fenómenos de alopatría ecológica, que posteriormente colonizaría las Azores.

Especies esteparias

La disposición de las regiones esteparias circunmediterráneas se presta a fenómenos de aisla-

miento, relictismo y especiación alopátrica. El área de distribución de una fauna esteparia muy antigua que debió tener cierta continuidad espacial en el Terciario, se ha encontrado sometida a sucesivas modificaciones a través de las fluctuaciones climáticas acaecidas desde el Plioceno, para ser fragmentada, finalmente, por las últimas glaciaciones que afectaron desigualmente a los países de la Europa meridional. Así se generaron distribuciones discontinuas que, a grandes rasgos, concuerdan con la distribución de Keilhack, pero que en realidad, constituyen un rosario de áreas relictas alrededor del Mediterráneo, cuyo aislamiento geográfico se ve reforzado por las características climáticas actuales.

Hay especies que muestran cierta tendencia al cosmopolitismo, probablemente debido a que disfrutaban de una gran capacidad de dispersión. Sin embargo, los estudios taxonómicos convencionales no siempre proporcionan la información adecuada, y uno puede encontrarse ante falsos cosmopolitas. Muchas veces, los cambios genotípicos no tienen expresión fenotípica, o ésta no es fácil de observar (Simpson, 1953), dando lugar a complejos de especies crípticas, como seguramente es el caso de *Daphnia magna* o el de *Chydorus sphaericus* (Frey, 1980).

Para Por (1980), la biota de aguas hipersalinas sería la más cosmopolita ya que, ecológicamente, este medio impone unas adaptaciones concretas que dejan pocas posibilidades de elección a la evolución. Esto parece cierto en España y en la región mediterránea en general, donde *A. salinus*, *D. mediterranea*, *Moina sulina*, *Branchinella spinosa* y *Branchinecta media* cuentan con una amplia distribución y no parecen afectadas por variaciones regionales importantes. Las aguas esteparias más dulces muestran, sin embargo, una diferenciación regional faunística notable, que permite dividir la península en tres zonas biogeográficas: dos al N del sistema central, bien individualizadas (una en la cuenca del Duero y la otra en la del Ebro), y una tercera, más amplia, que abarca todas las comarcas al S del Sistema Central. El esquema de la Figura 32 ilustra el modelo de distribución de las diferentes especies en cada zona. *Lepidurus apus*, *Daphnia atkinso-*

ni, *Branchipus schaefferi* y *Triops cancriformis simplex* caracterizan las comunidades al N del Sistema central. *Branchinecta ferox* y *Maghrebestheria maroccana* son exclusivas de la cuenca del Duero, mientras que *Cyzicus tetracerus* y *Daphnia similis* lo son de la del Ebro. *Mixodiptomus ortizi* y *Cyzicus grubei* siguen una franja occidental que emparenta las estepas del N y del S. Por último, *Triops cancriformis mauritanicus*, *Linderiella* sp, *Daphnia bolivari*, *Daphnia* cf. *similis*, *Branchipus cortesi* y *Hemidiptomus maroccanus*, serían los representantes más característicos de las comunidades situadas al S del Sistema Central.

Los taxones más próximos de distribución alopátrica constituyen interesantes ejemplos de vicarianza, lo que puede interpretarse como una prueba del aislamiento geográfico al que ha venido estando sometido el poblamiento de las regiones esteparias españolas. *Triops cancriformis simplex* y *Triops cancriformis mauritanicus* serían ejemplos de subespeciación alopátrica de dos formas que, actualmente presentan una ecología muy similar, pero que mantienen su aislamiento geográfico. La primera se distribuye, fuera de España, por Cerdeña (Stella *et al* 1972), Argelia y Túnez (Gauthier, 1928), mientras que la segunda lo hace exclusivamente en Marruecos (Boutin, 1982). Longhurst (1955) considera a estas dos especies razas geográficas de *Triops cancriformis cancriformis*.

El género *Cyzicus* ofrece un ejemplo muy similar. *C. tetracerus* disfruta de una distribución muy amplia, y verosimilmente ha dado lugar a *C. grubei*, endémico de la península Ibérica, tras el aislamiento de alguna de sus poblaciones en las épocas de mayor reducción de las condiciones áridas. *Daphnia similis* posee una disyunción N-S interesante y a cada lado, las poblaciones presentan acusados rasgos de diferenciación regional. Las formas del N (de la cuenca del Ebro), corresponden a la forma típica, mientras que las del S poseen algunas características, tales como la longitud de la espina, la curvatura del cuerpo y la estructura del yelmo cefálico, que las aproximan a *D. carinata* o a la *D.* cf. *thomsoni* que Gauthier (1928, 1929) describe en el N de África

y en el Sahara Central. El estudio sistemático aun no ha revelado caracteres que permitan clasificar ambas formas como diferentes. Por el momento, las poblaciones del N y del S podrían representar valores extremos dentro del rango de variación morfológica, que podrían interpretarse como un indicio de subespeciación alopatrica.

Dentro de los diaptómidos, los generos *Hemidiaptomus* y *Mixodiaptomus* constituyen los ejemplos más interesantes de diferenciación regional en aguas esteparias. *Hemidiaptomus* consta de 15 especies, repartidas en dos subgéneros: *Hemidiaptomus* s. str. Y H. (*Gigantodiaptomus*) (Kiefer, 1978 a, b). Todas ellas se sitúan a lo largo de un gradiente de cambio morfológico en sentido E-W, que va desde la península Ibérica hasta Asia. En la región Mediterránea occidental, *Gigantodiaptomus* está representado por un grupo compacto de especies (*roubaui* - *maroccanus* - *ingens*), taxonómicamente próximas y de ecología muy similar. H. (G.) *roubaui* vive en, además de la península Ibérica, Camarga y Cerdeña; H. (G.) *maroccanus* en la península Ibérica y Marruecos; y H. (G.) *ingens* sólo en Argelia y Túnez. Aunque las dos primeras especies son simpátricas de Andalucía, el complejo *roubaui* - *maroccanus* - *ingens* podría considerarse constituido por especies vicarias. En Europa central y oriental, H. (G.) *amblyodon* tiene una distribución muy amplia y podría haber dado lugar a H. (G.) *hungaricus*, al W de los Cárpatos (Hungria, Rumanía). Por su parte, H. (G.) *superbus* muestra una curiosa disyunción entre Centroeuropa y el Caspio. El subgénero *Hemidiaptomus* s. str. Falta en la región occidental mediterránea (su referencia más cercana, H. (H.) *ingens*, es de Túnez, Gauthier, 1928) y se encuentra extraordinariamente diversificado en el E de Europa formando un rosario de endemismos que va desde el Caspio hasta los Balcanes.

Mixodiaptomus laciniatus es una especie boreoalpina. En la región Mediterránea cuenta con dos formas próximas, adaptadas a ambientes esteparios: *M. laciniatus atlantis* y *M. ortizi*. La primera vive en el Atlas marroquí, además de la península Ibérica, mientras que la segunda constituye un endemismo español. Ambas especies

presentan áreas disjuntas de distribución: *M. ortizi* vive en las regiones esteparias occidentales y *M. laciniatus atlantis* en las orientales (Alonso, 1984).

Las relaciones biogeográficas entre estas tres zonas biogeográficas españolas son, en ocasiones, más estrechas con otros países del Mediterráneo que entre ellas mismas. El S de España parece más afín a Marruecos que al resto de los países norteafricanos, debido a la presencia simultánea de *Triops cancrijormis mauritanicus* y *Hemidiaptomus maroccanus*, que al N de España y, por supuesto, que a los países al E de la península Ibérica. Por su parte, las estepas del N de España guardan sus relaciones faunísticas más afines con el S de Francia, Cerdeña, Argelia, Túnez, Israel e incluso países mucho más alejados del E de Europa, gracias a la presencia de especies como *Triops cancrijormis simplex*, *Daphnia atkinsoni*, *Branchinecta ferox* y *Cyzicus tetracerus*.

La tabla 28 relaciona las distribuciones española y general de las especies que presentan particularidades biogeográficas más marcadas. Las típicamente mediterráneas se encuentran en el S.

Existe la duda de si la fauna esteparia ibérica de aguas epicontinentales es realmente antigua o procede de inmigraciones recientes a causa del incremento de la aridez de los últimos tiempos (Margalef, 1947). Esto constituye un planteamiento muy interesante si se quiere interpretar el origen de las actuales distribuciones, de los casos de diferenciación local y de las relaciones biogeográficas entre países. Ambos procesos (inmigración, relictismo) pueden haber actuado de manera combinada hasta llegar a configurar la situación actual. Sin embargo, hay razones para pensar que, al menos, una parte de nuestra fauna es anterior al Pleistoceno.

La persistencia en las regiones áridas españolas de poblaciones sexuales de *Triops* y de *Chara canescens*, atestigua que, al menos estas especies, se encuentran cerca de su área primitiva, en contraste con las formas poliploides y hermafroditas o partenogenéticas, de capacidad de dispersión mucho mayor, que se han dispersado por Europa tras la retirada de los glaciares.

Las diferencias faunísticas entre el N y el S de España por un lado, y la similitud de Andalucía con Marruecos, por otro, reflejan distribuciones que pudieron tener lugar, ya durante el Mioceno, cuando la península se encontraba dividida por el estrecho Bético y no existía solución de continuidad entre Gibraltar y el NW de Africa. Parece, además, que las condiciones áridas no se interrumpieron totalmente durante el Pleistoceno, al menos en las cuencas del Guadalquivir y del Ebro (Plans, 1969), aunque, sin embargo, si pudieron sufrir reducciones lo suficientemente importantes como para aislar poblaciones, favoreciendo así la aparición de endemismos (*Cyzicus grubei*, *Mixodiaptomus ortizi*, *Branchipus cortesi*). Las disyunciones entre la península Ibérica y el E de Europa son también una prueba de la antigüedad de la fauna esteparia ibérica. *Branchinecta orientalis* y *B. ferox*, de La Mancha y la Cuenca del Duero respectivamente, constituyen verosímelmente una reliquia de la distribución mucho más generalizada que pudieron tener estas especies durante el Terciario.

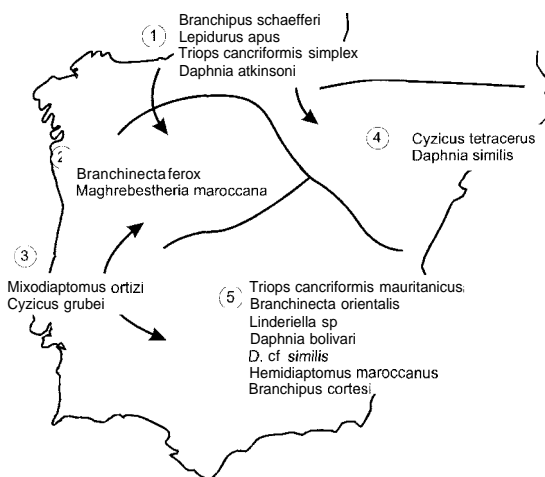


Figura 32. Especies esteparias de crustáceos que muestran distribuciones restringidas a (1) las cuencas del Duero y Ebro, (2) la cuenca del Duero, (3) la cuenca del Duero y al S del Sistema Central, (4) la cuenca del Ebro y (5) al S del Sistema Central. *Steppic species of crustaceans showing distribution restricted to (1) the Duero and Ebro basins, (2) the Duero basin, (3) the Duero basin and the South of the Central System, (4) the Ebro basin and (5) the South of the Central System.*

Tabla 28. Especies esteparias estenócoras. Distribución general (Löffler, 1978; Hrbáček *et al.*, 1978; Kiefer, 1978). Distribución en el N de Africa (Gauthier, 1928) y en España. *Steppic stenochoric species. General distribution (Löffler, 1978; Hrbáček *et al.*, 1978; Kiefer, 1978). Distribution in North Africa (Gauthier, 1928) and Spain.*

	Distribucion general	Distribucion en N de Africa	Distribucion en España
<i>Lepidurus apus</i>	Holártica	Marruecos, Argelia	N. Sistema Central
<i>T. cancriformis simplex</i>	Mediterránea occidental	Argelia	N. Sistema Central
<i>T. c. naauritunicus</i>	Mediterránea occidental	Marruecos	S. Sistema Central
<i>C. tetracerus</i>	Paleártica	Argelia	Cuenca del Ebro
<i>C. grubei</i>	España		Duero + S. Sistema Central
<i>Maghrebestheria maroccana</i>	Mediterranea occidental	Marruecos	Duero
<i>B. ferox</i>	Palaertica-Asiática	Argelia	Duero
<i>B. orientalis</i>	Palaertica-Asiática		S. Sistema Central
<i>Branchipus cortesi</i>	España		S. Sistema Central
<i>Linderiella sp</i>	España		S. Sistema Central
<i>D. atkinsoni</i>	Palaertica oriental	Argelia, Túnez	N Sistema Central
<i>D. similis</i>	Holártica oriental, Etiópica	-	Ebro
<i>Daphnia hispanica</i>	España		S Sistema Central
<i>D. bolivari</i>	Mediterranea occidental	Argelia, Tunez	S Sistema Central
<i>H. maroccanus</i>	Marruecos	Marruecos	S Sistema Central
<i>Mixndiaptomus ortizi</i>	España		Duero + S. Sistema Central

LIMNOLOGÍA REGIONAL

El concepto de limnología regional fue introducido por Naumann (1927) y Thienemann (1925) tras la constatación de que las propiedades limnológicas de los grandes lagos variaban de unas regiones a otras de acuerdo con la morfometría y el sustrato. Posteriormente, grupos de lagos en grandes extensiones se han visto sometidos a estudios de tipo regional, como por ejemplo, en el Experimental Lakes Area, en Canadá (Johnson & Vallentyne, 1971), entre otros. Los estudios de limnología regional, en España, contaron con la brillante contribución de Margalef *et al* (1976) sobre los embalses. En esta, se pone de manifiesto lo rico y variado de nuestra limnología regional, por ser España un territorio de grandes con-

trastes. En lo concerniente a aguas de menor volumen, naturalmente, más influenciadas por el entorno inmediato, la información a obtener promete ser aun más rica; si hay poca agua, ésta se concentra más y, naturalmente, manifiesta más las consecuencias de la litología local. Además, su interés en la península Ibérica se encuentra reforzado por ser precisamente estas aguas las que representan al tipo limnológico autóctono comúnmente extendido; ya Margalef (1951) señalaba en el contexto de la limnología regional a escala mundial, la conveniencia del desarrollo de una "limnología de masas de agua modestas" en nuestro país.

El origen de la diversidad limnológica ibérica de zonas húmedas reside en la gran variabilidad de los rasgos ambientales a los que se superponen

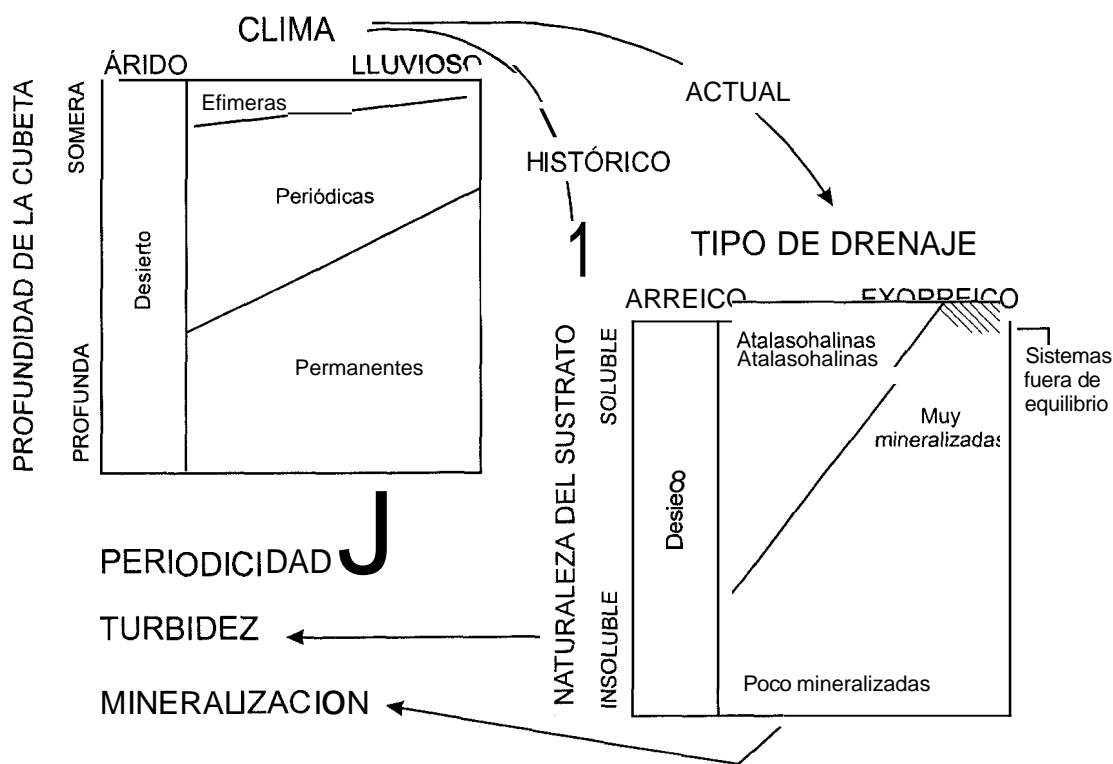


Figura 33. Relación de síntesis entre los factores que determinan la periodicidad, la mineralización y la turbidez de las aguas continentales de pequeño volumen en España. *Relation of synthesis between the factors which determine periodicity, mineral content and turbidity of small continental water bodies in Spain.*

también rasgos biogeográficos. Estos últimos guardan una estrecha relación con los primeros, aunque, en ocasiones, se encuentran afectados de un notable componente histórico.

Desde el punto de vista ecológico, las características de las zonas húmedas se encuentran reguladas por el clima y la naturaleza geológica del sustrato. La importancia de ambos factores ya se ha puesto de manifiesto en otros trabajos (Margalef *et al* 1976; Ruttner-Kolisko, 1966; Gauthier, 1928) de índole regional, con resultados comparables a los que aquí se presentan. Recientemente ha sido puesta de manifiesto también la importancia del origen del agua en algunos complejos lagunares, en particular cuando ésta procede de descargas de acuíferos regionales, las cuales dan constancia en el flujo y quimismos desviados (Bernaldez, 1987).

Combinando las diferentes expresiones del clima y la naturaleza del sustrato, ya se pueden trazar los primeros rasgos generales de la limnología regional española. El clima condiciona el régimen hídrico y el sustrato la posibilidad de formación de lagunas, en función de su textura o permeabilidad. En las regiones lluviosas predominan los cuerpos de agua dulce y permanente, mientras que en las áridas resulta favorecida la formación de aguas temporales, mineralizadas o saladas. Por otro lado, son las regiones arcillosas y graníticas las más propensas al desarrollo de aguas superficiales, dada su impermeabilidad. En las regiones calizas, sin embargo, la formación de depósitos es infrecuente, y la expresión lacustre más común es el lago cárstico o la surgencia. Factores de índole más local, como son los morfológicos, edáficos, la altura relativa de cada cuerpo de agua en un sistema lagunar, y otros, tienen también una importancia decisiva en las características de las lagunas. La persistencia del agua se encuentra sujeta, además de al régimen hídrico, a la profundidad de las cubetas. La mineralización del agua, mayor en sistemas mal drenados, puede verse reforzada por la naturaleza del sustrato y, de hecho, la mayor parte de las lagunas saladas se encuentran sobre materiales evaporíticos muy solubles, a su vez, restos de episodios endorreicos reiterados a través de la histo-

ria geológica. Factores ecológicos muy importantes, como la turbidez, tienen su origen en las propiedades físicas del sustrato. En la figura 33 se esquematiza el papel que los factores ambientales sometidos a grandes variaciones geográficas y los de índole más local, juegan en la expresión de características ambientales concretas en las lagunas (Alonso & Comelles, 1981). Obviamente, sustratos solubles en régimen húmedo y exorreico se encuentran fuera de equilibrio y tienden a desaparecer.

Expresión general del clima en la península Ibérica

En general, y de acuerdo con su latitud, la península Ibérica disfruta de un clima templado. Las fluctuaciones climáticas estacionales son muy acusadas en gran parte del país debido a los desplazamientos N-S que sufren los cinturones de circulación atmosférica. En invierno, la península Ibérica se encuentra bajo la influencia directa del frente polar, que provoca una situación de bajas temperaturas y humedad, y en verano, bajo las altas presiones subtropicales que conllevan un incremento de la temperatura y de la sequía. Este tipo de fluctuaciones permiten clasificar el clima de la península como típicamente mediterráneo (Daget, 1977).

Tratado en mayor detalle, el sencillo esquema general va incorporando sucesivas complicaciones ya que, en realidad, el clima ibérico es muy diverso. Por un lado, los desplazamientos de los cinturones de circulación atmosférica general no afectan por igual a toda la península, y por otro, las influencias atlántica, mediterránea y la complicada orografía, introducen nuevas perturbaciones en la circulación atmosférica general. Por ejemplo, la franja septentrional (Galicia, países cantabros y pirenaicos) no participa de la influencia del anticiclón subtropical, quedando durante todo el año sometida a los vientos generales del W y a las perturbaciones originadas a 10º largo del frente polar, lo que hace que sus características climáticas sean más afines a las del W de Europa que a las propias de los países mediterráneos. Por su parte, el papel que juega el relieve es importantísimo. La acción moderadora de los mares

que rodean la península en su mayor parte se encuentra bruscamente truncada por la disposición de los sistemas montañosos. Estos actúan de pantalla y permiten el desarrollo de climas típicamente continentales, comparables a los de las vastas regiones interiores euroasiáticas, en localidades relativamente cercanas al mar. El clima de las mesetas constituye un buen ejemplo, reforzado por su escasa cobertura vegetal y su altura sobre el nivel del mar.

Desde el punto de vista limnológico, la temperatura y la pluviosidad son los factores climáticos que más interesan. Ambos, combinados, han servido para evaluar la disponibilidad hídrica regional bajo la expresión de índices diversos (más o menos idóneos según la intensidad con que actúen otros factores como el viento, las características edáficas o la cobertura vegetal).

La temperatura varía con la latitud y la altura, y con la intensidad con que se deja sentir la influencia atlántica y mediterránea. Esto hace que el trazado de las isotermas sea mucho más complejo que el de las isoclinas de insolación que dividen a la península en una serie de franjas paralelas de distribución más o menos E-W (Fig. 34). El mapa de la figura 35 muestra la distribución de la temperatura media anual en la península Ibérica. Hay una diferencia de 4 grados entre

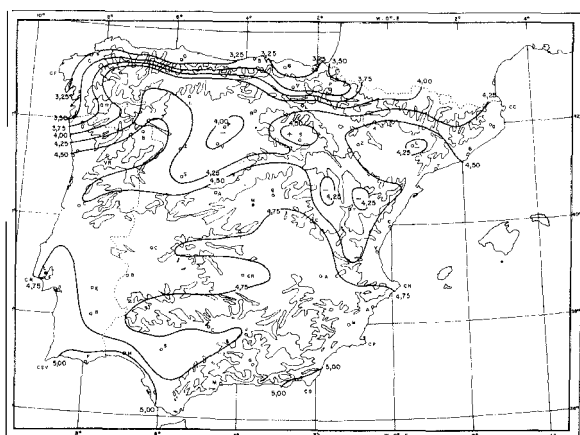


Figura 34. Media anual de la insolación total diaria en la península Ibérica, expresada en KWh/m². (Según Font, 1983). *Yearly average total daily hours of sunlight in the Iberian Peninsula, expressed in KWh/m². (Font, 1983).*

las costas septentrional y meridional, y de dos grados entre la oriental y la occidental (esta última más fría). Por último, los sistemas montañosos registran la mínima temperatura en función de su altura, de manera que las isotermas manifiestan una marcada tendencia a seguir las curvas de nivel. Respecto a la variación temporal, las mínimas son en enero y las máximas en julio-agosto. En los dos casos, hay un gradiente de temperatura desde la periferia hacia el centro en invierno y positivo en verano, como consecuencia del cambio brusco de clima, influenciado por el mar, a clima continental (Figs. 36 a y 36 b).

En el mapa de la figura 37 se representan los valores de pluviosidad. El factor más importante y generalizado en la cantidad de precipitación anual es la altitud, de manera que hay una clara correspondencia entre la pluviometría y la orografía. Sin embargo, pueden hacerse otros comentarios sobre la variación espacial de la pluviosidad: ésta aumenta de S a N y de E a W, y es escasa en las depresiones orográficas a sotavento de los vientos húmedos. Esta información es ya suficiente para distinguir entre la Iberia seca y la húmeda, tomando como frontera la isoyeta de 600 mm.

La distribución temporal de la pluviosidad tiene mucho interés en el tipo de lagunas que se forman. En general, la fase húmeda se corresponde con la época fría. Sin embargo, esto no siempre es así (Fig. 38 a); en Levante, la máxima pluviosidad es en otoño. Pero es la pluviometría de la estación estival la que refleja mejor las necesidades hídricas de la península (Fig. 38 b): la mitad meridional recibe menos de 45 mm y las zonas llanas de la septentrional, entre 45 y 90 mm. El resto de valores crecientes se limita a regiones montañosas y a una estrecha franja septentrional. Como referencia para situar estos valores puede citarse a Koppen (1918), Aubréville (1949) y a Daget (1977), que consideran como seco (biológicamente seco) aquel mes que recoge menos de 30 mm.

Numerosos autores han trabajado con datos de pluviosidad y temperatura para la determinación de los índices de aridez (Martonne, 1927; Gausson, 1954; Giacobbe, 1959). Thornthwaite (1931,

1948) introduce además la evapotranspiración potencial (que, a su vez, depende de la temperatura) en las clasificaciones climáticas (Thornthwaite & Mather, 1957). Sin embargo, son pocos los datos referidos a la península Ibérica. Aquí se incluye una clasificación realizada por Font (1983) en base al índice que relaciona el total anual de precipitación (R) con el de evaporación (E) en la forma $I_h = WE$. Los valores de E han sido calculados teóricamente según la fórmula de Thornthwaite, y su expresión en la península queda reflejada en la figura 39. Las diferentes áreas forman bandas en el sentido SW-NE: una árida, reducida a una estrecha franja en el SE; otra muy ancha, con el clima semiárido y subhúmedo; y la última, húmeda y limitada al N-NW.

Breve sinópsis geológica de la península ibérica (según Mapa geológico de España y Portugal (IGME 1967) y Vila Valentí (1982))

La península Ibérica se asienta sobre un zócalo de materiales antiguos (precámbricos), que afloran principalmente en su parte NW y se pierden bajo capas de formación posterior en el resto de su superficie. Sobre dicho zócalo se elevaron distintos sistemas montañosos en periodos primarios (orogénesis herciniana) y terciarios (orogénesis alpina), alternados con transgresiones marinas y ciclos erosivos que dieron lugar a la formación de cuencas sedimentarias. La dinámica del periodo Terciario surcó estos relieves abriendo grandes cuencas al mar (la del Ebro, Duero, Tajo, Guadiana), y dejando depresiones endorreicas cerradas en zonas interiores, en climas áridos y semiáridos. Las cuencas que se abren al sur son de formación más reciente por la permanencia de la inundación hasta periodos posteriores.

De este modo, la península aparece surcada por un sistema montañoso central transversal que divide la Meseta Central en dos mitades, una limitada al N por la cordillera Cantábrica, y otra limitada al S por los Montes de Toledo. El sistema Ibérico, en posición diagonal al Sistema Central, cierra la meseta por el E y encauza la cuenca del Ebro entre sus montañas y Los Pirineos hacia el Mediterráneo. El margen inferior de la península cuenta con elevaciones en

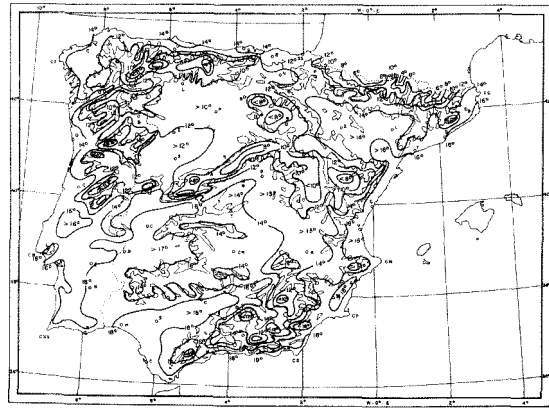


Figura 35. Distribución de la temperatura media anual en la península Ibérica. (Según Font, 1983). *Distribution of the average annual temperature in the Iberian Peninsula. (Font, 1983)*

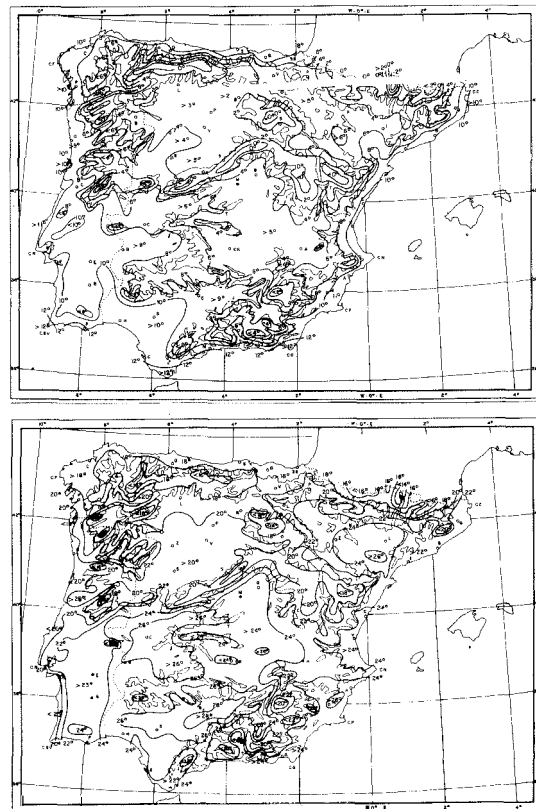


Figura 36. Distribución de la temperatura en la península Ibérica en dos meses del año representativos, respectivamente, del periodo anual frío, el mes de enero (a) y del periodo estival, el de julio (b). (Según Font, 1983). *Distribution of temperature in the Iberian Peninsula in two months of the year, January (a), representing the cold period, and July (b) representing the summer period. (According to Font, 1983).*

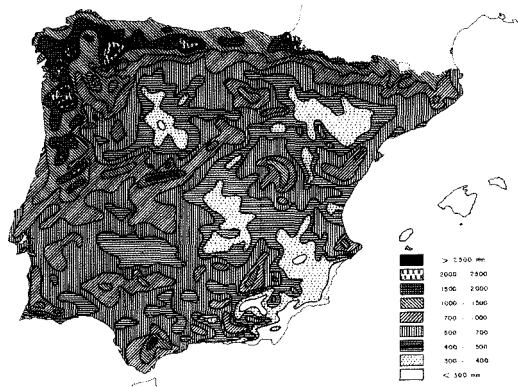


Figura 37. Mapa pluviométrico anual de la península Ibérica. (Según Font, 1983). *Map of yearly rainfall in the Iberian Peninsula.* (Font, 1983).

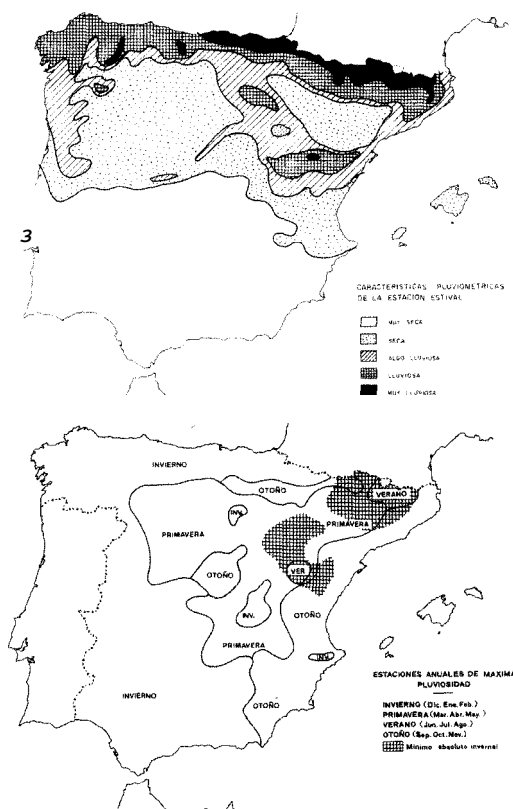


Figura 38. División de la península en áreas de distinto régimen pluviométrico. En a, se delimitan las áreas que registran la máxima pluviosidad en una época determinada. En b, se indica la variación geográfica del régimen pluviométrico en la estación estival. (Según Font, 1983). *Division of the Peninsula into areas of different rainfall. The areas which register the maximum rainfall in a specific season are delimited in a. The geographic variation of the rainfall in the summer time is shown in b.* (Font, 1983).

arco, de origen reciente (alpino), que encierran cuencas de sedimentación principalmente marina, por las que discurre el Guadalquivir.

El conjunto de la península aparece inclinado hacia el E y los sistemas montañosos toman una dirección preferente NW-SE.

Las áreas donde afloran los materiales antiguos son, principalmente, ácidos (granitos, esquistos, etc.), de modo que puede hablarse, de un modo general, de una mitad occidental con una cierta caracterización por 10 que al substrato se refiere. Los materiales básicos (calizas, etc.) son característicos del sistema Ibérico, y en general, de la mitad oriental. Pese a esta posibilidad de síntesis de los tipos de substrato peninsulares, cada sistema goza de la diversidad correspondiente a la secuencia histórica de sucesos geológicos. Los grandes macizos montañosos del N (galático, cantábrico y pirenaico) y central (Sistema Central) mantienen un mayor o menor grado de afloramiento del zócalo antiguo (Acido), más o menos cubierto de materiales mesozoicos. Las mesetas castellanas, en su superficie, son materiales de sedimentación terciarios (arenas, arcillas), surcadas por amplias digitaciones de materiales cuaternarios que recorren las cuencas de los rios.

Superposición del clima y la litología en la definición de grandes unidades limnológicas en la península Ibérica

En la península Ibérica aparecen dos grupos geográficos claramente diferenciados; uno en la parte nor-occidental, con substrato poco soluble y clima húmedo, que abarca aproximadamente la cuarta parte del Área total; y otro centro-sur-oriental, con sustrato más soluble y clima seco. El primero se caracteriza por poseer aguas dulces poco tamponadas y permanentes, y el segundo por poseerlas temporales y más o menos mineralizadas. Esta división resultó particularmente útil en la caracterización geográfica de los embalses españoles (Margalef *et al*, 1976). Sin embargo, la clasificación regional de las zonas húmedas encierra más problemas y no tiene mucho en común con las clasificaciones que se pueden hacer con otros sistemas acuáticos. Por ejemplo,

en la representación sobre un mapa de los parámetros sometidos a variabilidad geográfica, no es posible la delimitación de áreas equipotenciales, equivalentes a las que se perfilan en el estudio de ríos o embalses. En realidad, las características de las zonas húmedas responden a factores microambientales, de manera que cada laguna constituye una unidad estructural independiente. Como consecuencia, en España abundan áreas de poca extensión, propicias al desarrollo de zonas húmedas, dotadas de una complejidad extraordinaria.

La biogeografía en la limnología regional

Si en la caracterización ecológica de las zonas húmedas se utilizan los organismos a la manera de sensores o indicadores, pueden encontrarse rasgos de variabilidad regional. En la mayor parte de los casos, la distribución de las diferentes especies es fiel reflejo de las características ambientales, lo que supone que hay una siembra de gérmenes densa y ampliamente distribuida en el espacio, y que *Cstos* sólo prosperan en los biotopos adecuados.

Las especies cosmopolitas tienen poco valor regional y, aunque sean características de determinados territorios, donde las condiciones ecológicas se mantengan relativamente uniformes a lo largo y ancho de extensos territorios, siempre pueden ser encontradas en áreas de características regionales netamente distintas, pero donde, puntualmente, se den las condiciones para su desarrollo. Por ejemplo, en aguas dulces de zonas áridas (aunque sean masas de agua artificiales) pueden aparecer especies típicas de clima húmedo.

Otras especies, sin embargo, no gozan de tal facilidad de dispersión o presentan requerimientos ambientales específicos de índole regional que aun no se conocen, y se encuentran acantonadas en territorios concretos. Estas sí que son útiles para la caracterización regional de nuestras masas de agua. Las diferenciaciones faunísticas regionales de este tipo (histórico) ya sirven para caracterizar grandes áreas geográficas. Por ejemplo, la de la región mediterránea es una fauna bien individualizada y diferente de la Centro-europea, y no sólo por factores ecológicos ya que, con características ecológicas similares, las fau-

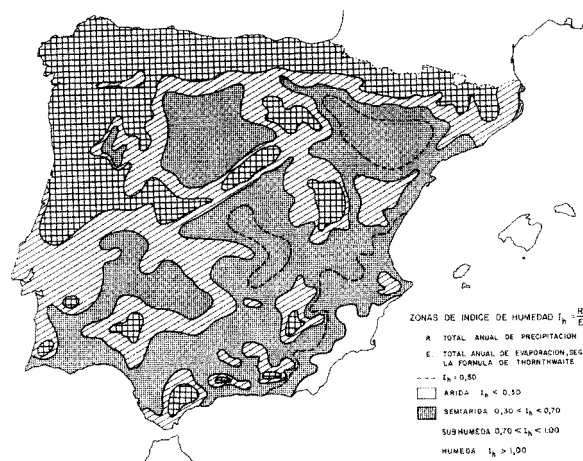


Figura 39. Distribución de las áreas áridas, semiáridas, subhúmedas y húmedas en la península Ibérica, según el índice de humedad $I_h = R/E$. (Según Font, 1983). *Distribution of the arid, semi-arid, sub-humid and humid areas in the Iberian Peninsula, according to the humidity index $I_h = R/E$. (Font, 1983).*

nas mediterránea y de Asia Menor se encuentran también diferenciadas. Por este razonamiento se llega a la discusión del concepto de vicarianza, con ejemplos notables entre áreas geográficas alejadas y también patentes entre las diferentes regiones de la península Ibérica.

Distribución regional de los diferentes tipos de zonas húmedas en la España peninsular

Desde el punto de vista ambiental (pluviosidad, sustrato), España admite varios criterios de clasificación regional. El que separa las cuencas principales parece ser el más práctico. Por un lado, las cordilleras divisorias de aguas constituyen grandes unidades litológicas aisladas por cuencas miocénicas, y por otro, estas mismas cordilleras son el patrón de base de la distribución de la pluviosidad. Además, las cuencas hidrográficas se corresponden con unidades administrativas, con las que se está más familiarizado. El mapa de la Figura 40 ilustra la distribución de las principales unidades limnológicas consideradas y la abundancia de los distintos tipos de agua en cada una.

Cornisa cantábrica

Corresponde a la vertiente septentrional de la cordillera cantábrica. Se trata de una estrecha faja de

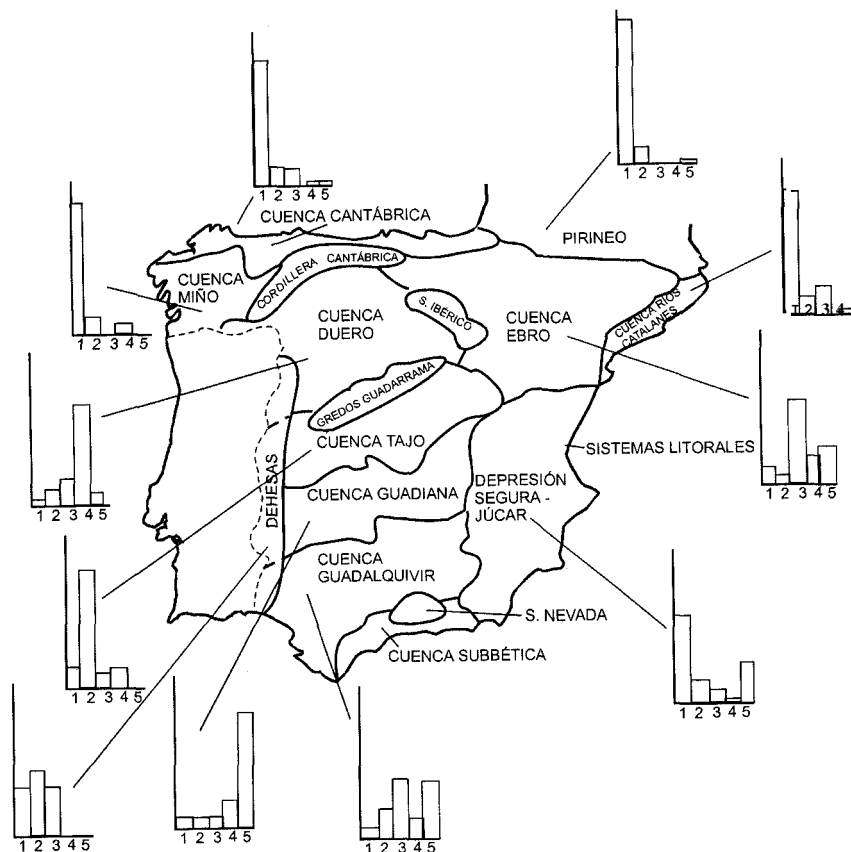


Figura 40. Distribución en España de las principales unidades limnológicas y abundancia relativa de los diferentes tipos de lagunas y zonas palustrea en cada una de ellas. 1, permanentes dukes limpias; 2, temporales dukes limpias; 3, temporales dukes turbias; 4, temporales mineralizadas; 5, hipersalinas. Laa frecuencias del Pirineo corresponden alas de todos los sistemas montañosos españoles. *Distribution of the main limnologic units in Spain and the relative abundance of the various types of lagoons and wetlands in each of them. 1, clean permanent freshwaters; 2, clean temporary freshwaters; 3, turbid temporary freshwaters; 4, temporary mineralized waters; 5, hypersaline waters. Pirinean frequencies correspond to rill Spanish mountain systems*

llanuras prelitorales, y litorales cuando las vertientes montañosas no alcanzan directamente el mar. Los materiales son calcareos, paleozoicos (los occidentales) y mesozóicos (los orientales), todos intensamente carstificados. El clima es de tipo europeo occidental marítimo, suave y húmedo (Font, 1983).

Se trata de una región muy pobre en lagunas que, en su mayoría, son de poco volumen y de agua dulce. En general, descansan sobre materiales arcillosos o sobre tierra parda húmeda, gozando, en este último caso de un gran desarrollo de vegetación. La fauna de crustáceos es de tipo cosmopolita y relativamente pobre.

Son dignos de mención el lago de Bikuña y el de Arreo. El primero es muy poco profundo, pero muy productivo y con una gran cantidad de macrofitos y anfibios. El segundo es permanente y de dos a tres metros de profundidad; actualmente se utiliza para riego. Este lago podría ofrecer resultados interesantes desde el punto de vista paleolimnológico ya que posee un buen paquete de sedimentos orgánicos y en el pasado fue utilizado como salina.

Cuenca del Miño

Corresponde al extremo NW de la península y al país gallego. El relieve es complejo y se forma a

partir de los materiales del antiguo macizo galicoduriense, de naturaleza silicea (granitos y rocas precámbricas metamorfozadas), notablemente fracturados. Los suelos son de tipo rancker, tierra parda húmeda y podsoles. Las zonas húmedas se encuentran pobremente representadas en el interior, aunque entre las dunas cercanas al litoral se forman sistemas lagunares, a veces de cierta importancia, como la laguna del Carregal (Corrubedu), la de Traba y la de Muro, todas ellas productivas y visitadas por aves acuáticas. Pese a la proximidad del mar, sus aguas son dulces, aunque enriquecidas ligeramente en cloruros. Cuando las aguas son claras, la vegetación es muy abundante (*Potamogeton*, *Nitella*, *Oedogonium*).

En regiones del interior existen pequeñas charcas temporales, muy dulces, caracterizadas por la presencia de *Diaptomus castor*, y charcas o lagunas mayores, siempre de origen artificial (carteras o embalses). La laguna Sobrado de los Monjes (artificial) posiblemente sea la de más fama del territorio, e incluso ha sido recientemente objeto de una tesis doctoral (Varela, 1983); constituye una antigua cubeta engrandecida por la construcción de una pequeña presa, y en la actualidad se encuentra muy bien conservada. Sus aguas son dulces, distroficas y de nivel constante. El litoral se encuentra ricamente poblado por vegetación (*Menyanthes trifoliata*, que también aparece en Los Pirineos) y el fondo queda cubierto por una pradera de *Nitella flexilis*.

Un sistema lacustre que fue importante en su día es la laguna de Antela, prácticamente destruida en la actualidad. Su fauna, muy interesante, fue descrita por Margalef (1955).

El lago Carucedo se encuentra en la vertiente nor-occidental de los Montes de León. Se trata de un lago abierto que vierte sus aguas al Sil. Se encuentra constituido por dos cubetas, separadas por una barra de caliza que puede quedar sumergida cuando el lago se encuentra a cota máxima. En total, su longitud es superior a 1 km, y su anchura máxima es de 700 m. Las aguas son oligotróficas y en sus zonas próximas al litoral se desarrolla abundante vegetación sumergida (*Potamogeton lucens*, *P. pectinatus*, *P. crispus*,

Groenlandia densa, *Myriophyllum*, *Chara aspera*, *Nitella opaca*, *Chara contraria* y el musgo *Drepanocladus aduncus*). El cinturón de vegetación palustre litoral está formado, en el mismo calizo, por *Typha*, *Sparganium erectum* y *Scirpus lacustris*. En el plancton se desarrolla el *Daphnietum longispinae*, con, además, *Daphnia cucullata*. La biocenosis recuerda a la de los lagos cársticos, así como el hecho de que el agua sea ligeramente alcalina (2,6 meq/l) y sulfatada (0,02 g/l), como ya fue señalado por Margalef, (1955); sin embargo, el origen del lago parece que es artificial, o al menos, casual, aunque muy antiguo. Según López (1980), el sistema de explotación aurífera de las Médulas, hace 2.000 años (Ruina montium) produjo gran cantidad de sedimentos que bloquearon la salida del arroyo en Balén, originando el lago Carucedo. Las fluctuaciones de nivel se deben al régimen de los contribuyentes Villarranda e Isurga.

La explotación de Las Médulas, que utilizaba energía hidráulica y lavaderos, originó depósitos de agua que aun existen, como el lago Somido. Es un lago alargado, situado en la cumbre del cono de deyección que cierra el lago Carucedo. Sus aguas son turbias pero albergan una rica comunidad de macrófitos (*Nuphar lutea*). En las charcas temporales vecinas, la comunidad de crustáceos cuenta con *Diaptomus castaneti* como especie indicadora. Es interesante la presencia en estas aguas de la salamandra *Chioglossa lusitanica*.

Cuenca del Duero

Constituye una altiplanicie que se identifica con la meseta septentrional, con una altitud media de 700-800 m. Prácticamente toda su superficie se encuentra circundada por cordilleras periféricas. Predominan los materiales finos (complejo margo-arcilloso), con horizontes intercalados salinos, de origen continental lacustre (Mioceno). El paquete de sedimentos, de disposición tabular por no haberse visto afectados por ningún tipo de orogenia, ha sido erosionado, produciéndose una morfología muy particular: vastas llanuras sobre las que se alzan las cuestas rematadas por una capa de calizas pontienses, los paramos. El cuaternario se manifiesta en las dunas, terrazas y

sedimentos aluviales, y mientras que estos últimos siguen los cauces de los actuales cursos de agua, las dunas constituyen formaciones arenosas aisladas, que incluso remontan los páramos por la acción del viento. Los suelos son de tipo pardo calizo o pardo de yeso, alternando con arenales. El clima es mediterráneo continental extremado, con una media anual de lluvias inferior a 700 mm (Font, 1983).

Existen varios tipos de lagunas, en función de su origen. Las características esteparias, someras, temporales y de mineralización variable se sitúan en las regiones bajas, en lugares donde el relieve del sustrato impermeable de arcillas permite el embalsamiento de las aguas de escorrentía. La mayoría son endorreicas. Sin embargo, resulta difícil precisar, sin estudios hidrogeológicos de detalle, hasta qué punto las lagunas dependen de acuíferos superficiales o bien se encuentran conectadas con acuíferos más profundos e importantes. Estos últimos podrían dar lugar a fenómenos artesianos en el centro de la Meseta.

Los dos núcleos más importantes de lagunas esteparias en la cuenca del Duero se encuentran, uno en las llanuras limitadas por los ríos Pisuerga y Esla, y el otro al S del Duero, entre los ríos Eresma y Guareña.

El primero, situado sobre arcillas miocénicas y rañas, incluye una de las zonas húmedas más importantes de la península Ibérica: las lagunas de Villafáfila. Se trata de tres lagunas grandes y varias más pequeñas, dispuestas según un eje NE-SW entre los pueblos de Villan'n y La Tabla, y que en conjunto inundan una zona de, aproximadamente, 10 km de largo por 2-3 de ancho. El origen del agua de estas lagunas es meteórico. La temporalidad de las lagunas y su relativamente alto contenido en sales son los parámetros ambientales más sobresalientes (Margalef, 1956), y ambos van según un gradiente que coincide con el eje del sistema lagunar, de manera que las zonas menos profundas y cercanas a Barillos son las más efímeras y dulces (contenido total de aniones de 14 meq/l) y las más profundas y persistentes, como Villarín, son las más mineralizadas (hasta 150 meq/l de total de aniones). Ello da lugar a cambios en la composición biótica de las comuni-

dades, tanto en el espacio como en el tiempo. En invierno y primavera, la asociación característica es el *Branchinecto-Daphnietum atkinsoni* en las zonas más someras y dulces; hacia el SW se observa una transición hacia el *Arctodiaptometum wierzeski* debido al aumento de la salinidad y la permanencia (Alonso, 1981). En verano aparecen especies halófilas entre la vegetación helofítica de *Scirpus maritimus* y *S. litoralis* (*Chara canescens*, *C. aspera*, *C. galioides*, *Ruppia cirrhosa*), y hay un cambio en las comunidades hacia el dominio del *Arctodiaptometum wierzeski* y del *Simocephalo-Daphnietum magna*. Hasta hace poco se creía que estas lagunas se encontraban sometidas a un rápido proceso de aterramiento, atribuido al cambio relativamente reciente de las prácticas agrícolas en la cuenca; sin embargo, estudios realizados por la Junta de Castilla y León han demostrado que esto no es así, y lo que sucede es que la dinámica sedimentaria va ligada al régimen hidrológico: en ciclos de baja pluviometría, las lagunas funcionan con régimen endorréico acumulando sedimentos y sales; sin embargo, en años muy lluviosos, las lagunas se abren hacia el río Salado (régimen exorreico) exportando lo acumulado y sobrecavándose. El paquete de sedimentos actual, en equilibrio con estos procesos, tiene aproximadamente 1,5 m de espesor máximo (por debajo aparece el Terciario) y más de 10 siglos de edad; en realidad es un suelo hidromorfo muy antiguo sin discontinuidades que revelen deposiciones recientes en el último siglo. Otro proceso que amenaza el futuro de las lagunas es la regresión de la cobertura de *Scirpus*, la cual se atribuye a las últimas sequías, combinadas con el incremento de las poblaciones invernantes de ganso (*Anser campestris*), que ha sido espectacular en la última década.

Al E de las lagunas de Villafáfila se desarrolla un amplio sistema de lagunas pequeñas y dispersas, en general profundizadas artificialmente para su aprovechamiento como abrevadero para el ganado. Son aguas dulces con abundante vegetación sumergida de desarrollo principalmente primaveral.

El segundo grupo de lagunas esteparias se desarrolla sobre margas yesíferas y terrenos mar-

goarenosos. En la region de Coca hay un conjunto de lagunas saladas caracterizadas por una alta alcalinidad debida al sodio (Trona) y unicas en el contexto ibérico. Las más saladas (el Bodón Blanco, en Bocigas) poseen *Arctodiaptomus salinus*, poblaciones sexuales de *Chara canescens* y *Tolypella salina*. Más al W, al sur de Medina del Campo, hay un importante grupo de lagunas, no muy mineralizadas, temporales (invierno-primavera), caracterizadas por la alianza *Mixodiaptomion incrassati*.

Otro tipo de lagunas se desarrolla en relación con los cauces fluviales, sobre materiales cuaternarios, arenas o gravas. Estas son poco mineralizadas, mas persistentes y de aguas más renovadas. El ejemplo más típico lo constituyen las lagunas de Cantalejo, situadas en una llanura de suaves dunas, en tierras pinares (*Pinus pinaster*). Se trata de un sistema de aproximadamente 15 lagunas semipermanentes, de aguas transparentes y con abundante vegetación. Las biocenosis son muy ricas y diversas, y se caracterizan en conjunto, por el *Eurycercetum lamellati*. Estas lagunas han dado lugar a gruesos paquetes de sedimentos de turba, seguramente muy interesantes desde el punto de vista paleoecológico. Lamentablemente, muchas de ellas han sido ya objeto de explotación de áridos y otras utilizadas en la producción de tencas.

Un tercer tipo lo constituyen las lagunas efímeras y las charcas que pueden formarse en cualquier depresión, dependiendo unicamente del agua de lluvia. Son abundantes en los bordes de las carreteras. La vegetación acuática acostumbra a encontrarse mezclada con la terrestre y, normalmente, no existe un límite concreto del vaso. La comunidad más desarrollada es el *Hemidiaptomo-Chirocephaletum diaphani*; sin embargo, puede encontrarse cualquier asociación del *Simocephalion vetuli* en aguas claras o del *Mixodiaptomion incrassati*, en algunas turbias.

Cuenca del Tajo

No presenta una unidad tan definida como la del Duero, y su estructura es más complicada. Al N, entre el sistema central y los montes de Toledo, la estructura es la de una gran fosa tectónica (la fosa

del Tajo), con desniveles máximos en la zona de Gredos y, paulatinamente menores hacia el NE. Por el S, el zócalo asciende progresivamente hacia la Mancha, donde afloran la cobertura mesozoica y finalmente, el propio zócalo. Aparte de los Montes de Toledo, cuyas estribaciones mas orientales estan constituidas por materiales de la era primaria (calizas del Cámbrico y cuarcitas, areniscas y pizarras del Silurico) que afloran ocasionalmente en la zona de Lillo y Villacañas, el resto se encuentra cubierto por depositos mesozóicos o terciarios. Los primeros de sedimentación marina durante Keuper. Por su parte, los depositos del terciario constituyen formaciones del mioceno originadas bajo condiciones endorréicas, generalmente detriticas, con arcillas yesíferas, areniscas, calizas y conglomerados. Los suelos son de tipo pardo, con contenido en calcio variable segun las regiones, pero, en general, creciente al W de Madrid. El clima es mediterráneo continental extremado, pero diferente del de la meseta N (Cuenca del Duero), ya que los inviernos son menos fríos y los veranos más calurosos. En las llanuras llueve menos de 700 mm anuales (Font, 1983).

La región es muy rica en lagunas naturales. El máximo exponente fue el mar de Ontigola, hoy reducido a un pequeño embalse eutrófico dedicado a riego y a recreo. Sin embargo, existe un núcleo con sistemas lagunares de cierta importancia al S de la provincia de Guadalajara y al N de la Cuenca. Las lagunas situadas sobre calizas son de naturaleza cárstica; el Tobar y la laguna de Somolinos son las más importantes, ambas con una elevada tasa de renovación y con emisario y tributario superficiales. En ambas se desarrollan comunidades del tipo *Acroperio-Eucyclopidetum macruroidis* entre la vegetación litoral (caraceas). En la laguna del Tobar hay manaderos salinos profundos que mantienen un monimolimnion salado y anóxico, y aparece la misma forma planctónica de *Arctodiaptomus salinus* que en el lago de Banyoles. La laguna de Hortezueta de Océ, también sobre calizas, parece una depresión que corta el freático, ya que carece de emisario. Sobre materiales detriticos arcillosos aparecen grandes lagunas, como la Laguna Honda

(de Campillo de Dueñas), permanente y de unos 5 m de profundidad máxima, bien provista de vegetación (*Scirpus lacustris* en el litoral y todo el fondo tapizado de *Potamogeton gramineus*). Las lagunas de Puebla de Beleña, duces, someras y temporales, constituyen centros de gran interés desde el punto de vista de la avifauna. El sedimento es turboso y mantiene una vegetación profusa (*Nitella*). La comunidad de crustáceos característica corresponde al *Hemidiaptomo-Chirocephaletum diaphani*. Sobre arenas se desarrollan los navajos de Fuensaviñán, semipermanentes y de gran interés florístico (*Chara contraria*, *C. desmacantha*) (Velayos *et al*, 1984 a y b). Los sistemas endorreicos son escasos, y se limitan a una zona de salinas al S de Aranjuez.

Por otro lado, hay que considerar los sistemas artificiales creados por extracción de áridos. Estos a veces tienen cierta extensión y pueden constituir una especie de compensación a la desecación de lagunas naturales en lo relativo a la avifauna acuática. Algunos de la provincia de Madrid han sido incluso objeto de estudios limnológicos (Álvarez *et al*, 1985)

Cuenca del Guadiana

Abarca el valle alto del Guadiana, situado entre los Montes de Toledo (al N), Sierra Morena (al SW) y la cordillera Penibética (al SE). Topográficamente, corresponde al reborde meridional de la Meseta Sur, y en su formación han intervenido los mismos procesos.

Gran parte de la zona se encuentra cubierta por materiales miocénicos y cuaternarios que rellenan los valles existentes sobre los materiales menos erosionables (paleozoicos y mesozoicos), afectados por las deformaciones hercinianas. El depósito miocénico es detrítico, de tipo continental, con materiales semejantes a los depositados en las cuencas terciarias del Duero y el Tajo (arcillas arenosas coronadas por calizas pontienses). El cuaternario ocupa grandes extensiones de cantos y gravas y, a veces, depósitos más finos de arenas y arcillas rojas que rellenan suaves depresiones. Dentro de la cuenca alternan facies distintas y, por ejemplo, se observa un incremento de los yesos hacia el E. Predominan

los suelos pardos calizos y los rojos mediterráneos. El clima es similar a la cuenca del Tajo, pero algo más cálido.

El núcleo más importante de lagunas lo constituye el de la Mancha. La mayoría se encuentran sobre materiales miocénicos más o menos salinos y son fuertemente mineralizadas o saladas (Armengol *et al* 1975, Margalef, 1947). Por ejemplo, las de Turleque, Tembleque, Taray, Daimiel y Puertollano no llegan a ser saladas, seguramente por el hecho de no constituir sistemas endorreicos; concretamente, las tres primeras poseen emisario. En Daimiel, las aguas proceden del Cigüela y del Guadiana. Actualmente la sobreexplotación de acuíferos y la canalización del Cigüela han reforzado el efecto de las últimas sequías, por lo que este importante complejo lagunar se encontraría totalmente seco si no fuese por las aportaciones artificiales del trasvase Tajo-Segura. En épocas de inundación las poblaciones de aves son muy numerosas, y el fondo se halla totalmente tapizado de carófitos (*Chara canescens*, *Tolypella glomerata*) y hay abundante plancton (*Simocephalo-Daphnietum magna*). En el litoral y las zonas poco profundas, crecen *Typha* y *Cladium mariscus*.

Las lagunas saladas ocupan extensiones considerables y son, normalmente, temporales, aunque muchas no siguen ciclos de desecación anual pudiendo permanecer inundadas durante varios años consecutivos. La relación aniónica más frecuente sitúa al sulfato como dominante sobre el cloruro, y a éste sobre los carbonatos y bicarbonatos; las sales se concentran y precipitan (epsomita) en función de la disponibilidad hídrica y van siendo sucesivamente recicladas, a la vez que los sistemas se enriquecen progresivamente por su régimen endorreico. Como exponentes más significativos hay que citar la laguna del Hito (una de las menos saladas), y el grupo que se encuentra dentro del triángulo formado por los pueblos Lillo, Herencia y Mota del Cuervo (Altillo, Longar, Alabardiosa, Larga de Villacañas, Tirez, Grande de Quero, etc.). El litoral de estas lagunas se encuentra caracterizado por *Arthrocnemum*, *Phragmites australis* y *Juncus maritimus*, y el fondo por *Althenia filiformis*,

Ruppia maritima, *Lamprothamnium papulosum* y *Chara galioides* (Cirujano, 1980). La comunidad de crustaceos corresponde al *Arctodiaptometum salini*. Actualmente, estas lagunas se encuentran muy alteradas por la colmatación con sedimentos debidos a actividades agrícolas en sus cuencas y por la contaminación por aguas residuales, insecticidas, herbicidas y abonos (Armengol *et al* 1975). Esto ha reducido notablemente la vegetación y la fauna autóctonas, lo que va en detrimento de las poblaciones de aves que visitan las lagunas. La facies actual de las más contaminadas es el litoral cubierto de escombros, el sedimento cenagoso y pestilente, con gran actividad bacteriana (*Lamprocystis*) y el plancton constituido por densas masas de *Brachionus plicatilis*.

Al N de la provincia de Ciudad Real, y al W de Daimiel se encuentra un grupo de lagunas dulces. Las lagunas de Navalgrande se desarrollan sobre rañas del plioceno, materiales aluviales y derrubios cuaternarios, y rocas ordovicicas pizarrosas. Las aguas son semipermanentes y claras, y la vegetación es abundante (orillas con *Phragmites australis* y *Scirpus*, y fondo con *Ranunculus aquatilis*, *Utricularia vulgaris*, *Nitella tenuissima*, *Tolypella glomerata*, *Chara major* y *Chum aspera*). La comunidad de crustaceos corresponde al *Simocephaletum vetuli*, aunque cuenta también con *Eurycerus lamellatus*. En las cercanías de Puertollano existe otro grupo de lagunas bastante heterogéneo. Las lagunas de Lomillos y Carboneras, ocupan las depresiones que corresponden a los cráteres de antiguos volcanes. Las de Almeros y Cucharas, sobre mioceno y derrubios cuaternarios, forman áreas de inundación en invierno y primavera que drenan al río Argamasilla; las aguas son turbias y dan lugar al desarrollo de la asociación argilófila *Mixodiaptometum incrassati*. La laguna de Puertollano es más persistente y tiene contactos con rocas basálticas; aparece rodeada totalmente de *Phragmites* y su asociación característica de crustaceos coincide con las dos anteriores.

Uno de los exponentes lagunares manchegos más significativos lo constituyen las lagunas de Ruidera, originadas por procesos de erosión en las carnioles triásicas del Campo de Montiel. El

rio Vado Blanco ha formado una serie de cubetas escalonadas, las últimas de las cuales comunican a través de cascadas. Las aguas son ricas en bicarbonato cálcico (4,5 meq/l de alcalinidad total), lo que les confiere el reflejo azul característico de las aguas cársticas. Las lagunas de cabecera (Laguna Blanca) son más pobladas de vegetación (*Chara hispida*, *C. aspera*, *Cladium mariscus*, *Juncus trichophyllus*) que las más bajas, donde la fuerza de la corriente es mayor, y el fondo y el litoral se encuentran desprovistos de sedimento. La comunidad típica corresponde al *Acroporo-Eucyclopidetum macruroidis*.

Depresión del Júcar-Segura

Se encuentra formada por un sistema de cubetas sinclinales más o menos accidentadas por fallas e individualizadas en el Mioceno superior, tras el inicio de la etapa postorogénica de la cordillera Bética. Las cubetas han funcionado como cuencas de sedimentación con episodios marinos y continentales, y en muchos casos, han acumulado paquetes de sedimentos neógenos y cuaternarios de una potencia considerable (hasta 4 km en el bajo Segura). Desde el punto de vista litoológico, la región pertenece mayoritariamente a la Iberia caliza, con formaciones exclusivamente sedimentarias, en gran parte de origen marino, depositadas durante el Secundario en el fondo de los canales que separaban los macizos emergidos en aguas del mar que precedió al Mediterráneo. Entre estos materiales abundan las calizas, calizas dolomíticas y carnioles marinas. El Mioceno aparece de manera discontinua entre el Secundario. Localmente se desarrollan graveras calcáreas o mixtas y rafias calcáreas (Mapa litológico de España. INE, IGME, S.G. 1966). Los suelos son pardos, con cantidad de calcio variable. Las regiones más bajas corresponden a la zona árida más extremada de Europa, con sequías persistentes que alternan con lluvias torrenciales.

Las llanuras de Albacete pueden considerarse una prolongación de la Mancha, y sobre el Mioceno se desarrollan lagunas saladas de las mismas características que las manchegas (Horna, Petrola, Salobrejo y las lagunas de la Higuera, una de ellas, la del Saladar, explotada

actualmente para la obtención de sulfato magnésico). La laguna de Salinas, en Alicante, se encuentra también en explotación, y constituye el sistema continental salado más oriental de la península.

Los sistemas lacustres más característicos de esta región son los carsticos, y son de notar dos grupos situados respectivamente en el límite NW de la depresión (extremo oriental de la cordillera ibérica) y el S (extremo oriental de la cordillera Bética). El primero corresponde a la región de Cañada del Hoyo y Fuentes (Cuenca) y posee una decena de lagunas, en realidad dolinas, que dejan el freático al descubierto. Algunas son profundas como la de la Cruz y el Tejo (20-30 m). Las de menor profundidad poseen el fondo tapizado de carofitos (*Chara vulgaris*, *Chara major*) y el litoral densamente poblado (*Myriophyllum*) y *Potamogeton pectinatus* como limnófito y *Phragmites* como helófito. La alcalinidad es elevada (aproximadamente de 6 meq/l) y se debe mayoritariamente al calcio, lo que convierte al fósforo en limitante. Esto determina que las aguas sean limpias y poco productivas (disco de Secchi de 4 a 13 m). La morfometría de las lagunas, con relación superficie/profundidad reducida, dificulta la mezcla vertical, por lo que la estratificación es muy persistente (Vicente & Miracle, 1984) (con anoxia en el hipolimnion de la torca de la Cruz) e incluso algunos años pueden darse fenómenos de meromixis. El plancton corresponde a la asociación *Daphnietum longispinae* y las comunidades litorales al *Acroporo-Eucyclopidetum macruroidis*.

El segundo grupo se encuentra al S de Albacete. En los alrededores de Alcaraz hay varios sistemas lagunares, todos ellos ojos y surgencias (Ojos del Arquillo, Ojos de San Jorge, Ojos de Villaverde), de aguas limpias y con elevada tasa de renovación, ya que en todos los casos se continúan por emisarios importantes. Los Ojos de Villaverde y del Arquillo se encuentran sobre calizas dolomíticas y carniolas marinas, y han dado lugar a interesantes formaciones travertínicas (cauces fosilizados). Cerca de Hellín se encuentran las lagunas de Tobarra, sobre materiales provenientes de sedimentación marina (mar-

gas, dolomias y calizas dolomíticas), probablemente responsables de su mayor mineralización (2,32 g SO₄/l).

Sobre graveras y canturriales aparecen lagunas temporales de tipo estepario, como las de El Bonillo e Ituero. Entre ellas se desarrollan comunidades argilófilas del tipo *Mixodiptometum incrassati*.

Depresión del Guadalquivir

Limita al N con el macizo Ibérico, que se hunde progresivamente bajo la depresión constituyendo su propio zócalo. La cobertera es de origen marino, mesozoico y miocénico, este último constituido por areniscas, limolitas, margas y arcillas. El Mioceno inferior se encuentra intercalado de elementos alóctonos procedentes de la cordillera Bética, que cobran mayor importancia (en espesor) en la parte occidental de la depresión. El cuaternario se encuentra esparcido y su extensión más amplia se encuentra entre Sevilla y Córdoba; se encuentra constituido por limos, arcillas, cantos rodados y gravas, asociadas a costras calcáreas blancas. Los suelos son de tipo vertisuelo, regosuelo y tierras pardas. El clima es continental extremado en el alto Guadalquivir y continental atenuado en el bajo Guadalquivir, debido a la influencia atlántica.

Los focos lagunares más importantes se encuentran en el bajo Guadalquivir, aunque es digna de mención la Laguna Grande (La Laguna, Jaén); ésta tiene unas 25 ha, y se encuentra rodeada de una muralla. Sus aguas son algo mineralizadas y albergan una comunidad de tipo *Arctodiptometum wierzeski*. La vegetación litoral cuenta con *Phragmites australis*, y la bentónica con *Chara connivens* y *C. fragilis*.

Las lagunas de Zoñar y el Rincon son las únicas permanentes con dimensiones de consideración. Ambas son importantes desde el punto de vista conservacionista por constituir los últimos reductos de la malvasia (*Oxyura leucocephala*) (Amat & Sanchez, 1982). La laguna de Zoñar tiene 8 m de profundidad y, aproximadamente, 2 km de longitud máxima (Fernandez Delgado *et al.*, 1984). Sus aguas son muy eutroficas y de color marrón debido a densas poblaciones de

Peridinium (disco de Secchi de 50 cm en abril de 1982). Como consecuencia de la poca transparencia y de lo abrupto del litoral, faltan limnófitos. El litoral posee un denso cinturón de *Arundo donax* y *Phragmites australis*. Las aguas son alcalinas pero dulces. La comunidad de crustáceos es muy pobre, probablemente debido a la presencia de peces. La laguna de Zoiar comunica con otra laguna, que recibe sus aguas en épocas lluviosas, la laguna Chica; ésta es somera, de aguas más limpias y mucho más mineralizadas. El fondo se encuentra cubierto de carofitos (*Chara polyacantha*, *C. galioides*, *Tolypella hispanica*) y la comunidad de crustáceos corresponde al *Arctodiaptomus wierjeski*. La laguna del Rincón posee unas características muy similares a la laguna Chica, pero es algo menos mineralizada. La de Zoñar se encuentra sobre margas y calizas arenosas del Oligoceno, mientras que la del Rincón está sobre materiales cuaternarios, lo que probablemente pueda explicar algunas de las diferencias químicas entre ambas lagunas.

Las lagunas de Taraje y el Comisario, en las cercanías de Medina Sidonia, constituyen también ejemplos de sistemas lagunares de cierta persistencia, ambos sobre materiales terciarios pero sometidas a cierta tasa de renovación, a juzgar por la poca mineralización de sus aguas. Son de aguas limpias y albergan importantes poblaciones de limnófitos (*Myriophyllum*, *Potamogeton*).

Otro tipo de lagunas presente en esta zona es el de las temporales o efímeras poco mineralizadas. Estas aparecen ampliamente extendidas por todo el bajo Guadalquivir, sobre materiales margosos (terciarios) o cuaternarios. Las esteparias aparecen preferentemente en las cercanías de Cabezas de San Juan (La Galiana, del Pílon, del Charroao, Cigarrera y, algo más alejada hacia el S, la de La Lantejuela). El desarrollo de estas lagunas es primaveral-invernal. La vegetación acuática incluye habitualmente *Ranunculus* y *Chara*. En las de aguas claras se desarrollan comunidades del tipo *Simocephalium vetuli*, y en aguas más turbias, comunidades argilofílicas, como el *Mixodiaptometum incrassati* o el *Triopsetum mauritanici*.

Un grupo muy interesante lo constituyen las lagunas de los arenales del litoral de Doñana

(Huelva). La mayoría son temporales, dulces y limpias, con abundante vegetación. En Doñana se encuentran representadas por los caños (de inundación prácticamente permanente), los lucios y los charcos, y es reconocida su importancia en el sustento de la fauna del parque (Montes *et al* 1982 a, b, c, d 1983; Amat, 1981 a). En estas aguas crecen *Ranunculus*, *Callitriche*, *Myriophyllum alterniflorum*, *Nitella translucens*, *Chara fragifera*, etc. Los crustáceos han sido muy estudiados (Armengol, 1976; Bigot & Marazanof, 1965; Dussart, 1964, 1967 a; Estrada, 1973). En las más mineralizadas se desarrolla el *Arctodiaptometum wierjeski* (lagunas en los "corrales"), y en las de aguas más finas, es característica la asociación *Eurycercetum lamellati*.

El último grupo característico de esta cuenca es el de las lagunas esteparias fuertemente mineralizadas y saladas. Hay varios núcleos de ellas: uno en las cercanías de Puentegeñil-Benamejí, otro en las de Fuentedepiedra, un tercero en el Palmar de Troya y, finalmente, otro en Espera. La laguna de Fuentedepiedra es la más importante, y constituye una zona húmeda vital para el mantenimiento de los flamencos en nuestro país (Blasco *et al*, 1979). Se encuentra sobre cuaternario aluvial, pero constituye el nivel más bajo donde fluyen aguas cargadas de sales de los arroyos que fluyen por el Keuper. El resto de las lagunas saladas de Andalucía participan del mismo sustrato o se encuentran directamente instaladas sobre materiales triásicos (arcillas, areniscas y margas del Keuper). El anión dominante acostumbra a ser el cloruro, como corresponde a una región con sedimentos marinos; sólo son sulfatadas las lagunas de Medina y Zorrilla. Un tipo muy característico de esta región es el de las lagunas muy poco alcalinas y sin embargo, muy ricas en cloruros y en calcio (laguna del Conde, de Benamejí, de Puentegeñil). El poblamiento de todas ellas es similar, con *Althenia filiformis* y *Chara galioides*, y la asociación de crustáceos que las caracteriza es el *Arctodiaptometum salini*.

Depresión del Ebro

Constituye una gran fosa tectónica de forma triangular, con un vértice en la Rioja y la base en

la cordillera costero-catalana. Al N limita con los Pirineos y al SW con las montañas Ibéricas. Su comunicación con la cuenca del Duero se hace a través del corredor de la Bureba.

Toda la depresión se encuentra rellena de sedimentos terciarios, los más antiguos marinos (eocénicos) y los posteriores del Oligoceno continental, con depósitos detríticos procedentes, en gran parte, de la erosión de la cordillera pirenaica. Desde el punto de vista litológico, estos sedimentos comprenden margas, arcillas margosas y depósitos arcillosos, eventualmente detríticos en su zona NE, margas alternando con calizas lacustres o con areniscas en el NW, y yesos y margas yesíferas en la parte central. Las llanuras altas de los páramos de Huesca están cubiertas por un manto de aluviones pliocénicos. A lo largo del Ebro y sus afluentes se desarrollan amplias terrazas cuaternarias que se disponen en cuatro niveles principales. Los suelos periféricos son de tipo pardo, y en la región central se desarrolla un suelo gris subdesértico yesoso o calizo. El clima es mediterráneo continental extremado, con pluviosidad anual menor de 700 mm.

Las aguas permanentes dulces son casi siempre de origen artificial, aunque no faltan lagos cársticos y lagunas freáticas de cierta importancia. De las primeras, los ejemplos más típicos son las estancas, pequeños embalses construidos con fines agrícolas, mediante la elevación de una presa de tierra o cemento. Muchas son de nivel constante y permiten el desarrollo de vegetación litoral (*Phragmites* y *Typha*), y cuando las aguas son claras, el de la vegetación bentónica (*Chara vulgaris*, *Groenlundia densa*, *Potamogeton* sp.pl., *Nitella opaca*). Las comunidades planctónicas se encuentran caracterizadas por *Neolovenula alluaudi* o por *Tropocyclops prasinus*. Las regiones donde este tipo de aguas son más características se encuentran al N de Huesca y de Zaragoza (Ejea de los Caballeros) y al SE de Teruel (Mora de Rubielos). Los lagos cársticos se encuentran en la franja N, sobre calizas del Prepirineo, y están representadas por los de Estafia (Avila *et al.*, 1984), Montcortks (Camps *et al.*, 1976; Margalef, 1950) y Bastus. Estafia parece constituir una ventana freática, ya que no posee emisarios visibles.

Su nivel debe oscilar junto con el del freático a lo largo de los años. Montcortks y Bastus funcionan como limnocrenos; mientras el primero es considerablemente eutrófico y meromítico, el segundo, constituido por dos pequeñas cubetas separadas, posee aguas muy limpias y de elevada tasa de renovación. El entorno de estos lagos se encuentra poblado por *Phragmites* (*Cladiummariscus* en los de Bastus) y la densidad de la vegetación sumergida depende de la transparencia del agua (*Myriophyllum* en Montcortks y Estafia y densas poblaciones de *Chara major*, *C. aspera*, *Nitella tenuissima*, *Utricularia*, *Potamogeton coloratus*, *P. pectinatus*, *Myriophyllum verticillatum*). Las comunidades de crustáceos corresponden al *Daphnietum longispinae* (*Eudiaptomus padanus* en Bastus) en el plancton, y al *Acropero-Eucyclopidetum macruroidis* en el litoral. El resto de aguas permanentes naturales se halla disperso por toda la cuenca; son característicos el lagunazo del Moncayuelo (Zaragoza), acondicionado para pesca y esparcimiento, la laguna de Guialguerrero (Zaragoza), la de Tortajada (Teruel) y la Estanca de Chiprana (Zaragoza).

Los ambientes temporales más típicos de la cuenca del Ebro son las lagunas y charcas esteparias, poco o medianamente mineralizadas. Se encuentran, por lo general, en terrenos arcillosos, y son de desarrollo invernal-primaveral. Es común que los ganaderos incrementen la profundidad de las charcas efímeras para prolongar la duración de las aguas e, incluso, que afirmen el contorno con paredes de piedra (práctica muy general en la provincia de Teruel). Este tipo de aguas es muy abundante por todas las llanuras y es característica su baja mineralización, su alto grado de turbidez y la colonización por *Ranunculus* y *Heleocharis*, así como las asociaciones de crustáceos *Neolovenulo-Daphnietum obtusae* y *Mixodiaptometum incrassati*. La laguna de La Zaida (Zaragoza) constituye el ejemplo más interesante; se trata de una extensa laguna cuyos periodos de inundación se encuentran regulados por los agricultores mediante una estanca intermedia (la "parada de la Zaida"). Sus aguas son poco mineralizadas y turbias, y albergan una interesantísima comunidad de crustáceos eufilepodos (*Triops*

cancriformis, *Lepidurus apus* y *Cyzicus tetracerus*). La laguna de Pitillas (Navarra) también es un exponente muy característico de ecosistema lacustre estepario.

El último grupo es el de las lagunas mineralizadas y saladas. La laguna de Sarifiena ha sufrido transformaciones en los últimos años, que han modificado su régimen, ahora exorrítico, de manera que se ha reducido considerablemente su salinidad. Descansa sobre aluviones y rañas calcáreas. Las lagunas saladas se distribuyen en dos conjuntos, uno en la Rioja y otro en la región de Bujaraloz-Chiprana-Alcañiz (Monegros). Las riojanas se encuentran al S de Alava (Laguardia), sobre margas continentales con areniscas en un pequeño núcleo endorrítico, y son la laguna de Carravalseca y la de Carralografio. Ambas, cuando están a punto de secarse, aparecen cubiertas por una gruesa capa de sal sobre la que podían verse algunos restos de salmuera. El sedimento es de tipo saproclítico y se encuentra densamente poblado por carófitos.

Las lagunas de Monegros se emplazan sobre margas y yesos, con elevada salinidad, que mineralizan las aguas que fluyen hacia los focos endorríticos. En su formación han intervenido procesos de deflación eólica y de disolución que, combinados, dan lugar a cubetas muy someras de tipo playa (Pueyo, 1980), de desarrollo asimétrico a causa de la intensidad y constancia de los vientos dominantes NW-SE (Cierzo). La máxima anchura es casi siempre en el extremo SE y, a sotavento (también SE), hay pequeñas elevaciones originadas por la acción combinada del viento y el oleaje. Prácticamente todas las lagunas son temporales. La vegetación litoral es escasa o inexistente, y la acuática se limita a algas filamentosas y cianofíceas (*Microcoleus*) que estructuran un tapiz algal. La vegetación halófila periférica consta principalmente de *Arthrocnemum fruticosum*. Las comunidades de crustáceos pertenecen al tipo *Arctodiaptomum salini*, con *Branchinecta media* como especie más característica. La laguna Salada de Chiprana es la única permanente, por poseer varios metros de profundidad, y constituye un foco endorreico confinado por paleocanales. Sus aguas son eutróficas (en ocasiones muy limpias) y el sedi-

mento se encuentra colonizado por *Lamprothamnium papulosum*. La comunidad de crustáceos corresponde al *Artemion salini*.

Región de las dehesas

Corresponde a una franja de, aproximadamente, 100 km de anchura, que recorre la parte más occidental de España, junto a la frontera con Portugal. Se extiende desde Zamora hasta Huelva, y forma parte de las cuencas del Duero, Tago y Guadiana. Desde el punto de vista litológico, la región corresponde a la parte silicea de España. Los granitos y gneis dominan la parte septentrional, y hacia el S de Plasencia, éstos son más dispersos y aparecen como dominantes primero las pizarras, filitas y calcoesquistos, y luego, al S de Badajoz, los esquistos y cuarcitas. Paisajísticamente, toda esta región guarda cierta unidad. La vegetación de las partes bajas corresponde al encinar adehesado, y la de las altas, a monte y maquia. El clima es mediterráneo continental, atenuado y con pluviosidad media entre 600 y 1000 mm anuales.

La densidad de lagunas es muy alta, ya que su existencia y conservación es potenciada por los ganaderos. El tipo de lagunas corresponde a las llamadas "charcas ganaderas", en general permanentes o semipermanentes, de aguas finas y claras. El desarrollo de la vegetación sumergida es importante en todas ellas, y por su morfometría, se dispone en círculos concéntricos. Por su parte, la vegetación litoral acostumbra a ser pobre, por ser la más castigada por el ganado. En la provincia de Salamanca se han contabilizado más de 1100 charcas o lagunas de este tipo; las de mayores dimensiones son la Laguna del Cristo, la Grande del Campanero, la de Tamames y la Grande de Larrodrigo. La Laguna del Cristo posee tramos de *Phragmites* y *Eleocharis palustris* en el litoral, un primer cinturón de musgos acuáticos y carófitos (*Chara fragifera*, *Nitella opaca*), otro de *Ranunculus* y un tercero de *Myriophyllum*, *Ceratophyllum*, *Potamogeton crispus* y *Potamogeton* sp. El fondo (1,5 m) se encuentra cubierto de *Spirogyra*. En el plancton, domina *Neolovenula alluaudi* y en el litoral, el *Simocephalium vetuli*. El resto de las lagunas de esta zona tienen una estructura similar, aunque

son de menor tamaño. Muchas de ellas se encuentran notablemente eutrofizadas por efecto del mismo ganado, especialmente las poco profundas. En las de mayor profundidad, el efecto del ganado únicamente se deja sentir en las orillas, de modo que en conjunto, las aguas pueden mantenerse limpias.

Cuenca de los ríos catalanes

Ocupa una estrecha franja paralela al litoral, al E de la cordillera prelitoral. Los materiales son paleozoicos y terciarios, de origen marino, y las depresiones se encuentran rellenas de aluviones terciarios y cuaternarios de origen continental. El clima es mediterráneo suave.

Los fenómenos lagunares son escasos. El lago de Banyoles (Margalef, 1946; Miracle, 1976; Planas, 1973) es el más importante de Catalunya y el segundo en tamaño de España. Se encuentra en una zona intensamente carstificada, en la que se abren, también, una decena de lagos de pequeño tamaño. El lago actual constituye el resto de un lago mucho mayor que existió desde inicios del cuaternario y del que hoy quedan, como testigos, una sucesión de terrazas travertínicas. Posee cuatro cubetas, de profundidad comprendida entre los 25 y los 40 m; a partir de esta profundidad, sigue una capa de fango de la que no se conoce aún el espesor real, que puede llegar hasta los 100 m. La alimentación de agua es por el fondo, y el desagüe por superficie, lo que mantiene el sedimento resuspendido y contribuye a la oxigenación del fondo. Las cubetas más profundas son meromicticas. Las aguas son sulfato-carbonatadas y oligotróficas. La comunidad de crustáceos planctónicos incluye *Tropocyclops prasinus*, *Arctodiaptomus salinus* y *Diaphanosoma brachyurum*, y la litoral corresponde al *Acroporo-Eucyclopidetum macruroidis*.

Cerca del lago de Banyoles se encuentra el Clot d'Espolla, que funciona como un lago o laguna intermitente y que, por su carácter imprevisible, permite el desarrollo de una importante comunidad de *Triops cancriformis simplex*. Como ambientes temporales y someros, pueden citarse los Estanys de Capmany y los de Tordera. Los primeros se encuentran en las proximidades de la

Jonquera, sobre pizarras y esquistos. Los más profundos son semipermanentes y los someros efímeros; en todos se desarrolla el *Simocephalium vetuli*, con *Mixodiaptomus kupelwiesseri* como indicador regional, y en las menos profundas, la asociación *Hemidiaptomo-Chirocephalaeturn diuphani*. Las lagunas de Tordera dependen del freático del río, y se encuentran emplazadas en materiales cuaternarios. Su biocenosis es muy similar a la de las lagunas de Capmany (Sabater, 1981).

Sistemas montañosos

Durante los períodos glaciares, los hielos se asentaron en las partes más elevadas de las cordilleras ibéricas (por encima de los 1500 m de media). Los glaciares descendían por gravedad hacia la base de las montañas y de su acción erosiva nos quedan hoy, como resultado, los circos, los valles en artesa y los depósitos morrénicos.

La tipología de los lagos de montaña es diversa. Los lagos de circo constituyen un tipo muy frecuente. Se forman en la parte alta de los valles glaciares como consecuencia de un tipo de erosión que da origen a concavidades (gelificación). El nivel de la salida del circo puede estar más o menos elevado, lo que permite la acumulación de agua. A lo largo del recorrido de la lengua glaciar, esta situación puede repetirse y aparecer cadenas de circos y lagos, los llamados "lagos paternoster". Las morrenas laterales de los glaciares pueden interceptar la salida de los valles transversales dando lugar a los lagos de morrena, del tipo de los lagos marginales alpinos. En realidad estos corresponden al modelo estructural de los embalses creados por el hombre, en los que la salida del agua se realiza por superficie. Al igual que los embalses, los lagos de morrena son asimétricos, con una zona de cola, con las orillas poco profundas y generalmente colonizadas por vegetación, y una parte terminal más profunda. Los lagos de circo, sin embargo, poseen en general, el litoral más escarpado, lo que limita el poblamiento litoral a una estrecha faja. Desde el punto de vista limnológico, los lagos de montaña corresponden al tipo dimictico (dos fases de estratificación, dos de mezcla), de aguas poco mineralizadas (Hutchinson, 1957).

El aporte de materiales exógenos al lago y su sedimentación en el mismo, conducen a la colmatación. Esta es más rápida en regiones de menor pendiente, como sucede en las partes terminales de los valles, y más erosionables. Durante las diferentes fases anteriores a la total colmatación, el lago pasa por ser menos profundo y más eutrófico, y por una última fase en la que sobre los sedimentos se desarrolla un conjunto de pequeñas charcas temporales (pozzinas) alternando con turberas. Estas charcas pueden estar aisladas o comunicadas entre ellas por pequeños cursos de agua.

El último tipo de manifestación lacustre dentro de los sistemas montañosos son las marmitas excavadas en la roca y las charcas. Las primeras son típicas regiones calizas, donde se forman por disolución, y sobre granitos, muy alterables por los agentes atmosféricos. Pueden tener un tamaño que va desde menos de un metro hasta varios. Las charcas se desarrollan en cualquier lugar donde haya una depresión y sustrato impermeable. Generalmente contienen vegetación, y la duración de su período de inundación depende de su profundidad.

Pirineos

A lo largo de la zona axial, en la que afloran materiales precámbricos y paleozoicos, así como rocas ígneas, se distinguen tres regiones. La región occidental, relativamente poco elevada y fundamentalmente caliza. La región central más elevada (más de 3000 m, el Aneto), formada por materiales calizos en su porción occidental y silíceos en la oriental. La región oriental, bastante elevada (Canigó, 1785 m) es fundamentalmente silícica. El clima es de montaña, con nieve de noviembre a mayo-junio.

La mayoría de los lagos se localizan en la parte silicea de los Pirineos centrales, menos permeable, y en las vertientes septentrionales de los valles donde el glaciario fue más intenso. Algunos lagos alcanzan dimensiones considerables, como el de Certascán (represado), con 60 ha y 100 m de profundidad (Margalef *et al.*, 1975). El tipo de estos lagos es prioritariamente de circo en las cabeceras de los valles, con una cuenca reducida y

profundidad media superior a los 10 m, de contorno circular y muy oligotróficos (Redó, Sant Gerber, Negre, entre otros). Los lagos del fondo del valle son más escasos, con cuenca de recepción mayor, más someros (menos de 10 m de profundidad) y más eutróficos (Llauset, Llong, Llebre, Sant Maurici). En total, hay más de 500. La parte caliza del macizo central carece prácticamente de lagos por ser el sustrato mucho más permeable. En la región de Panticosa hay un grupo considerable de lagos (Bachimafia, de Pecico, Azules, Bazato...) que se ubican sobre un afloramiento granodiorítico. Más al E hay algunos aislados (lago helado de Marboré).

En el Pirineo occidental, los fenómenos lacustres son raros y muy poco desarrollados. El agua se estanca en áreas colmatadas de sedimentos (Ibon Atxerito). En el Pirineo oriental hay también pocos lagos; existe un grupo, en la Cerdeña, sobre sustrato granítico, y otro en la región de Carançà, pero ya en territorio francés.

El hecho de que la mayoría de los lagos se encuentren sobre sustrato silícico condiciona su baja mineralización, que generalmente no pasa de los 50 μS de conductividad ni de los 0,5 meq/l de alcalinidad total. Los lagos que poseen una morfometría adecuada (poca pendiente) y un sedimento capaz de mantener vegetación bentónica, presentan las orillas pobladas por *Carex*, y el litoral por *Isoetes lacustris*, *Subularia aquatica*, *Sparganium affine* y *Ranunculus aquatilis*. Los fondos de menos de 15 m de profundidad se encuentran colonizados por *Myriophyllum* y *Nitella flexilis*.

La biología de los lagos pirenaicos cuenta con importantes estudios básicos (Margalef, 1948, 1949, 1952; Miracle, 1978; Vilaseca, 1978). El plancton de los grandes lagos se encuentra caracterizado por la asociación de diatómidos: *Mixodiatomus laciniatus* en la parte occidental, *Eudiatomus vulgaris* más frecuente en la oriental, *Diatomus castaneti*, exclusivo de la oriental, y *D. cyaneus*, extendido por todos los Pirineos (Miracle, 1978). En el litoral se desarrolla el *Chydoro-Eucyclopidetum serrulati*, con *Scapholeberis mucronata* como especie característica. En aguas temporales aparece una comunidad

similar a la litoral, pero con *Chirocephalus diaphanus*.

Picos de Europa

Corresponden a los núcleos más elevados de la cordillera Cantábrica, que se alzan en el sector occidental, constituidos por materiales paleozoicos fuertemente plegados. En las cumbres, que en el Cerredo alcanzan los 2648 m, abundan los efectos del glaciario. Geográficamente, constituyen la frontera natural entre Asturias y Santander, y León y Palencia. El clima es típico de montaña, muy húmedo.

La porción oriental, constituida por calizas del carbonífero, posee relativamente pocos lagos. Los de Enol y Ercina son los más conocidos. El primero oligotrófico y profundo (plancton de *Daphnia longispina* y *Mixodiaptomus laciniatus*) y sin vegetación acuática. El lago de la Ercina se encuentra prácticamente colmatado (1 m de profundidad) y es más eutrófico. El fondo se encuentra cubierto de carófitos, *Potamogeton* sp.pl., *Callitriche*, y en el litoral crece *Scirpus lucustris*. En el plancton se desarrolla el *Daphnietum longispinae*, con *Bosmina longirostris* (eutrofia?) y en el litoral el *Chydoro-Eucyclopidetum serrulati*. A la misma región pertenecen el lago Bajero, el Cintero y las pozas de Lloroza, cuya población de *M. laciniatus* fue estudiada por Margalef, 1950b.

Más al W, en la región de San Isidro (cabecera del río Porma), hay un grupo de lagos que alternan entre calizas (lago Isoba) y cuarcitas (lago Ausente, lago Tronisco, lago Ubales). La estructura del lago Isoba es la de un ibón circular. La vegetación litoral (*Potamogeton natans*) es muy abundante y se dispone formando círculos concéntricos. Las aguas son ligeramente eutróficas por la influencia de la acción humana. Los lagos Ausente, Ubales y Tronisco tienen aguas algo menos mineralizadas y carecen prácticamente de vegetación (*Isoetes*). El plancton de todos ellos se caracteriza por el *Daphnietum longispinae*, con *Mixodiaptomus laciniatus*.

En la región central de Asturias (Somiedo, cabecera del Narcea) se sitúa el grupo de lagos más importantes, todos glaciares y situados sobre areniscas, calizas carboníferas y pizarras (Fernández

& Benito, 1981). El lago Calabazosa es el más oligotrófico y profundo (50 m), con poca vegetación (*Ranunculus*) debido a la gran pendiente de sus orillas. Próximos a él y a menor altitud, se encuentran el lago de la Cueva, muy contaminado por los sólidos en suspensión de una mina de hierro, y el de Cerveriz, a mayor altitud. Los tres se caracterizan por tener un plancton del tipo *Daphnietum longispinae*. Algo más al W, pero en la misma región, aparece otro lago de características limnológicas similares, aunque más eutrófico, el lago del Ajo, represado y con aprovechamiento hidroeléctrico.

El resto de cuerpos lagunares es de pequeño tamaño y llega al centenar. La mayoría son aguas temporales sobre sustrato arcilloso y explotadas como abrevaderos de ganado. Las más altas poseen *Isoetes asturicense* y su comunidad de crustáceos se caracteriza por la presencia de *Diaptomus custuneti*.

Montes de León

La región más interesante corresponde a las sierras Segundera y Cabrera. La sierra Segundera se encuentra constituida por rocas paleozoicas y precámbricas, recubiertas por terrenos más modernos posthercinianos. Gran parte de los materiales de esta zona están representados por la formación porfiróide denominada "ollo de sapo".

El lago de Sanabria constituye el elemento lacustre de mayor importancia, con 3 km de longitud, 1,5 de anchura y 50 m de profundidad máxima. Su altura sobre el nivel del mar es de 1000 m. Tanto el lago de Sanabria como el resto de pequeños lagos que se desarrollan en la cabecera del río Tera (aproximadamente 10), proceden de la acción de los glaciares del Riss (Taboada, 1913, en Margalef, 1955).

En la sierra de Cabrera, sobre pizarras y areniscas paleozoicas, se ubica el lago de La Baña. Se trata de un pequeño valle cerrado por una morrena terminal, bajo la cual se desarrolla otro lago temporal. Tanto en el lago de La Baña como en Sanabria (los dos grandes lagos de la región), la vegetación litoral es escasa (*Potamogeton*, *Ranunculus*, *Isoetes*) y las aguas son oligotróficas. El plancton se caracteriza por *Diaptomus*

castaneti. Las lagunas de menor tamaño son, en su mayoría, temporales, y con todo el sedimento cubierto de vegetación. Las aguas pueden ser claras o muy eutróficas por el ganado (laguna de Pies Juntos); en general, la comunidad de crustáceos característica es el *Eurycercetum lamellati*.

Cordillera Ibérica, sierras de Urbión y de Neila

Constituyen el eslabón central de los montes dis-térmicos, una de las partes del complejo anticlinorio fuertemente erosionado, con núcleo paleozoico, que aflora en puntos diversos a través de una cobertura triásico-jurásica y wealdica. Los materiales sobre los que se asientan las lagunas son argilitas y areniscas cuarcíticas. El clima es típico de montaña, con nieve de enero a mayo

En Urbión, las lagunas más importantes son la Negra y la de Urbión. La laguna Negra corresponde al tipo característico de laguna de circo excavada en conglomerados. La profundidad es de 9 m y las orillas se encuentran constituidas por grandes bloques. En las zonas de poca pendiente crecen algunos macrofitos (*Ranunculus, Isoetes*). Las aguas, otrora oligotróficas o ligeramente distróficas, actualmente son verdes debido a la eutrofización por el cebado de truchas, ya que la laguna se explota para la pesca deportiva. La laguna de Urbión es pequeña, profusamente colonizada por macrófitos y su plancton es de *Daphnia longispina*.

Las lagunas de Neila, un conjunto seguramente interesante en el pasado, se encuentran muy modificadas con objeto de facilitar la pesca de la trucha. Su litoral ha sido rebordeado de cemento y se han construido pretilas para los pescadores.

Sierra de Guadarrama

Forma parte del núcleo rocoso más antiguo de la península (anterior al precámbrico IV). Actualmente constituye un Horst cristalino (granito y gneis), elevado sobre el zócalo de las dos mesetas a las que sirve de frontera. El glaciario cuaternario se limitó a las cumbres, y su zona de máximo desarrollo corresponde a la vertiente SE del macizo de Pefialara, dando lugar a un rosario de 5 pequeñas lagunas. La más baja, la laguna de Pefialara, es también la mayor, y se considera ori-

gen del Lozoya. Más al NW, en otra vertiente, se ubican las lagunas de los Pájaros. El bentos se encuentra despoblado de macrófitos, y las aguas son muy oligotróficas. *Eucyclops lilljeborgi* y *Daphnia pulicaria* se encuentran en el plancton (Margalef, 1949). Las aguas temporales son más ricas y muy numerosas. Hay quidridos, eufilópodos (*Tanymastix* y *Chirocephalus*) y *Diaptomus kenitraensis*.

Sierra de Gredos

La sierra de Gredos contiene las mayores altitudes de la cordillera Central (el pico Almanzor, 2591 m) y desde el punto de vista estructural, comparte los rasgos de la sierra de Guadarrama. Los materiales dominantes son los granitos adamellíticos de biotita y moscovita. En ocasiones, los minerales del granito muestran transitos a gneis biotíticos.

Las lagunas de Gredos se disponen en dos grupos, uno en la vertiente N del pico Covacha (lagunas del Barco, de la Nava y de Caballeros) y otro en la vertiente N de Almanzor (laguna Grande de Gredos, Cinco Lagunas). El modelado glaciario que ha dado origen a las lagunas corresponde al wurmiense. Todos los glaciares eran de valle y de corto desarrollo (máximo 5,5 km) (Pedraza & Lopez, 1980). La laguna Grande de Gredos y las Cinco Lagunas poseen una elevada tasa de renovación. Sus aguas son muy poco mineralizadas, como corresponde al sustrato y a las cercanías de las cumbres. El poblamiento, tanto macrofítico como animal, es muy pobre.

En las pozzinas y marmitas (temporales) se desarrolla la vegetación (*Sparganium, Isoetes*) y aparecen comunidades complejas con diatómidos (*Diaptomus castaneti*) y eufilópodos (*Tanymastix stagnalis*).

Cordilleras béticas- Sierra Nevada

Pertenece al dominio meridional interno de las cordilleras Béticas, la zona Bética. Esta ha sufrido una tectónica muy violenta durante la orogénesis alpina y presenta una estructura en mantos de gran envergadura. El conjunto que ocupa Sierra Nevada (Nevado-Filabride) presenta un metamorfismo mesozonal de edad alpidica. En cuanto

a los materiales, la serie de Sierra Nevada comprende micaesquistos graníticos, con intercalaciones cuarcíticas.

Las formaciones lagunares se limitan a las áreas glaciadas de las regiones más elevadas (Veleta y Mulhacn). El lago de la Caldera, de circo, es el más importante (Martínez, 1975). Carece de vegetación litoral debido a la fuerte pendiente de sus orillas. Las aguas son oligotróficas y muy poco mineralizadas. En el plancton son característicos *Diaptomus cyaneus*, *Mixodiaptomus laciniatus* y *Daphnia pulicaria* (Cruz-Pizarro, 1981). Del resto de lagunas se sabe poco. La laguna de Yeguas tiene una pequeña represa.

Síntesis regional

En los mapas de la figura 41 se representan los diferentes tipos de lagunas españolas, superpuestas a áreas semiáridas y más húmedas respectivamente. Está claro que es más fácil encontrar aguas permanentes o semipermanentes más o menos dulces en zonas áridas que aguas mineralizadas o saladas en regiones húmedas. Para el desarrollo del primer tipo de aguas en zonas áridas basta que el agua tenga cierta circulación, que la cubeta tenga cierta profundidad y que, localmente, el sustrato sea poco soluble. De esto se tienen numerosos ejemplos en regiones totalmente endorreicas, que dan al conjunto una diversidad notable. En la región de Gallocanta, coexisten muy próximas, lagunas totalmente dulces (como la laguna de Gallocanta y la de Used). Las lagunas de Zorrilla (cuena del Guadalquivir) se encuentran a diferente altura relativa; la más alta (la Hondilla) es dulce, la Dulce es algo más mineralizada y se encuentra también en una situación topográfica intermedia, y la Salada es la más baja. Otro caso similar lo encontramos en Chiprana (Zaragoza), donde solo es auténticamente salada la que recoge el agua de las del resto, más dulces y muy próximas. Ejemplos del mismo tipo se recogen también en las zonas áridas del Duero y del Guadiana.

La probabilidad de aparición de aguas dulces y más o menos permanentes en zonas áridas provoca cierta asimetría en la distribución regional de las especies y comunidades, ya que mientras que

las especies y comunidades de clima húmedo pueden avanzar sobre las estepas, las esteparias no pueden hacer lo mismo sobre zonas más húmedas. Esto convierte a las primeras en cosmopolitas o euricoras y a las segundas en estenócoras.

En la figura 42 se representa la distribución de las diferentes comunidades y su relación con las características climáticas. La distribución del *Chydoro-Eucyclopidetum serrulati* sería el ejemplo de comunidad típica de país húmedo que avanza sobre zonas áridas siempre que se den las condiciones para su desarrollo. Sin embargo, otras comunidades de país húmedo pueden suministrar más información regional, como, por ejemplo, el *Eurycercetum lamellati*, el *Hemidiaptomo-Chirocephaletum diaphani* y el *Acropero-Eucyclopidetum macruroidis*. En España, el *E. lamellati* se encuentra ampliamente distribuido, lo que permite analizar la importancia de los factores ecológicos e históricos en los arenales de Huelva, Cantalejo y Galicia, por su notable afinidad ecológica. En estos mismos sistemas, *Diaptomus kenitraensis* se distribuye (a favor de los factores ecológicos) hasta Cantalejo, mientras que *D. castor* solo hace en Galicia. El *Hemidiaptomo-Chirocephaletum diaphani* muestra una distribución septentrional, seguramente por motivos históricos, ya que en el S del Sistema Central, en el mismo tipo de ambientes, esta asociación es reemplazada por el *Triopsetum mauritanici*. El *Acropero-Eucyclopidetum macruroidis* emparenta todos los sistemas cársticos españoles y es particularmente abundante en Cuena y en las zonas cársticas de Albacete. Las comunidades de país árido, típicamente mediterráneas, se centran en las mesetas y depresiones. Las áreas endorreicas de la cuena del Guadalquivir, del Ebro y la Mancha, guardan una notable afinidad faunística (*Arctodiaptometum salini*), aunque los ambientes muestran ligeras divergencias. Por ejemplo, las aguas saladas del Ebro y del Guadalquivir son cloruradas, mientras que las de la Mancha son sulfatadas. Además, en cada región se dan tipos especiales de aguas, como las clorurado-calcicas de Puentegenil. Por su parte, la cuena del Duero, es más rica en aguas mine-

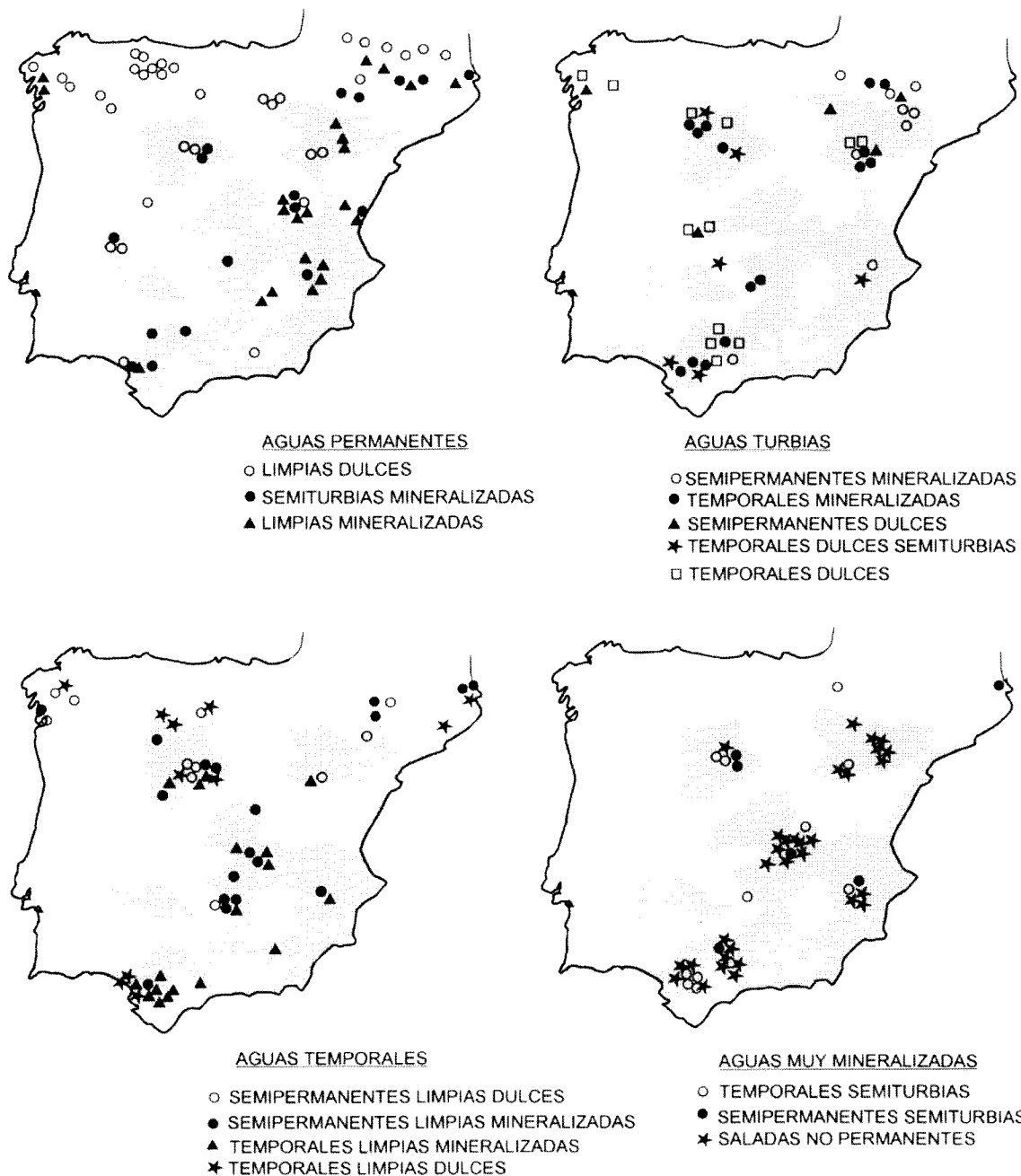


Figura 41. Distribución regional de diferentes tipos de lagunas. Las áreas tramadas corresponden a la zona semiárida ibérica (según Font, 1983). *Regional distribution of various types of lagoons. The patterned areas correspond to the semi-arid Iberian zone (Font, 1983).*

ralizadas que en aguas saladas, siendo estas últimas de tipo trona; en esta región son característi-

cas las comunidades con *Alona salina* y el *Simocephalo-Daphnietum magna*.

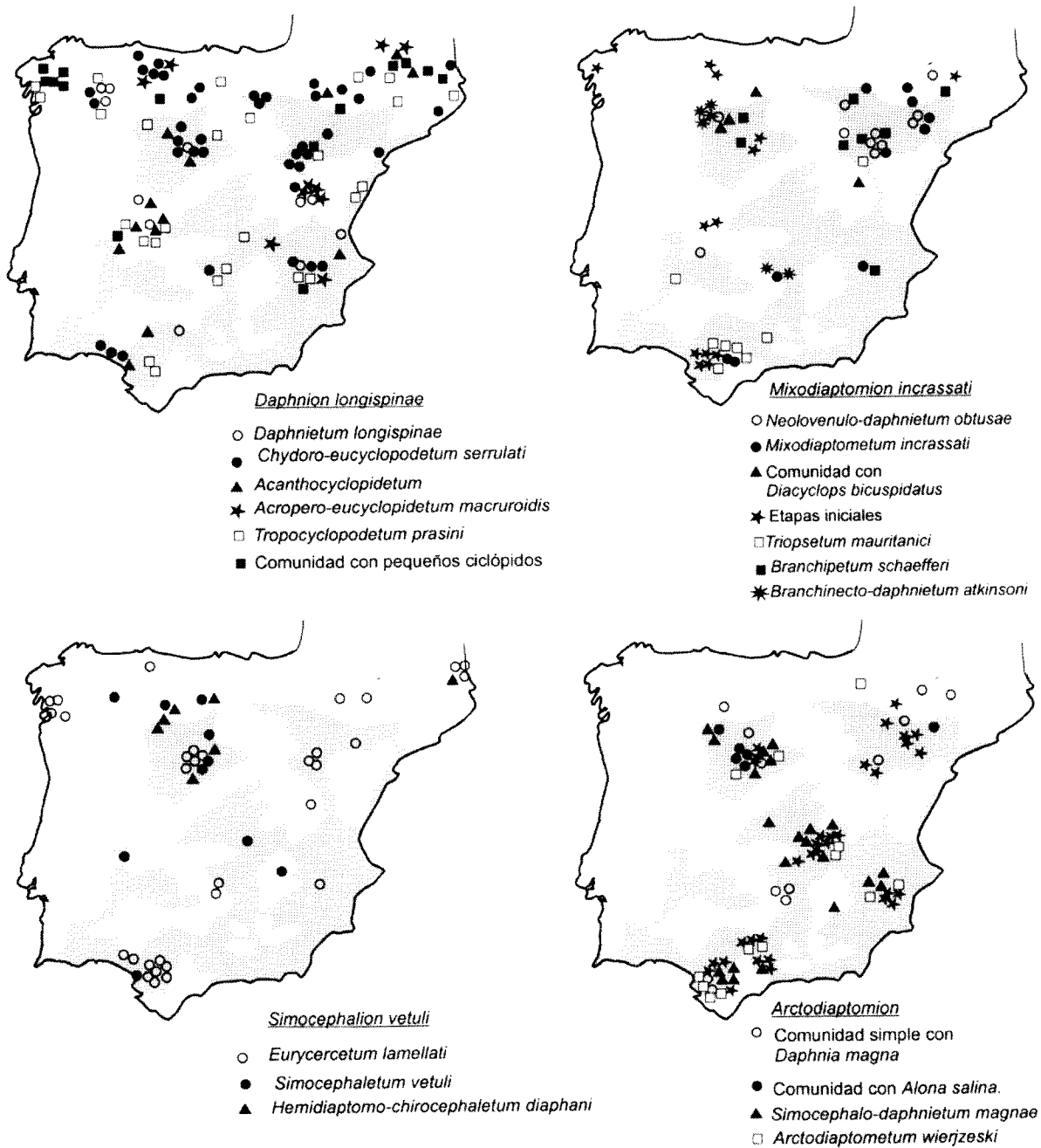


Figura 42. Distribución regional de las diferentes comunidades y su relación con la aridez (véase la figura anterior). *Regional distribution of the different communities and their relation to aridity (See the previous Figure).*

BIBLIOGRAFÍA

- ALONSO, M. 1980. *Estudio ecológico y sistemático de los eufilópodos (Euphyllopoda) no cladóceros de España*. Tesis de licenciatura. Universitat de Barcelona.
- ALONSO, M. 1981. Estudio de las comunidades de entomostráceos de las lagunas de Villafáfila (Zamora). *Act. I Congr. Esp. Limnol.*, 61-67.
- ALONSO, M. 1984. The genus *Mixodiaptomus* Kiefer 1932 (Copepoda, Diaptomidae) in Spain. *Hydrobiologia*, 118: 135-146.
- ALONSO, M. 1996. *Crustacea, Branchiopoda*. En: Fauna Ibérica, vol. 7. Ramos, M. A. *et al.* (eds.): 1-468. Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid.
- ALONSO, M. & J. ARMENGOL, 1981. Distribució dels diàptòmids ibèrics en relació amb àrees geogràfiques pròximes: factors històrics i ecològics. *Treb. Inst. Cat. Hist. Nat.*, 9.
- ALONSO, M. & M. COMELLES. 1981. Criterios básicos para la clasificación limnológica de las aguas continentales de pequeño volumen de España. *Act. I Congr. Esp. Limnol.*, 35-42.
- ALONSO, M., R. MARGALEF MIR & M. COMELLES. 1980. Nuevas citas de *Althenia filiformis* Petit en España. *Lagascalia*, 9 (2): 220-223.
- ALVAREZ, M., A. RUBIO & F.J. ACOSTA. 1985. Difusión vertical y estabilidad en una laguna hipereutrófica. *Act. III Congr. Esp. Limnol.*
- AMAT, F. 1979. *Diferenciación y distribución de las poblaciones de Artemia (Crustacea: Branchiopoda) de España*. Tesis doctoral, Universidad de Barcelona.
- AMAT, J. 1981. Descripción de la comunidad de patos del Parque Nacional de Doñana. *Doñana Actu Vert.*, 8: 125-158.
- AMAT, J. & A. SANCHEZ. 1982. Biología y ecología de la malvasía (*Oxyura leucocephala*) en Andalucía. *Doñana Actu Vert.*, 9: 231-320.
- ANDERSON, E., J.H. LOCHHEAD, M.S. LOCHHEAD & E. HUEBNER. 1970. The origin and structure of the tertiary envelope in thick-shelled eggs of the brine shrimp *Artemia*. *J. Ultrastructure Res.*, 32: 497-525.
- AREVALO, C. 1916. Introducción al estudio de los cladóceros del plancton de la Albufera de Valencia. *An. Inst. Gen. Tec. Valencia*, 1
- ARMENGOL, J. 1976. Crustaceos acuáticos del Coto de Doñana. *Oecologia uquaticu*, 2: 93-97.
- ARMENGOL, J. 1978. Los crustaceos del plancton de los embalses españoles. *Oecologia uquaticu*, 3: 3-96.
- ARMENGOL, J. 1980. Colonización de los embalses españoles por crustaceos planctónicos y evolución de la estructura de sus comunidades. *Oecologia aquatica*, 4: 45-70.
- ARMENGOL, J. 1984. Ciclo anual y heterogeneidad espacial en el zooplancton de una cadena de embalses del río Guadiana. *Oecologia uquaticu*, 7: 43-72.
- ARMENGOL, J., M. ESTRADA, A. GUISET, R. MARGALEF, D. PLANAS, J. TOJA & F. VALLESPINOS, 1975. Observaciones limnológicas en las lagunas de la Mancha. *Bol. Est. Cents. Ecologia. Madrid*, 4(8): 11-27.
- AUBREVILLE, A. 1949. *Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale*. Soc. Ed. Géogr. Mar. Et Col. Paris.
- AVILA, A., J.L. BURREL, A. DOMINGO, E. FERNANDEZ, J. GODALL, J.M. LLOPART. 1984. Limnología del lago grande de España. *Oecologia aquatica*, 7: 3-24.
- BAYLY, I.A.E. & W.D. WILLIAMS. 1973. *Inland waters and their ecology*. Longman, Australia.
- BEADLE, L.C., 1943. An ecological survey of some inland saline waters of Algeria. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, 41: 218-242.
- BERNALDEZ, F.G., 1987. Las zonas encharcables españolas: el marco conceptual. En: Bases científicas para la protección de los humedales en España. Real Academia de Ciencias. Madrid, 9-30.
- BEVERCOMBE, A.M., N. COX, N.P. THOMAS & S.O. YOUNG. 1973. Studies of the invertebrate fauna of a wet slack in a sand dune system. *Arch. Hydrobiol.*, 71: 487-473.
- BIGOT, L. & F. MARAZANOF. 1965. Considerations sur l'écologie des invertébrés terrestres et aquatiques des Marismas du Guadalquivir. *Vie Milieu*, 16: 411-473.
- BISHOP, J.A. 1967. Seasonal occurrence of a branchiopod crustacean, *Limnadiu stanleyana* King (Conchostraca) in Eastern Australia. *J. Anim. Ecol.*, 36: 77-95.
- BLASCO, M., J. LUCENA & J. RODRIGUEZ. 1979. Los flamencos de Fuente Piedra. *Naturalia Hispanica*, 23.
- BORMANN, F.H., G.E. LIKENS, I.G. SICCANNA, R.S. PIERCE & J.S. EATON. 1974. The export of nutrients and recovery of stable conditions following deforestation at Hubbard Brook. *Ecological Monographs*, 44: 255-277.
- BOUTIN, C., L. LESNE & A. THIERY. 1982. Écologie et typologie de quelques mares temporaires à isoètes d'une région aride du Maroc Occidental. *Ecologia Mediterranea*, 8(3): 31-56.

- BROCH, E.S. 1965. Mechanism of adaptation of the fairy shrimp *Chirocephalopsis bundyi* Forbes to the temporary pond. *Cornell Univ. Agric. Expt. Station, Menzior* 392: 1-48.
- BROWN, L.R. & L.H. CARPELAN, 1971. Egg hatching and life history of a fairy shrimp (*Branchinecta mackini* Dexter) (Crustacea: Anostraca) in a Mohave Desert playa (Rabbit Dry Lake). *Ecology*, 52: 4 1-54.
- CALDERON ARANA, S. 1884. Origen y desaparición de los lagos terciarios de España. *Bol. Inst. Lib. Enseñana*.
- CALDERON ARANA, S. 1888. La salina de Fuente de Piedra. *Actu Soc. Esp. Hist. Nat.*, 17.
- CALDERON ARANA, S. 1889. Excursion a la laguna de Fuente de Piedra. *Acta Soc. Esp. Hist. Nat.*, 18.
- CAMPS, J., I. GONZALVO, J. GUELL, P. LOPEZ, A. TEJERO, X. TOLDRÀ, F. VALLESPINÓS & M. VICENS. 1976. El lago de Montcortks, descripción de un ciclo anual. *Oecologia aquatica*, 2: 99-110.
- CIRUJANO, S. 1980. Las lagunas salobres toledanas. *Pub. Inst. Prov. Inv. Est. Toledanos, ser. 6, 5*: 5-48.
- CLARKE, F.W. 1924. The data of geochemistry. *U.S. Geol. Surv. Bull.*, 770: 1-841. 5th ed.
- COLE, G.A. 1968. Desert limnology. In: *Desert biology, special topics on the physical and biological aspects of arid regions*. G.W. Brown (ed.). Academic Press, New York. London.
- COMÍN, F., M. ALONSO, P. LOPEZ & M. COMELLES. 1981. *Estudio limnológico de la laguna de Gallocanta y su cuenca*. Informe CEOTMA, MOPU
- COMÍN, F.A., M. ALONSO, P. COMIN & M. COMELLES. 1983. Limnology of Gallocanta Lake, Aragon, Northeastern Spain. *Hydrobiologia*, 105: 207-221.
- CONWAY, L.J. 1942. Mean geochemical data in relation to oceanic evolution. *Proc. R. Ir. Acad. (Ser. B)*, 48: 119-159.
- COTTARELLI, V. & G. MURA. 1983. *Anostraci, Notostraci, Conchostraci (Crustacea: Anostraca, Notostraca, Conchostracu)*. *Guide per il riconoscimento delle specie animale delle acque interne italiane*, 18. AQ/1/194. Consiglio Nazionale delle Ricerche. 71 pp.
- CRUZ PIZARRO, L. 1981. *Estudio de la comunidad zooplanctónica de un lago de alta montaña (La caldera, Sierra Nevada, Granada)*. Tesis doctoral, Universidad de Granada. 180 pp.
- DADAY, E., 1910. Monographie sistemátique des Phyllopoedes Anostracés. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, Sér., 9 (11): 91-489.
- DADAY, E., 1915. Monographie sistemátique des Phyllopoedes Conchostracés, Ière partie: Caenestheriidae. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 20: 91-489.
- DAGET, P. 1977. Le bioclimat mediterraneen: caractères généraux, modes et caracterization. *Vegetatio*, 34(1): 1-20.
- DOBESCH, H. & F. NEUWIRTH. 1979. Water balance. In: *Newsredlersee: The limnology of a shallow lake in Central Europe*. H. Löffler (ed.): Junk Publishers, The Hague.
- DIRSCHEL, H. 1940. Chlorid, sulfat un Nitratgehalt der atmospherischen Niederschlage in Bad Reimerz und Oberschreiberhan im Vergleich zu bisher bekannten Werten anderer Orte. *Balneologie*, 7: 321-334.
- DUSSART, B. 1967a. Contribution a l'étude des Copépodes d'Espagne. *P. Inst. Biol. Apl.*, 42: 87-105.
- DUSSART, B. 1967a. *Les Copépodes des eaux continentales d'Europe occidentale, I: Calanoïdes et Harpacticoides*. Boubee & Cie Ed. Collection "Faunes et Flores actuelles", Paris. 500 pp.
- DUSSART, B. 1969. *Les Copépodes des eaux continentales d'Europe occidentale, II: Cyclopoïdes et biologie*. Bouee & Cie Ed., Collection "Faunes et Flores actuelles". Paris.
- DUTRIEU, J. 1960. Observations biochimiques et physiologiques sur le developpement d'*Artemia salina* Leach. *Arch. Zool. Exp. Gen.*, 99: 1-134.
- ELGMORK, K. 1959. Seasonal occurrence of *Cyclops strenuus strenuus* in relation to environment in small bodies in Southern Norway. *Folia Limnol. Scand.*, 11: 1-196.
- ERASO, A., V. LOPEZ-ACEVEDO, M.A. LOPEZ, J.V. NAVARRO, J. SUSO & V. SANTOS. 1979. Estudio de las torcas de Palancares y Cañada del Hoyo en el karst de la Serrania de Cuenca. *Kobie (Bilbao)*, 9: 7-69.
- ESTRADA, M. 1973. Nota sobre diatomoïdes del Coto de Doñana. *Treb. Soc. Cat. Biol.*, 32: 127-134.
- EUGSTER, H.P. & L.A. HARDIE. 1978. Lakes: Chemistry, geology, physics. In: *Lakes: Chemistry, geology, physics*. A. Lerman (ed.): 237-293. Springer-Verlag, New York.
- FERNÁNDEZ BERNALDO DE QUIRÓS, C. & J. BENITO. 1981. Hirudineos de Asturias (N. España). *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Biol.)* 79: 169-184.
- FERNÁNDEZ DELGADO, C., J.P. HERNANDO & J. FERNANDEZ-AEGER. 1984. Parámetros morfométricos y físico-químicos de la laguna Zoñar (Córdoba). *Oxyura*, 1(1): 61-70.

- FLOSSNER, F. 1964. Zur Cladocerenfauna des Stechlinseegebietes, II Ökologische Untersuchungen über die litoralen Arten. *Limnologica (Berlin)*, 2(1): 35-103.
- FLOSSNER, D. 1972. Krebstiere, Crustacea. Kiemen- und Blattfresser, Branchiopoda; Fischläuse, Branchiura. *Tierwelt Deutschlands*, 60: 1-501.
- FONT, I. 1983. *Climatología de España y Portugal*. Ministerio de Transportes, Turismo y Comunicaciones. Instituto Nacional de Meteorología. Madrid.
- FOX, H.M. 1949. On *Apus*: its rediscovery in Britain, nomenclature and habits. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 119: 693-702.
- FRENZEL, P. & M. ALONSO, 1988. *Alona azorica* sp. nov. a new Chydorid (Cladocera) from the Western Palearctis. *Arch. Hydrobiol.*, 112 (3): 449-465.
- FREY, D.G. 1965a. A new genus of Chydoridae (Cladocera). *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, 50(2): 153-168.
- FREY, D.G. 1965b. Gynandromorphism in the Chydorid Cladocera. *Limnol. Oceanogr.*, 10, supplement. FREY, D.G. 1973. Comparative morphology and biology of three species of *Eurycerus* (Chydoridae, Cladocera). *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, 58(2): 221-267.
- FREY, D.G. 1975. Subgeneric differentiation within *Eurycerus* (Cladocera, Chydoridae) and a new species from Northern Sweden. *Hydrobiologia*, 46(2): 263-300.
- FREY, D.G. 1978. A new species of *Eurycerus* (Cladocera, Chydoridae) from the Southern United States. *Tulane Studies in Zoology and Botany*, 20(1-2): 1-26.
- FREY, D.G. 1980. On the plurality of *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller) (Cladocera, Chydoridae) and designation of neotype from Sjaelso, Denmark. *Hydrobiologia*, 69: 83-123.
- FREY, D.G. 1982a. Relocation of *Chydorus barroisi* and related species (Cladocera, Chydoridae) to a new genus and description of two new species. *Hydrobiologia*, 86: 231-269.
- FREY, D.G. 1982b. Questions concerning cosmopolitanism in Cladocera. *Arch. Hydrobiol.*, 93(4): 484-502.
- FRITZ, J.S. & S.S. YAMAMURA. 1955. Rapid microtitration of Sulphates. *Anal. Chem.*, 26: 1461-1464.
- FRYER, G. 1968. Evolution and adaptive radiation in the Chydoridae (Crustacea, Cladocera): a study in comparative functional morphology and ecology. *Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B.*, 254, 795:221-385.
- FRYER, G., 1987. A new classification of the Branchiopod Crustacea. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 91: 357-383.
- GARREAU, N. 1974. Etude chronologique de la mise en place des enveloppes de l'oeuf d'un crustacé phylopopode: *Tanymastix lacunae*. *J. Microscopie*, 20: 21-38.
- GARRELS, R.M. & C.L. CHRIST, 1965. *Solutions, minerals and equilibrium*. Harper & Row, New York.
- GAUSSEN, H. 1954. Théorie et classification des climats et microclimats. *Act. VIII Coagre. Inst. Bot.* Paris: 125-130.
- GAUTHIER, H. 1928. *Recherches sur la faune des eaux continentales de l'Algérie et de la Tunisie*. Imp. Minerva, Alger. 416 pp.
- GAUTHIER, H. 1929. Cladocères et Ostracodes du Sahara central. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr.*, 20: 143-162.
- GAUTHIER, H. 1933. Nouvelles recherches sur la faune des eaux continentales de l'Algérie et de la Tunisie. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord*, 24: 63-68.
- GAUTHIER, H. 1934. Contribution à l'étude de l'*Apus cancriformis* et de ses variations dans l'Afrique du Nord (Euphyllopode notostracé). *Bull. Soc. Sc. Nat. Maroc*, 14: 1-15.
- GAUTHIER, H., 1931. Faune aquatique du Sahara Central: récoltes de M.L.G. Seurat au Hoggar en 1928. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Du Nord*, 22: 350-400.
- GEDES, M.C. 1976. Seasonal fauna of some ephemeral saline waters in western Victoria with particular reference to *Parurtemia zietziana* Sayce (Crustacea: Anostraca). *Aust. J. Mar. Fresh-water Res.*, 27: 1-22.
- GIACOBBE, A. 1959. Nouvelles recherches écologiques sur l'aridité dans les pays de la Méditerranée Occidentale. *Nut. Monsp.*, 11: 7-28.
- GURNEY, R. 1931. *British freshwater Copepoda, I. General part. Calanoida*. Ray Soc., London. 236 pp.
- HAIRSTON, N.G. 1979. The adaptive significance of color polymorphism in two species of *Diatomus* (Copepoda). *Limnol. Oceanogr.*, 24: 15-37.
- HARDIE, L.A., J.P. SMOOT & H.P. EUGSTER. 1978. Saline lakes and their deposits: A sedimentological approach. In: *Modern and ancient lake sediments*. A. Matter & M.E. Tucker (eds.), 2: 7-41. Spec. Publ. Inst. Assoc. Sedim.

- HARTLAND-ROWE, R. 1966. The fauna and ecology of temporary pools in Western Canada. *Verh. int. Verein Limnol.*, 16: 577-584.
- HERNANDEZ PACHECO, E. 1900. Excursion a la laguna de Duero. *Act. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 29: 196.
- HERNANDEZ PACHECO, E. 1947. Las estepas subdesérticas de España. *Montes*, 3(13).
- HOWARTH, R.W. & J.M. TEAL. 1979. Sulfate reduction in a New England salt marsh. *Limnol. Oceanogr.*, 24: 999-1013.
- HRBACEK, J., V. KORINEK & D.G. FREY. 1978. Cladocera. In: *Limnofauna europaea*. J. Illies (ed.): 189-195. G.I. Verlag, Stuttgart, New York, Amsterdam. 2nd ed.
- HUTCHINSON, G.E. 1957. *A treatise on Limnology. Vol I. Geography, Physics and Chemistry*. Wiley. New York.
- HUTCHINSON, G.E. 1967. *Treatise on Limnology. Vol. II. Introduction to the lake biology and the limnoplankton*. J. Wiley, New York.
- HUTCHINSON, G.E., G.E. PIKFORD & F.M. SCHNURMAN. 1932. A contribution to the hydrobiology of pans and other inland waters of South Africa. *Arch. Hydrobiol.* 24: 1-154.
- JAUME, D., 1989. *Metadiaptomus chevreuxi* (Copepoda, Calanoida, Diaptomidae) and *Leptestheria mayeti* (Branchiopoda, Conchostraca, Leptestheriidae), two African freshwater crustaceans recorded in Majorca. *Limnetica*, 5: 101-109.
- JOHNSON, W.E. & J.R. VALENTYNE, 1971. Rationale, background and development of experimental lake studies in northeastern Ontario. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 28: 123-128.
- JOUENNE, C.A., 1975. *Traité de céramiques et matériaux minéraux*. Sept. Ed. Paris. 675 pp.
- JUDAY, C., E.A. BIRGE & V.W. MELOCHE. 1938. Mineral content of the lake waters of northeastern Wisconsin. *Trans. Wis. Acad. Sci. Arts Lett.*, 31: 223-276.
- KIBBY, H.V. 1971. Energetics and population dynamics of *Diaptomus gracilis*. *Ecol. Monogr.*, 41: 311-327.
- KIEFER, F. 1928. Beiträge zur Kenntnis des freilebender Copepoden Marokkos. *Bull. Soc. Sci. Nat. Maroc*, 8: 87-108.
- KIEFER, F. 1952. Beitrag zur Kenntnis der Copepodenfauna Algeriens. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord*, 43: 87-112.
- KIEFER, F. 1954. Freilebende Ruderfusskrebse (Crustacea, Copepoda) aus Binnengewässern Marokkos. *Bull. Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc*, 34: 317-336.
- KIEFER, F. 1978a. Freilebende Copepoda. In: *Das zooplankton der binnengewässer*, 2 Teil: 1-343 (Die Binnengewässer 26, 2 Teil). Schweizerbart, Stuttgart.
- KIEFER, F. 1978b. Calanoida. In: *Limnofauna europaea*. J. Illies (ed.): 211-213. G.F. Verlag. Stuttgart-New York.
- KIENER, A. 1978. *Écologie, physiologie et économie des eaux saumâtres*. Manson. Paris. 220 pp.
- KOPPEN, W. 1918. Une nouvelle classification générale des climats. *Rev. Gen. Sc.*, 30: 550-554.
- LARSEN, H. 1980. Ecology of hypersaline environments. In: *Hypersaline brines and evaporitic environments*. A. Nissenbaum (ed.): 23-40. Elsevier, Amsterdam.
- LILLJEBORG, W. 1901. Cladocera Sueciae. *Nova Acta Reg. Soc. Scient. Upsaliensis*, 3: 701 pp.
- LINDER, H.J., 1959. Studies of fresh water fairy shrimp, *Chirocephalopsis bundyi* (Forbes). Histochemistry of egg shell formation. *J. Morphol.*, 107: 259-284.
- LOCHHEAD, J.H. 1941. *Artemia*, the brine shrimp. *Turbox News*, 19: 84-87.
- LOEWENGART, S. 1959. Geochemistry of waters in northern and central Israel and the origin of their salts. *Bull. Res. Council Israel*, 7G:176-205.
- LOFFLER, H. 1978. Anostraca, Notostraca, Conchostraca. In: *Limnofauna europaea*. J. Illies (ed.): 184-188. Verlag, G.F. Stuttgart-New York.
- LONGHURST, A.R. 1955. A review of the Notostraca. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Zool. Ser.*, 3(1): 3-57.
- LOPEZ, D.G., 1980. *Las Médulas*. Editorial Nebrija, S.A. León. 159 pp.
- LOPEZ, P. 1984. *Aguas salinas epicontinentales próximas a la costa mediterránea española. Estudio del medio*. Tesis doctoral, Univ. Barcelona. 331 pp.
- LLAMAS, M.R., 1984. Notas sobre las peculiaridades de los sistemas hídricos de las zonas húmedas. En: *Las zonas húmedas en Andalucía: 77-85*. Dir. Gen. Medio Ambiente. MOPU, 236 pp.
- MARGALEF, R. 1946. Materiales para el estudio de la biología del lago de Bañolas (Gerona). *Pub. Inst. Biol. Apl.*, 1: 27-7%.
- MARGALEF, R. 1947. Estudios sobre la vida en las aguas continentales de la región andaluces manchega. *Pub. Inst. Biol. Apl.*, 4: 5-51.
- MARGALEF, R. 1948. Flora, fauna y comunidades bióticas de las aguas dulces del Pirineo de la Cerdaña. *Monogr. Est. Estudios Pirenaicos, Biología*, 2.

- MARGALEF, R. 1949. La vida en los lagos de alta montaña de los Pirineos. *Pirineos* 11-12: 5-30.
- MARGALEF, R. 1949. Datos para la hidrobiología de la sierra de Guadarrama. *Pub. Inst. Biol. Apl.* 6: 5-21.
- MARGALEF, R. 1950a. Datos para la hidrobiología del estanque de Montcortts (provincia de Lérida). *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 48; 209-218.
- MARGALEF, R. 1950b. Datos para la hidrobiología de la cordillera Cantábrica, especialmente del macizo de los Picos de Europa. *Pub. Inst. Biol. Apl.*, 7; 37-76.
- MARGALEF, R. 1951. Regiones limnológicas de Cataluña y ensayo de sistematización de las asociaciones de algas. *Collectanea botanicu*, 3(2): 43-67.
- MARGALEF, R. 1951. Materiales para la hidrobiología de la isla de Ibiza. *Pub. Inst. Biol. Apl.*, 8: 5-70.
- MARGALEF, R. 1952. La vida en las aguas dulces de Andorra. *Act. 1r Congr. Intern. Pirineo, Inst. Est. Pirenaicos. C.S.I.C.* 107 pp.
- MARGALEF, R. 1953. *Los crustáceos de las aguas continentales ibéricas*. Min. Agricultura, Inst. For. Inv. Exp., Madrid. 243 pp.
- MARGALEF, R. 1955. *Los organismos indicadores en la limnología. Biología de las aguas continentales*, 12. Inst. For. Inv. Exp. Madrid. Ministerio Agricultura. 300 pp.
- MARGALEF, R. 1955. Comunidades bióticas de las aguas dulces del noroeste de España. *Pub. Inst. Biol. Apl.*, 11: 5-85.
- MARGALEF, R. 1955. Contribución al estudio de la fauna de las aguas dulces del noroeste de España. *Pub. Inst. Biol. Apl.*, 11: 137-171.
- MARGALEF, R. 1956. La vida en las aguas de elevado residuo salino de la provincia de Zamora. *Pub. Inst. Biol. Apl.*, 24: 123-136.
- MARGALEF, R. 1958. Distribución de los crustáceos en las aguas continentales españolas. Grado de asociación entre las especies en relación con factores ecológicos e históricos. *Pub. Inst. Biol. Apl.*, 27: 17-31.
- MARGALEF, R. 1974. *Ecología*. Ed. Omega. Barcelona.
- MARGALEF, R. 1983. *Limnología*. Ed. Omega. Barcelona.
- MARGALEF, R., LI. CAMPÀS, M.R. MIRACLE & J.M. VILASECA. 1975. Introducción al estudio de los lagos pirenaicos. *Naturalia Hispanica*, 4: 1-46.
- MARGALEF, R., D. PLANAS, J. ARMENGOL, J. VIDAL, N. PRAT, A. GUISET, J. TOJA & M. ESTRADA. 1976. *Limnología de los embalses españoles. Vols. I y II*. Dpto. Ecología. Universidad Barcelona. Ministerio Obras Publicas. Madrid.
- MARGARITORA, F.G. 1969. Un nuovo *Chydorus* (Cladocera, Chydoridae) di acque astatiche de l'Isola di Caprera: *Chydorus phintonicus* n. sp. *Arch. Zool. Italiano*, 54: 173-180.
- MARGARITORA, F.G. 1970. Contributo alla conoscenza dei Cladoceri delle acque temporanee della Sardegna. I: Chydoridae. *Riv. Idrobiol.*, 9: 61-91.
- MARGARITORA, F.G. 1971. Sulla presenza di *Moina mongolicu* Daday 1901 nella Sardegna occidentale. *Riv. Idrobiol.*, 10: 5-10.
- MARGARITORA, F.G. 1971. Su una nuova specie di *Alona* (Cladocera, Chydoridae) di acque temporanee della Sardegna: *Alona nuragica* n. sp. *Riv. Idrobiol.* 10: 11-19.
- MARGARITORA, F.G., A. CHAMPEAU, O. FERRARA, 1975. Contribution à l'étude de la faune des eaux stagnantes de Corse. Les Cladocères (Crustacés). *Rev. Biol. Ecol. Mediter.*, 2: 3-14.
- MARGRAF, J. & B. MAAS, 1982. Zur Ökologie der Temporken Süßwasserflächseen des Tafelbergs "Giara di Gesturi" auf Sardinien. *Spixiana*, 5 (1): 69-99.
- MARTINEZ, R.M. 1975. First report on the limnology of the alpine lake La Caldera in the Penibetic Mountains (Sierra Nevada, Granada, Spain). *Verh. int. Verein Limnol.*, 19:1133-1139.
- MARTONNE, E. 1927. *Traite de géographie physique. I: Notions générales. Hydrographie*. A. Colin. Paris. 496 pp.
- MATHIAS, P. 1937. Biologie des crustacés phyllopo- des. *Act. Sci. et Industr. Bibl. Soc. Philomathique de Paris*, 447(1): 1-106.
- MATTOX, N.T. & J.T. VELARDO. 1950. Effect of temperature on the development of the eggs of a Conchostracan phyllopod, *Caenestheriella gynecia*. *Ecology*, 31: 497-506.
- MANSON, M.L. & C.M. YONGE. 1938. The origin and nature of the egg membranes in *Chirocephalus diaphanus*. *Quart. J. Micr. Sci.*, 80: 553-565.
- MAYOL, J. 1977. Hallazgo de *Triops cancriformis* (Bosc. 1801) y *Leptestheria dahalacensis* (Rüppel 1837) en la isla de Mallorca (Crustacea, Notostraca, Conchostraca). *Graellsia*, 31: 231-233.
- MIRACLE, R. 1976. Distribución en el espacio y en el tiempo de las especies del zooplancton del lago de Banyoles. *Monografías del Instituto Nucional para la Conservación de la Naturaleza*, 53: 1-270.
- MIRACLE, R. 1978. Composición específica de las comunidades zooplanctónicas de 153 lagos de los Pirineos y su interés biogeográfico. *Oecologia aquatica*, 3: 167-192.

- MIRACLE, R. 1981. Biogeografía del zooplancton dels llacs dels Pirineus. *Treb. Inst. Cat. Hist. Nat.*, 9: 147-154.
- MONTES, C., J.D. AMAT & L. RAMIREZ-DIAZ. 1982a. Ecosistemas acuáticos del Bajo Guadalquivir (SW España). I. Características generales físico-químicas y biológicas del agua. *Studia Ecologica* 3: 129-158.
- MONTES, C., J.D. AMAT & L. RAMIREZ-DIAZ. 1982b. Ecosistemas acuáticos del Bajo Guadalquivir (SW España). II. Variación estacional de los componentes físico-químicos y biológicos del agua. *Studia Ecologica*, 3: 159-180.
- MONTES, C., J.D. AMAT & L. RAMIREZ-DIAZ. 1982c. Distribución temporal de las características físico-químicas y biológicas de las aguas de algunos ecosistemas acuáticos del Bajo Guadalquivir (SW España) a lo largo de un ciclo anual. *An. Univ. Murcia*, 38(1-4): 209-304.
- MONTES, C., F. MUÑOZ-VALCARCEL & L. RAMIREZ-DIAZ. 1983. Indicadores ecológicos de algunos ecosistemas acuáticos del Bajo Guadalquivir: Odonatos, Heterópteros y Coleópteros acuáticos. *Act. I. Congr. Esp. Limnol.*: 43-49.
- MOORE, W.G. 1955. Observations on heat death in the fairy shrimp *Streptocephalus seali*. *Pros. La. Acad. Sci.*, 18: 5-12.
- MOORE, W.G. 1967. Factors affecting egg-hatching in *Streptocephalus seali* (Brachiopoda, Anostraca). *Pros. Symp. On Crustacea*, 2: 724-735.
- MOORE, W.G. 1970. Limnological studies of temporary ponds in Southeastern Louisiana. *S. West. Nat.* 15(1): 83-110.
- NAUMANN, E. 1927. Ziel und Hauptprobleme der regionale Limnologie. *Bot. Notiser* (1927): 81-103.
- NEGREA, S. 1983. *Fauna Republicii Socialiste România. Crustacea. Vol. IV, fasc. 12: Cladocera*. Ed. Acad. Republ. Soc. Romania. 399 pp.
- OLIVIER, S.B. 1962. Los Cladóceros argentinos. *Rev. Mus. La Plata (n.s.) Zool.*, 7: 173-269.
- PARDO, L. 1924. Las lagunas de Almenara (Castellon). *Ibérica*, 544-546.
- PARDO, L. 1925. El lago Enol. *Ibérica*, 566.
- PARDO, L. 1934. La albufera Anna. *Butll. Inst. Cat. Hist. Nat.*, 34: 108-120.
- PARDO, L. 1942. La Albufera de Valencia. Estudio limnográfico, biológico, económico y antropológico. *Pub. Inst. For. Inv. Exp.* 24.
- PARDO, L. 1946. *Introducción a la limnología española*. Ministerio de Agricultura, sección de Publicaciones, Prensa y Propaganda, nº 120.
- PARDO, L. 1947. *El lago Carucedo y su pesca*. Surco 6, 67.
- PARDO, L. 1948. *Catálogo de lagos de España*. Inst. For. Inv. Exp. Biología de las aguas continentales, 6. Madrid. 522 pp.
- PATALAS, K. 1971. Crustacean plankton communities in forty-five lakes in the Experimental Lakes Area, Northwestern Ontario. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 28(2): 231-243.
- PATALAS, J. & K. PATALAS. 1966. The crustacean plankton communities in Polish lakes. *Verh. int. Verein Limnol.*, 16: 204-219.
- PEDRAZA, J. & J. LOPEZ. 1980. *Gredos: geología y glaciario*. Publ. Caja Central de Ahorros y Préstamos de Avila. 31 pp.
- PEDROS-ALIO, C. 1981. Relación entre zooplancton y bacterias en un lago eutrofico (Mendota, Wisconsin, EEUU). *Act. I. Congr. Esp. Limnol.*: 153-158.
- PETIT, G. & D. SCHACHTER. 1943. Assèchement des eaux temporaires et faune de remplacement en Camargue. *C.R. Fac. Sci. Marseille*, 1(1):87-105.
- PLANAS, M.D. 1973. Composición, ciclo y productividad del fitoplancton del lago de Banyoles. *Oecologia aquatica*, 1: 3-106.
- PLANS, P. 1969. Problemas del endorreísmo español. *Rev. Real Acad. Ciencias Ex. Fis. y Nat.*, 63: 271-309.
- POR, F.D. 1972. Hydrobiological notes on the high salinity waters of the Sinai Peninsula. *Mar. Biol.*, 14: 111-119.
- PROPERT, C.W. 1963. Physical-chemical characteristics of habitats and seasonal occurrence of some Anostraca in Oklahoma and Kansas. *Ecology*, 44(4): 798-801.
- PROSZYNSKA, M. 1962. The annual cycle in occurrence of Cladocera and Copepoda in small water bodies. *Polk. Arch. Hydrobiol.* 1(23): 379-422.
- PROSZYNSKA, M. 1963. Cladocera and Copepods of small water bodies of Tatra Mountains and Podhale region. Some remarks on typology of pools. *Polsk. Arch. Hydrobiol.*, 11(24), NR 2: 157-166.
- PUEYO, J.J. 1979. La precipitación evaporítica actual en las lagunas saladas del área: Bujaraloz, Sástago, Caspe, Alcañiz y Calanda (provincias de Zaragoza y Teruel). *Rev. Inst. Invest. Geol. Univ. Barcelona*, 33: 5-56.
- PUEYO, J.J. 1980. Procesos diagenéticos observados en las lagunas de tipo playa de la zona de Bujaraloz-Alcañiz (provincias de Zaragoza y

- Teruel). *Rev. Inst. Inv. Geol. Dip. Prov. Barcelona*, 34: 195-207.
- RAVERA, O. 1955. Seasonal variation of the reproductive rate in pelagic copepods of lake Maggiore. *Verh. int. Verein Limnol.*, 12: 436-446.
- REDEKE, H.C. 1933. Über den jetzigen Stand unserer Kenntnisse der Flora und Fauna des Brackwassers. *Verh. int. Verein Limnol.*, 6(1): 46-61.
- REE, J.P. 1980. A bioenergetic model of anaerobic decomposition: sulfate reduction in Estuarine perspectives. V.W. Kennedy ed., Academic Press, New York: 173-182.
- RICHARD, J. 1894. Cladocères recueillis par le Dr. Théod. Barrois en Palestine, en Syrie et Égypte. *Revue Biol. Nord. France*, 6(9): 360-378.
- RICHARD, J. 1888. Entomostracés nouveaux ou peu connus. *Bull. Soc. Zool. France*, 13: 43-48.
- RICHARD, J. 1895. Revision des Cladocères. I^{re} partie. *Aim. Sc. Nat. Zool.*, 18(7): 279-387.
- RICHARD, J. 1896. Revision des Cladocères. Deuxième Partie. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, (8 ser.) 2: 187-363.
- ROY, J. 1932. *Copépodes et Cladocères de l'Ouest de la France. Recherches biologiques et faunistiques sur le plancton d'eau douce des vallées du Loire et de la Sarthe*. Gap. 222 pp.
- RULL, V., T. VEGAS & J. NAVARRO. 1984. Extinción de la luz in los embalses españoles. Relaciones con la concentración de clorofila y las partículas en suspensión. *Oecología acuática*, 7: 25-36.
- RUTTNER-KOLISKO, A. 1966. The influence of climatic and edaphic factors on small static waters in the East Persian Salt desert. *Verh. Int. Verein Limnol.* 16: 29-36.
- RZOSKA, J. 1961. Observations on tropical rainpools and general remarks on temporary waters. *Hydrobiologia*, 17(4): 265-286.
- SABATER, F. 1981. Comunidades de crustáceos de las lagunas de Tordera (Barcelona) en relación con sus características ambientales. *Act. I^{er} Congr. Esp. Limnol.*: 23-34.
- SABATER, F. 1982. *Les comunitats de crustacis dels aiguamolls de l'Estany de Tordera. Estudi limnològic*. Tesis de licenciatura, Universidad de Barcelona.
- SARS, G.O. 1895. On some South African Entomostraca raised from dried mud. *Vidensk. Selsk. Skr. I- Math-naturv. Kl. 1895*, n° 8: 1-56.
- SARS, G.O. 1903. On the crustacean fauna of Central Asia. Part II: Cladocera. *Ann. Mus. Zool. Ac. Imp. St. Petersburg*, 8: 157-194.
- SARS, G.O. 1916. The fresh-water Entomostraca of Cape Province (Union of South Africa), Part I: Cladocera. *Ann. South Afr. Mus.*, 15(pt. 4): 303-351.
- SIMPSON, G.G. 1953. *The major features of evolution*. Columbia Univ. Press. New York.
- SMIRNOV, N.N. 1971. *Chydoridae faunimira*. Fauna SSSR, 1, 2(n.s. 101), Leningrad, 1-531.
- SPRULES, W.G. 1975. Midsummer Crustacean zooplankton communities in acid-stressed lakes. *J. Fish. Res. Board. Can.*, 32(3): 379-395.
- SPRULES, W.G. 1977. Crustacean zooplankton communities as indicators of limnological conditions: an approach using principal component analysis. *J. Fish. Res. Board Can.*, 34: 962-975.
- SRAMEK-HUSEK, R. 1962. Rád Cladocera-Perloocky. In: *Fauna CSSR Svazek 16*. R.M. Sramek-Husek., M. Straskraba & J. Brtek (eds.): 174-410., Cesk. Akad. Ved. Praha.
- STELLA, E. & F. MARGARITORA, 1968. La fauna ad entomostraci di acque astatiche del Lazio. *Rend. Acc. Naz. XL*, Ser. 4, 18: 3-59.
- STELLA, E., F.G. MARGARITORA & V. COTTARELLI. 1972. La fauna ad Entomostraci di acque astatiche della Sardegna nord orientale. *Rend. Acc. Naz.*, 22: 163-210.
- STUMM, W. & J.J. MORGAN. 1980. *Aquatic chemistry An introduction emphasizing chemical equilibrium in natural waters*. J. Wiley & Sons. New York. 2nd ed.
- SUGAWARA, K. 1948. Distribution of fine particles of salts in the air. *J. Jap. Chem.*, 82:341. Ref. Chem. Abstr., 45: 4499.
- SUGAWARA, K., S. OANA & T. KOYAMA. 1949. Separation of the components of atmospheric salt and their distribution. *Bull. Chern. Soc. Japan*, 22: 47-52.
- THIENEMANN, A., 1925. *Dien Binnengewasser Mitteleuropas*. Die Binnengewasser, 1, 256 pp. Schweizerbart, Stuttgart.
- THIERY, A. 1978. *Etude des communautés d'Invertébrés aquatiques dans différents biotopes des marais du Plan du Bourg*. These de spécialité, Université de Droit, d'Économie et des Sciences de Marseille. 157 pp.
- THORNTHWAITE, C.W. 1931. The climates of North America according to a new classification. *Geogr. Rev.*, 21: 633-355.
- THORNTHWAITE, C.W. 1948. An approach to a national classification of climate. *Geogr. Rev.*, 38: 55-94.
- THORNTHWAITE, C.W. & J.R. MATHER. 1957. Instructions and tables for computing potentials eva-

- potranspiration and water balance. *Drexel Inst. Technol. Lab. Climatol. Publ. Climatol.*, 17:231-615.
- TOJA, J. 1980. Limnología del embalse de La Minilla durante 1976. Distribución del zooplancton. *Oecologia aquatica*, 4: 89-110.
- TOLLINGER, M., Sr. ANNUZIATA, S. St. V. 1911. Die geographische Verbreitung der Diaptomiden. *Zool. Jb. Abt. Syst. Geogr. Biol.*, 30: 1-302.
- TONOLLI, V. 1949. Ciclo biológico, aislamiento e diferenciación estacional en poblaciones naturales de un Copepode habitante de aguas alpinas (Arctodiaptomus bacillifer Koelb.). *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 5: 94-144.
- TONOLLI, V. & L. TONOLLI. 1951. Osservazioni sulla biologia et ecologia 170 popolamenti zooplanctonici di laghi italiani di alta quota. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 6: 53-136.
- VARELA, A. 1983. *Estructura y producción estacional de un sistema lacustre de dimensiones reducidas y amplio desarrollo de la vegetación macrofítica litoral. Competencia de macrófitos y fitoplancton por los nutrientes*. Tesis doctoral, Universidad de Santiago.
- VELAYOS, M., S. CIRUJANO & M. COMELLES. 1984a. Algunas caráceas de la provincia de Guadalajara. *An. Jard. Bot. Madrid, Notas Breves*.
- VELAYOS, M., S. CIRUJANO & A. MARQUINA. 1984b. Aspectos de la vegetación acuática de la provincia de Guadalajara. *An. Jard. Bot. Madrid*, 41(1): 175-184.
- VICENTE, E. & M.R. MIRACLE. 1978. Distribution of photosynthetic organisms in a temperal stratified karstic pond near Cuenca, Spain. *Ver. int. Verein Limnol.*, 22: 1704-1710.
- VILA VALENTI, J. 1982. *La península Ibérica*. Ariel Geografía. Barcelona. 421 pp.
- VILASECA, J.M. 1978. *Fitoplancton de los lagos pirenaicos*. Tesis de licenciatura, Univ. de Barcelona.
- WETZEL, R.G. 1975. *Limnology*. W.B. Saunders Company, London-Toronto. 743 pp.
- WHITTAKER, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21: 213-251.
- WILLIAMS, D.W. 1968. The distribution of *Triops* and *Lepidurus* (Branchipoda) in Australia. *Crustaceana*, 14: 119-127.
- WILLIAMS, D.W. 1981. The limnology of saline lakes in Western Victoria: a review of some recent studies. *Hydrobiologia*, 82: 233-259.
- WILLIAMS, D.W. & R.T. BUCKNEY. 1976. Stability of ionic proportions in five salt lakes in Victoria, Australia. *Austr. J. Mar. Freshwat. Res.*, 27: 367-377.
- WISHART, D. 1978. CLUSTAN, *User manual. Third edition*. Edimburg University.

APÉNDICE 1

ORDENACION ALFABETICA DE LAS LAGUNAS. DATOS ECOLÓGICOS

Las sucesivas columnas corresponden a los siguientes parametros:

1. Mes de muestreo (del 1 al 12)
2. Temporalidad (1, efímera; 2, temporal; 3, semipermanente; 4, permanente)
3. Turbidez (1, limpia; 2, semiturbia; 3, turbia)
4. Vegetación (1, ausente; 2, poca; 3, carofitos; 4, abundante)
5. Profundidad (1, somera; 2, más de 1m; 3, mas de 3 m)
6. Superficie (1, $< 10^3$ m²; 2, $< 10^4$ m²; 3, $< 10^5$ m²)
7. Helófitos (1, ausentes; 2, pocos; 3, desarrollados)
8. Aves (1, ausentes; 2, presentes)
9. Peces (1, ausentes; 2, presentes)
10. Eutrofia (1, poca; 2, apreciable, 3, mucha)
11. Contaminación (1, ausente; 2, apreciable; 3, alta)
12. Salinidad (1, dulce; 2, mineralizada; 3, hipersalina)
13. Alcalinidad, en meq/l
14. Cloruros, en meq/l
15. Sulfatos, en meq/l
16. Calcio, en meq/l
17. Magnesio, en meq/l
18. Alcalinidad + cloruros + sulfatos, en meq/l
19. Calcio + magnesio, en meq/l
20. 19-18

0= Ausencia de información

236	BODONBLANCO	7	1	2	2	1	2	1	1	1	1	1	3	65	276		11	12		23	
	BODONBLANCO	5	2	3	3	1	3	3	0	1	1	1	3	31	72.67	11.1			114.77		
171	BOIMORTO1	5	3	1	4	2	2	2	1	1	1	1	1	0.31	0.25	0.7			1.26		
174	BOIMORTO2	5	2	3	2	1	1	3	1	1	1	1	1	0.41	0.39	1.31			2.12		
197	BONILLO-PIE	4	2	2	2	1	3	1	0	1	1	1	1	1.6	0.22	0.14	0.5		1.96		
1	BORRIANA	4	4	2	3	3	3	3	0	0	3	2	2	4.32	67.6	17.08			89		
267	BOTA-PACO	9	1	1	3	1	1	1	1	1	0	0	0								
170	BRAÑA-RUBIA	5	3	1	3	2	3	2	1	1	1	1	1	0.62	0.36	0.16			1.14		
29	BRENES	11	4	2	1	2	2	3	1	0	2	1	2	4.06	1.4	2.99			8.45		
	BUJARALÓZ	5	3	3	1	1	2	1	0	1	0	2	3	2.47	123.38	129.16			255.01		
	C. VILAFRANCA	11	3	2	1	2	4	3	2	1	0	2	3	15.35	25.35	69.99			110.69		
367	CABALAZOSA	7	4	1	1	3	3	0	0	0	1	1	0								
22	CABALLOALBA	7	2	2	2	1	3	1	1	1	1	1	0	145.1	70.42		10	4		14	
149	CABALLOALBA	4	1	2	3	1	3	1	2	1	1	1	2	30.57	15.97	9.45			55.99		
380	CABALLOALBA	5	2	2	3	1	3	1	2	1	1	1	2	25.96	26.73	10.29			62.98		
119	CACERES	4	3	2	3	2	2	1	1	0	0	0	0								
24	CALZ.MOLINOS	4	2	1	4	1	1	1	1	1	1	1	0								
179	CALZ.MOLINOS	5	2	1	4	1	1	1	1	1	1	1	1	3.34	0.39	0.7			4.43		
115	CAM.CASTILLA	4	2	1	3	0	2	2	1	1	1	1	1	0.3	0.81	0.33			1.44		
138	CAM.PEDROSAS	5	3	3	4	2	1	2	0	1	1	1	2	2.64	4.3	0.74			7.68		
	CAMBRONERA	4	2	1	1	1	3	3	2	1	0	0	3	2.1	163.38	71.04			236.52		
81	CAMBRONERA	11	2	1	1	1	3	3	2	1	0	0	3	36.55	464.78	1406.2			1907.53		
191	CAMP.DOBÍAS	4	3	3	3	2	2	1	1	1	2	3	2	3.8	3.94	3.12	38		10.86		
327	CAMP.SIERRA	3	2	3	1	1	1	1	1	1	1	1	0								
124	CAMPILLO (BALL)	3	3	3	2	2	1	2	1	1	1	1	0								
319	CAMPILLO (BALL)	5	3	3	2	2	1	2	1	1	1	1	2	3.05	3.49	1.7			8.24		
92	CAMPILLOS B.	4	1	1	3	1	3	2	1	1	1	1	2	0.9	27.32	31.04			59.26		
77	CAMPILLOS D.	4	2	0	3	1	3	3	2	1	1	1	3	1.25	73.23	47.29			121.81		
91	CAMPILLOS S.	4	3	3	3	2	3	3	2	1	2	1	3	1.52	385.91	114.78			502.21		
	CAOL. G.	3	4	2	1	2	3	1	1	0	0	0	1	1.74	0.33	1.24	3	0.3	3.31	3.3	0.01
266	CAOL.PEQ.	3	2	2	1	1	1	0	0	0	0	0	2	1.17	3.94	1.87			6.98		
	CAPACETE	4	3	3	1	2	3	3	1	1	2	2	2	12.9	51.83	31.87			96.6		
298	CAPMANYI	5	3	2	4	2	3	3	1	1	1	1	1	1.5	1.21	1.41	1.6	0.5	4.12	2.1	2.02
299	CAPMANYI	3	3	2	4	2	3	3	1	1	1	1	2	0.75	1.93	3.72			6.4		
301	CAPMANY2	5	3	1	4	2	3	3	1	1	1	1	2	2.87	2.08	1.33	3.3	1	6.28	4.3	1.98
300	CAPMANY2	3	3	1	4	2	3	3	1	1	1	1	2	3.22	2.81	3.54	2	1	9.57	3	6.57
302	CAPMANY3	3	2	1	4	1	2	2	1	1	1	1	1	0.31	0.64	1.85	0.1	0.16	2.8	0.26	2.54
355	CARDENA	8	4	1	2	3	2	0	0	0	2	1	0								
177	CARUCEDO	1	2	4	1	4	3	4	3	2	0	2	1	0							
363	CARUCEDO	5	4	1	4	3	4	3	2	0	2	1	1	2.6	0.22	0.41			3.23		
184	CASAALMAGRA	4	2	2	3	1	1	3	1	1	1	1	2	14.6	7.88	56.24	20	29	78.72	49	29.72
163	CASTROVEGA	5	2	1	4	1	2	2	1	1	1	1	1	3.25	0.53	0.93			4.71		
18	CERRADA	10	4	1	4	2	3	3	2	2	1	1	0								
156	CERRADA	7	4	1	4	2	3	3	2	1	1	1	1	1.81	0.3	0.33			2.44		
387	CERRADA	4	4	1	4	2	3	3	2	1	1	1	1	1.81	0.31	0.58			2.7		
	CERRADA	5	4	1	4	2	3	3	2	1	1	1	1	2.06	0.33	0.37	2	0.7	2.76	2.7	0
	CERROALTO	6	3	1	4	2	2	2	1	1	1	1	1	1.94	0.12	0.22	1.2		2.28		0.06
316	CERTALES	3	3	3	3	1	2	1	1	1	1	1	0								
106	CHARROAO	4	2	1	2	0	3	2	1	1	1	1	2	1	4.5	2.18			7.68		
326	CHIPRANA (EST)	5	4	1	4	2	3	3	2	0	1	1	2	1.84	2.95	63.33	35	10	68.12	45	23.12
329	CHOPOS CA.	1	4	1	3	3	2	3	1	2	3	1	2	4.5	0.33	26.66	28	3	31.49	31	0.49
330	CHOPOS GR.	1	4	1	3	2	2	3	1	2	1	1	2	3.4	0.45	26.24	27	3	30.09	30	0.09
331	CIAZOS	1	4	1	1	3	3	3	1	2	1	1	2	5	0.47	26.45	28	3.5	31.92	31.5	0.42
31	CIGARRERA	11	3	1	4	2	3	3	2	1	0	1	2	0.98	11.27	8.54			20.79		
163	CIGARRERA	4	3	1	4	2	3	3	2	0	0	0	2	2.3	12.39	10.83			25.52		
	CIR.COCA	3	3	2	4	2	2	2	1	1	0	2	0	7.03	1.97		1.2	5.6		6.8	
148	CIR.COCA	5	3	2	4	2	2	2	0	1	1	2	2	5.19	1.74	3.12			10.05		
233	CIR.COCA	4	3	2	4	2	2	0	0	1	1	1	2	5.23	2.9	2.95			11.08		
350	CLARA	3	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1	0								
379	COCA (POZ.)	12	4	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0								
381	COCA CIR.	12	3	2	3	1	2	2	1	1	1	1	0								
3x2	COCA CIR.	7	3	2	3	1	2	2	1	1	2	1	0	22.4	4.95		9	6		15	

143	PURGEL	5	4	0	1	0	4	3	2	1	0	1	2	2.93	5.38	10.52				18.83
308	PURROY	9	4	3	1	2	2	3	1	1	2	1	0							
25	RAB PILAR	4	4	1	3	2	2	1	1	1	1	1	1	2.22	0.11	0.2				2.53
214	RAYA	3	2	2	4	1	2	2	2	1	1	1	0							
76	RETAMAR	4	3	0	2	2	4	3	2	0	0	0	7	3.3	76.33	68.95				148.58
210	RINCON	4	3	2	3	2	3	3	2	1	1	1	2	1.3	50.7	32.08	27			84.08
403	RIO LOBOS	8	4	1	3	2	2	2	1	0	2	1	0							
121	ROCIO	4	2	1	3	1	2	3	1	1	1	1	1	1.06	1.35	0.24				2.65
	ROYO ODREA	4	4	1	3	1	1	1	1	1	1	1	0							
7	RUIDERA	4	4	1	2	3	3	3	2	2	1	1	2	3.7	2.81	2.49				9
192	S.JORGE	4	4	1	2	2	1	1	1	1	1	1	2	7.3	0.84	1.66	5			9.8
335	SABINAS	1	4	1	2	3	2	3	0	2	1	1	2	5.4	0.31	0.2	2.2	2.4	5.91	4.6 1.31
305	SABOREDO	9	4	1	2	3	3	1	1	2	1	1	0							
178	SAHAGUN	5	3	1	4	2	2	1	1	1	2	1	1	3.34	0.87	0.89				5.1
277	SAL GRANDE	1	2	2	1	2	1	4	3	2	1	0	0							
278	SAL GRANDE	3	2	3	1	2	4	3	2	1	0	0	0	2.95	12.67					
279	SAL GRANDE	7	2	3	3	1	4	0	0	0	0	0	0							
280	SALGRANDE	7	0	3	0	2	2	3	2	1	0	0	0							
281	SAL GRANDE	1	2	2	3	1	2	4	3	2	1	0	0	2.28	3.66	1.04	0.65	2.3	6.98	2.95 4.03
	SALADAR	4	2	3	1	2	2	1	1	1	3	2	3	41.2	1690.01	216.6	28	295	1947.8	323 1624.8
169	SALGUEIRAS	5	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	0.41	0.61	0.33				1.35
275	SALINAS	1	2	0	0	0	0	0	1	2	1	0	0							
274	SALINAS	1	2	2	3	1	0	0	3	2	1	0	0	1.2	1.85	0.83	0.5	0.5	3.88	1 2.88
276	SALINAS	12	2	3	0	0	0	3	2	2	0	0	2	1.75	3.71	1.72	1.3	1.4	7.18	2.7 4.48
277	SALINAS	4	4	1	3	2	2	1	1	1	2	1	2	3.38	2.36	2.29				8.03
	SALINETA	5	2	2	1	1	4	3	0	1	1	0	3	13.6	4879.15	2222.21				7114.95
71	SALOBRALE	4	3	1	2	2	3	2	2	1	1	1	3	4	202.81	122.91				329.72
12	SALOBRALEJO	4	4	2	2	0	3	3	2	1	3	2	3	12.78	89.85	556.24				658.87
	SANCHONUÑO	5	3	2	2	2	2	2	1	1	2	2	0							
229	SANCHONUÑO	3	3	2	2	2	2	2	1	1	2	2	0	4.7	1.24		3.8	2.8		6.6
23	SANTMARTAS	3	2	1	3	1	1	2	1	1	1	1	0	2.9	0.14		2.8	2.3		5.1
162	SANTMARTAS	5	2	1	4	1	1	2	1	1	1	1	1	3.13	0.98	0.37				4.48
231	SANTMARTAS	4	2	1	4	1	1	2	1	1	1	1	1	2.76	1.15	0.66				4.57
34	SANTA OLALLA	3	3	1	2	2	3	3	2	2	1	1	0	4.15	28.73		3.2	4		7.2
220	SANTA OLALLA	11	3	1	2	2	3	3	2	0	1	1	2	3.68	5.63	2.08	1.3	4.2	11.39	5.5 5.89
245	SANTED (BAL)	3	2	2	1	1	2	1	1	1	1	1	3	69	74.92	16.45	2	80	160.37	82 78.37
127	SARIÑENA	3	4	2	2	3	4	3	2	1	2	2	0							
311	SARIÑENA	5	4	2	3	3	4	3	2	0	2	2	2	7.62	37.18	13.78				58.58
312	SARIÑENA BAS	3	2	1	3	1	1	2	0	1	2	2	0							
128	SELGUA1	5	3	1	4	2	1	3	1	1	1	1	2	4.45	4.53	0.89				9.87
129	SELGUA2	5	3	1	4	2	1	3	1	1	1	1	1	3.46	0.87	0.33				4.66
126	SENA	3	3	2	3	2	2	1	1	1	1	1	0							
310	SENA	5	3	1	3	2	2	7	1	1	1	1	2	5.97	8.7	6.58				21.25
135	SIETAMO	3	2	3	2	1	2	1	1	1	1	1	0							
313	SIETAMO	5	2	3	3	1	2	1	1	1	1	1	1	1.9	0.53	0.7				3.13
175	SOBRMONJES	5	4	1	4	3	3	1	0	0	1	1	1	0.16	0.3	0.16				0.62
6	SOMONTIN	4	4	1	3	2	1	1	1	1	1	1	2	4.5	2.81	5.41				12.72
409	SORICAL	10	2	3	1	1	1	1	1	1	1	1	0							
408	SORIA CAL	10	3	3	1	1	1	1	1	1	1	1	0							
26	SOTBAJERO	1	0	2	2	2	1	3	1	1	2	2	1	0						
158	SOTBAJERO	4	2	2	2	1	3	1	0	0	1	1	1	2.22	0.33	0.71				3.2
21	SOTBAJERO	5	2	2	2	1	3	1	0	1	1	1	1	2.97	0.33	0.62				3.92
	SOTBAJEROS	4	2	3	2	1	1	1	1	1	1	1	0							
181	SOTBAJERO (AC)	5	2	3	2	1	1	1	1	1	1	1	0							
107	TARAJE (CA)	4	2	1	3	0	3	1	2	1	1	1	2	2.7	7.6	7.49				17.79
42	TARAJE (SE)	11	4	2	1	2	3	3	2	0	0	0	2	3.99	8.45	38.74				51.18
79	TARAY (PEDRO)	4	2	1	1	2	3	3	2	1	2	2	2	2.12	1.14	12.49				15.75
176	TEIXERO	5	4	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	0.1	0.25	0.16				0.51
64	TEMBLEQUE	4	2	0	2	1	4	2	2	1	0	0	3	3.1	29.85	102.08				135.03
20	TEMBLOSA	10	2	1	3	1	3	3	2	2	1	1	0							
160	TEMBLOSA	5	3	1	4	2	3	3	2	1	1	1	1	0.45	0.08	0.29				0.82
389	TEMBLOSA	4	3	1	4	1	3	3	2	0	1	1	1	0.7	0.16	0.2				1.06

	TEMBLOSA	7	3	1	4	1	3	3	2	1	1	1	1	1.57	0.14	0.2			1.91			
39	TIO ANTONITO	11	2	1	4	1	1	0	2	1	1	1	1	1.21	0.56	0.83	0.5	0.9	2.6	1.4	1.2	
	TIREZ	11	2	1	2	1	4	2	0	1	0	0	3	28.34	729.58	1672.88			2430.8			
	TIREZ	4	2	1	2	1	4	2	2	1	1	0	3	10.2	816.9	1604.14			2431.24			
189	TOBARRA	4	4	1	3	3	3	3	0	2	2	1	2	4.3	3.94	48.33	27		56.57			
58	TOBOSOI	4	3	1	3	2	2	1	1	1	2	2	0	1.5		26.66						
80	TOBOSOI	11	3	1	3	2	2	1	1	1	2	2	2	1.67	2.53	32.7			36.9			
59	TOBOSO2	11	3	2	3	2	2	3	1	1	2	2	2	2.16	16.9	71.24			90.3			
222	TOLLOS	3	1	3	2	1	2	1	1	1	1	1	0	1.34	2.25		2.4	0.6		3		
336	TORCA1	1	4	1	2	3	2	3	0	2	2	1	2	6	0.34	0.12	2.5	2.7	6.46	5.2	1.26	
337	TORCA2	1	4	1	3	3	2	3	0	2	2	1	2	6.4	0.3	0.16	2.5	3.1	6.86	5.6	1.26	
338	TORCA3	1	4	1	1	4	2	3	0	2	1	1	2	6.1	1.6	0.24	2.7	3	7.94	5.7	2.24	
292	TORDERA	0	2	1	3	1	2	1	1	0	1	1	1	1.8	1.4	1.79	4	0.8	4.99	4.8	0.19	
393	TORDESILLAS	8	4	3	2	2	2	3	1	2	2	1	0									
61	TORNOS	4	2	3	2	1	2	1	1	1	1	1	0									
216	TORO (CH)	3	2	2	2	2	1	2	1	1	1	1	0	0.49	3.07		2	1		3		
217	TORO (LAG)	3	2	2	2	1	3	2	2	1	1	1	0	1.07	7.6		2	1.3		3.3		
215	TORO (NAV)	3	2	2	2	1	2	2	2	1	1	1	0	0.96	5.32		2	1		3		
37	TOROCH.	11	2	3	1	0	0	0	2	1	1	1	2	2.58	5.63	2.08	1.3	3.3	10.29	3.6	5.69	
254	TORRALBA (GR)	3	2	1	3	1	2	2	1	1	1	0	2	2	7	1.69	4.16	6.4	1	8.12	7.4	0.72
255	TORRALBA (GR)	9	2	1	3	1	2	2	1	1	1	0	2	0.98	3.69	4.99	5.5	2	9.66	7.5	2.16	
172	TRABA	5	4	1	3	2	3	3	1	2	2	1	1	0.58	1.63	0.29			2.5			
359	TRONISCO	7	4	1	1	2	2	1	1	1	3	1	0									
360	TRONISQUITO	7	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1	0									
348	TURBIA	3	2	3	2	1	1	1	1	1	1	1	1	2.3	0.64	1.04				3.98		
65	TURLEQUE	4	3	0	2	2	4	3	2	1	0	0	2	1.8	42.25	34.79				78.84		
95	TURQUILLA	4	2	1	2	1	3	3	2	1	1	1	2	0.8	21.69	5.41				27.9		
60	UNA	11	3	1	3	3	3	3	2	0	0	1	2	4.06	0.28	1.99				6.33		
402	URBION	7	4	1	2	3	3	0	0	0	1	1	0									
244	USED (PAN)	7	4	1	1	3	3	1	1	2	1	1	1	0.92	0.61	2.02	1.2	0.3	3.55	1.5	2.05	
	V.COCA1	3	2	3	3	2	3	2	2	1	2	2	0	17.9	45.35		2.3	16		18.3		
146	V.COCA1	11	2	1	2	1	3	0	0	1	1	2	0									
235	V.COCA1	1	2	2	1	2	1	3	0	0	1	1	2	0								
383	V.COCA1	7	2	1	2	1	3	2	0	1	1	2	0	94.2	276		10	15		25		
384	V.COCA1	4	2	2	3	2	3	0	0	1	0	2	2	25.54	53.8	26.23				105.58		
385	V.COCA1	5	2	1	3	2	3	0	0	1	0	2	2	18.54	62.25	27.08				107.87		
147	V.COCA2	3	1	3	2	1	3	2	2	1	1	1	0	17.8	22.53		1.6	9		10.6		
234	V.COCA2	5	1	2	2	1	3	0	0	1	1	1	2	0	5	33.52	15.62			78.19		
123	VAL CASTEJON	5	4	1	4	2	2	1	1	1	1	1	2	4.33	18.59	25.2				48.12		
122	VALFARTA	5	4	3	4	1	2	1	1	1	2	2	2	1.15	1.09	5.6				7.84		
366	VALLE	7	4	1	1	3	3	0	0	0	2	1	0									
374	VELAYOS	7	2	1	4	1	2	2	1	1	2	1	2	10	3.6	1.56				15.16		
375	VELAYOS2	7	3	1	4	1	2	3	1	1	2	1	2	4.8	1.4	0.35				6.55		
376	VELAYOS3	7	2	2	2	1	2	2	1	1	2	2	0									
33	VENTA CRUCE	11	0	1	2	1	1	1	1	1	0	0	1	1.36	0.19	0.7				2.25		
165	VIJAN.BAS	5	2	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.41	0.39	0.24				1.04		
166	VIJAN.PEQ	5	4	1	0	2	3	3	2	1	1	1	2	1.24	33.23	3.45				37.92		
297	VILAGUT	5	3	1	4	2	2	0	1	1	1	1	0									
394	VILL. MEDINA	12	1	1	3	1	1	2	1	1	1	1	2	7.8	1.04	1.33	0.5	0.5	10.17	1	1.7	
	VILLACAÑAS	11	2	1	2	1	4	3	2	1	0	2	3	18.4	154.92	533.32				706.64		
352	VILLALPANDO	3	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1	0	1.6	0.25							
353	VILLALPANDO	12	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1.18	0.28	0.93				2.39		
28	VILLAMESIAS	11	2	2	1	2	2	1	1	0	2	0	1	2.96	0.19	0.49				3.64		
161	VILLANUBIA	5	2	3	1	1	1	1	1	1	2	1	1	0.82	0.28	0.7				1.8		
198	VILLART.S.JUAN	4	2	1	4	1	1	3	0	1	2	2	2	3.8	30.42	72.49	22	41	106.71	63	43.71	
66	VILLAVERDE	4	2	1	3	1	0	3	0	1	1	1	0									
196	VILLAVERDE	4	4	1	4	3	2	3	0	0	2	1	2	5.8	0.28	0.62	5			6.7		
269	VILLARÍN	12	3	1	2	2	3	3	2	1	0	0	0									
270	VILLARÍN	3	3	1	2	2	3	3	2	1	0	0	0	5	18.02							
271	VILLARÍN	7	3	1	2	1	3	3	2	1	0	0	0									
272	VILLARÍN	7	3	3	2	1	3	3	2	1	0	0	0									
273	VILLARÍN	1	2	3	1	2	2	3	3	2	1	0	0	2	3.5	13.23	3.74	1			20.47	

APÉNDICE 2

LOCALIZACIÓN (MUNICIPIOS, PROVINCIAS) DE LAS LAGUNAS DEL APÉNDICE 1

Aclimatación (Daimiel, Ciudad Real)	Boimorto (Boimorto, La Coruña)
Adra (Adra, Almería)	Bonillo, pied. (Bonillo, Albacete)
Agramunt (Agramunt, Lleida)	Borriana (Borriana, Castello)
Aguasal (Aguasal, Valladolid)	Bota P. (Cubel, Zaragoza)
Aguijon (Navalmoral de la Mata, Cáceres)	Braña Rubia (Salgueiras, La Coruña)
Albardiosa (Lillo, Toledo)	Brenes (Brenes, Sevilla)
Alcañiz, Estanca (Alcañiz, Teruel)	Bujaraloz (Bujaraloz, Zaragoza)
Alcarrás (Alcarras, Lleida)	Camino de Villafranca (Villafranca de los Caballeros, Toledo)
Almansa (Almansa, Albacete)	Calabazosa (Somiedo, Asturias)
Almaraz, ch. depuradora (Almaraz, Cáceres)	Caballo Alba (Vileguillo, Segovia)
Almeros (Villamayor de Calatrava, Ciudad Real)	Cáceres (Cáceres)
Almunia de D ^a Godina (id, Zaragoza)	Calzada de los Molinos (Calzada de los Molinos, Palencia)
Altillo (Lillo, Toledo)	Camino Casilla (Moguer, Huelva)
Amarga (Jauja, Córdoba)	Camino Pedrosas (Piedratayada, Zaragoza)
Amposta, ullal (Amposta, Tarragona)	Cambronera (Quero, Toledo)
Añesa (Egea de los Caballeros, Zaragoza)	Campillo de Doblás (id, Albacete)
Ángel, Lucio (Doñana, Huelva)	Campillos Sierra
Angüés (Angues, Huesca)	Campillo (Ballobar, Huesca)
Anna, albufera (Anna, Valencia)	Campillos, Blanca (Antequera, Málaga)
Antela (Antela, Orense)	Campillos, dulce (Antequera, Málaga)
Arbre, bassal (Ballobar, Huesca)	Campillos, salada (Antequera, Málaga)
Arquillo (Peñascosa, Albacete)	Caolinera, G. (Used, Zaragoza)
Ausente (Puebla de Lillo, León)	Caolinera, P. (Used, Zaragoza)
Ballestera (El Rubio, Sevilla)	Capacete (Campillos, Málaga)
Baña (La Cabrera, León)	Capmany 1 (Capmany, Girona)
Banyoles (Banyoles, Girona)	Capmany 2 (Capmany, Girona)
Barillos (Villafafila, Zamora)	Capmany 3 (Capmany, Girona)
Bassal Gran (Ballobar, Huesca)	Cardena (Sierra Secundera, Zamora)
Bastus (Isona, Lleida)	Carucedo (El Bierzo, León)
Batiselles (Pirineo, Lleida)	Casa de Almagra (Corral Rubio, Albacete)
Benameji, L. salada (Benameji, Córdoba)	Castrovega (id, León)
Berbegal (Berbegal, Huesca)	Cerrada (Cantalejo, Segovia)
Blanca Ruidera (Ruidera, Ciudad Real)	Cerro Alto (Navalmoral de la Mata, Cáceres)
Blava (Cañada del Hoyo, Cuenca)	Certales (Los Certales, Huesca)
Bodon Blanco (Bocigas, Valladolid)	Charroao (Cabezas de S. Juan, Sevilla)
	Chiprana, estancia (Chiprana, Zaragoza)
	Chopos P. (Fuentes, Cuenca)
	Chopos G. (Fuentes, Cuenca)

Ciazos (Fuentes, Cuenca)	Grande
Cigarrera (Cabezas de S. Juan, Sevilla)	Grande (La Babia, Leon)
Ciruelos de Coca (id, Segovia)	Graugés (Berga, Barcelona)
Clara (Sierra Secundera, Zamora)	Gredos 3 (Sist. Central, Avila)
Coca, pozo (Coca, Segovia)	Gris(Almaraz, Cáceres)
Comisario (Puerto Real, Cádiz)	Guardafuegos (Jarzagón, Huelva)
Conde (Luque, Cordoba)	Guialguerrero (Cubel, Zaragoza)
Corral Rubio 1 (Corral Rubio, Albacete)	Hito (El Hito, Cuenca)
Corral Rubio 2 (Corral Rubio, Albacete)	Honda (Campillo de Dueñas, Guadalajara)
Corrubedu 1 (Corrubedu, La Coruía)	Hondilla (Espera, Cadiz)
Corrubedu 2 (Corrubedu, La Coruña)	Hoya Rasa 1 (Albacete)
Cruce (Olite, Navarra)	Hoya Rasa 2 (Albacete)
Cubel (Zaragoza)	Isoba (Puebla de Lillo, León)
Cubo (Jaraicejo, Cáceres)	Ituero (Ituero, Albacete)
Cucharas (Villamayor de Calatrava, Ciudad Real)	Km 23 (Moron, Sevilla)
Cuéllar (id. Segovia)	Larga de Villacaiias (Villacaiias, Toledo)
Cuerlas (Las Cuerlas, Zaragoza)	La Aulaga (Doñana, Huelva)
Cuerlas, can. (Las Cuerlas, Zaragoza)	Lagunaduro (Valladolid)
Cueva (Somiedo, Asturias)	Lagunarota 2 (Lagunarota, Huesca)
Cuneta (Villa de D. Fabrique, Toledo)	Lanza (Lanza, La Coruía)
Curva (Puerto Santed, Teruel)	Lavajo Blanco
Daimiel (Ciudad Real)	Lantejuela (id, Sevilla)
De la Casa (Cafiada del Hoyo, Cuenca)	Lillo, cárcavas (Lillo, Toledo)
De la Sal (Villafranca de los Caballeros, Toledo)	Longar (Lillo, Toledo)
De la Vega (Navas de Oro, Segovia)	Longuilla (Fuentes de Andalucía, Sevilla)
Dehesa (Used, Zaragoza)	Loreto (Huesca)
Del lugar (La Marpartida de Cáceres, Cáceres)	Luisiana (La Luisiana, Sevilla)
Del pilón (Cabezas de S. Juan, Sevilla)	Madero (Puerto del Madero, Soria)
Dulce Doñana (Doñana, Huelva)	Magallon (Magallón, Zaragoza)
Enol (Covadonga, Asturias)	Magdalena (Mudrián, Segovia)
Ercina (Covadonga, Asturias)	Majón (La Malpartida de Cáceres, Caceres)
Fuente del Duque (Doñana, Huelva)	Mansilla de las Mulas
Fraga (Fraga, Zaragoza)	Mare de Déu (Borriana, Castelló)
Frontera (Calzada de Oropesa, Cáceres)	Marzagon 2 (Moguer, Huelva)
Fuentedepiedra (Fuentedepiedra, Malaga)	Marismas del Guadalquivir (Sevilla)
Fuentesol	Martinazo, caño (Doñana, Huelva)
Grande Quero (Quero, Toledo)	Marzagón 1 (Marzagón, Huelva)
Grande Villafranca (Villafranca de los Caballeros)	Matisalvador (Cantalejo, Segovia)
Galiana (Cabezas de S. Juan, Sevilla)	Medina (Jerez, Cádiz)
Gallocanta (Gallocanta, Zaragoza-Teruel)	Médulas (Las Médulas, León)
Gancho, Estanca (Ejea de los Caballeros, Zaragoza)	Médulas, prados (Las Médulas, León)
Gorra	Mercaderes (Benameji, Cordoba)
Gosque (Martin de la Jara, Sevilla)	Míaha (Cañada-Rosal, Sevilla)
Grande de la Albuera (La Albuera, Badajoz)	Mojón Blanco (Albacete)
	Mojados 1 (Mojados, Valladolid)
	Mojados 2 (Mojados, Valladolid)
	Monreal (Fraga, Zaragoza)

Montecillo	Puertollano 2 (Puertollano, Ciudad Real)
Montsec (Serra del Montsec, Lleida)	Purgel (Tudela, Navarra)
Mota (Verges, Girona)	Purroy (Purroy, Huesca)
Mudarra	Rabanera del Pilar (id, Burgos)
Muelle (Gallocanta, Zaragoza-Teruel)	Raya
Mujer (Moguer, Huelva)	Retamar (Pedro Muñioz, Ciudad Real)
Muña (Cantalejo, Segovia)	Rincon (Moriles, Cordoba)
Muro (Muro, La Coruña)	Rio Lobos (Soria)
Naciones (Almaraz, Cáceres)	Rocio (El Rocio, Huelva)
Nava (El Carpio, Valladolid)	Royo-Odrea (id, Albacete)
Navahornos (Cantalejo, Segovia)	Ruidera (Ruidera, Ciudad Real)
Navalmoral, pant. (Navalmoral de la Mata, Cáceres)	San Jorge, ojos de (Albacete)
Navalafuente (Pedro Muñioz, Ciudad Real)	Sabinas (Caiiada del Hoyo, Cuenca)
Navalagrande 1 (Magallón, Ciudad Real)	Saboredo (Pirineo)
Navalagrande 2 (Magallón, Ciudad Real)	Sahagun (Sahagun, León)
Navalayegua (Cantalejo, Segovia)	Salina Grande (Villafáfila, Zamora)
Navalmoral (Navalmoral de la Mata, Cáceres)	Saladar (Fuente-álamo, Albacete)
Navaredonda (Lillo, Toledo)	Salgueiras (Salgueiras, La Coruña)
Negra	Salinas (Villafáfila, Zamora)
Negrillos (Laguna de Negrillos, Zamora)	Salineta (Bujaraloz, Zaragoza)
Neila (Burgos)	Salobral (Villa de D. Fabrique, Toledo)
Ojo de la Cuerva (Fuentes, Cuenca)	Salobralejo
Olivos (Venta del Charco, Cordoba)	Sanchonuiio (Sanchonuiio, Segovia)
Ontalafia (Ontalafia, Albacete)	Santas Martas (Santas Martas, León)
Palmar de Troya (Palmar de Troya, Sevilla)	Santa Olalla (Doiiiana, Huelva)
Pache (Sanchonuiio, Segovia)	Santed (Santed, Teruel)
Palos (Palos, Huelva)	Sariéna (Sariiiena, Huesca)
Pantano Almodébar (Huesca)	Selgua 1 (Selgua, Huesca)
Páramo Masa	Selgua 2 (Selgua, Huesca)
Parideras (Lagunarota, Huesca)	Sena (Sena, Huesca)
Pedro Muñioz (Pedro Muñioz, Ciudad Real)	Siétamo (Siétamo, Huesca)
Peiia Hueca (Villacaiias, Toledo)	Sobrado de los Monjes (Sobrado de los Monjes, La Coruña)
Peiiafiel (Peiiafiel, Valladolid)	Somontin (Somontin, Almeria)
Petrola, balsa (Petrola, Albacete)	Soria, Cal
Petrola, G. (Petrola, Albacete)	Sotillo Bajero (Cantalejo, Segovia)
Petrola, P. (Petrola, Albacete)	Sotillo Bajero, acequia (Cantalejo, Segovia)
Pies Juntos (S ^a Secundera, Zamora)	Taraje (Cabezas de S. Juan, Sevilla)
Pinarejo (Pinarejo, Segovia)	Taraje (Puerto Real, Cádiz)
Pitillas (Tafalla, Navarra)	Taray (Villacafias, Toledo)
Portillo (Portillo, Valladolid)	Teixero (Teixeró, La Coruña)
Prados (Used, Zaragoza)	Tembleque (Tembleque, Toledo)
Puebla del Caramiial (Puebla del Caramiial, La Coruña)	Temblosa (Cantalejo, Segovia)
Puentegenil, Salada (Puentegenil, Cordoba)	Tio Antofiito (Doiiiana, Huelva)
Puert. Cer.	Tirez (Villacaiias, Toledo)
Puertollano 1 (Puertollano, Ciudad Real)	Tobarra (Tobarra, Albacete)
	Toboso 1 (El Toboso, Toledo)

Toboso 2 (El Toboso, Toledo)	Velayos 1 (Velayos, Ávila)
Tollos (Los Tollos, Sevilla)	Velayos 2 (Velayos, Ávila)
Torca 1=L. de la Cruz (Caiiada del Hoyo, Cuenca)	Velayos 3 (Velayos, Ávila)
Torca 2=Lagunilla del Tejo (Caiiada del Hoyo, Cuenca)	Venta del Cruce (id, Sevilla)
Torca 3=L. del Tejo (Caiiada del Hoyo, Cuenca)	Viján, ch. (Viján, La Coruiia)
Tordera (Tordera, Barcelona)	Vijan, P. (Viján, La Coruiia)
Tordesillas (Tordesillas, Valladolid)	Vilagut (Vilagut, Girona)
Tornos (Teruel)	Villaverde de Medina (Villaverde de Medina, Valladolid)
Toro (Zamora)	Villacaiias (Villacañas, Toledo)
Torralba, G. (Torralba de los Frailes, Zaragoza)	Villalpando (Villalpando, Zamora)
Traba (Lage, La Coruiia)	Villamesias (Villamesias, Cáceres)
Tronisco (Puebla de Lillo, León)	Villanubla (Villanubla, Valladolid)
Tronisco, P. (Puebla de Lillo, León)	Villarta de S. Juan (Villarta de S. Juan, Ciudad Real)
Turbia (Las Mesillas, Almaraz, Cáceres)	Villaverde (Tembleque, Toledo)
Turleque (Turleque, Toledo)	Villarin (Villafáfila, Zamora)
Turquilla (El Rubio, Sevilla)	Wamba (Wamba, Valladolid)
Uiia (Uiia, Cuenca)	Zacatena (Daimiel, Ciudad Real)
Urbion (S ^a de Urbión)	Zadillo (Doiiana, Huelva)
Used, pan (Zaragoza)	Zaida (Used, Zaragoza)
Villagonzalo de Coca 1 (Villagonzalo de Coca, Segovia)	Zarracatin (Palmar de Troya, Sevilla)
Villagonzalo de Coca 2 (id, Segovia)	Zoiar, L. Chica (Aguilar de la Frontera, Cordoba)
Val Castejón (Val de Castejón, Huesca)	Zorrilla, L. dulce (Espera, Cádiz)
Valfarta (Valfarta, Huesca)	Zorrilla, L. salada (Espera, Cadiz)
Valle (Lagos de Somiedo, Asturias)	

APENDICE 3

INVENTARIO DE CRUSTÁCEOS DE LAS LAGUNAS ORDENADOS ALFABÉTICAMENTE

1. *Sida crystallina*
2. *Diaphanosoma brachyurum*
3. *D. mongolianum*
4. *Daphnia magna*
5. *D. similis*
6. *D. mediterranea*
7. *D. atkinsoni*
8. *D. bolivari*
9. *Daphnia hispanica*
10. *D. pulicaria*
11. *D. cuwirostris*
12. *D. obtusa*
13. *D. longispina*
14. *Simocephalus vetulus*
15. *S. exspinosus*
16. *Ceriodaphnia reticulata*
17. *C. dubia*
18. *C. quadrangula*
19. *C. pulchella*
20. *C. laticaudata*
21. *Megafenestra aurita*
22. *Scapholeberis mucronata*
23. *S. rammeri*
25. *Iliocryptus sordidus*
26. *I. silvaeducensis*
27. *Macrothrix laticornis*
28. *M. hirsuticornis*
29. *M. rosea*
30. *Moina micrura*
31. *M. brachiata*
32. *M. salina*
33. *Bosmina longirostris*
34. *Eurycercus lamellatus*
35. *Pleuroxus aduncus*
36. *P. laevis*
37. *P. uncinatus*
38. *P. truncatus*
39. *P. letourneuxi*
40. *P. denticulatus*
41. *Alonella excisa*
42. *A. exigua*
43. *A. nana*
44. *Ephemeroporus margalefi*
45. *E. epiaphantoi*
46. *E. phintonicus*
47. *Estatherosporus gauthieri*
48. *Phrixura rostrata*
49. *Chydorus sphaericus*
50. *Dunhevedia crassa*
51. *Alona quadrangularis*
52. *A. rectangula*
53. *A. elegans*
54. *Alona salina*
55. *A. azorica*
56. *A. esteparica*
57. *A. nuragica*
58. *A. costata*
59. *A. guttata*
60. *Alona affinis*
61. *Acroperus neglectus*
62. *Camptocercus uncinatus*
63. *Leydigia leydigi*
64. *L. acanthocercoides*
65. *Tretocephala ambigua*
66. *Rhynchotalona falcata*
67. *Oxyurella tenuicaudis*
68. *Graptoleberis testudinaria*
70. *Neolovenula alluaudi*
71. *Copidodiptomus numidicus*
72. *Eudiptomus padanus*
73. *Eudiptomus vulgaris*
74. *Dusartius baeticus*
75. *Diptomus cyaneus*
76. *D. kenitraensis*
77. *D. castaneti*
78. *D. castor*
79. *Hemidiptomus roubau*
80. *H. maroccanus*
81. *Arctodiptomus salinus*

82. *A. wierzejskii*
83. *Mixodiaptomus laciniatus*
84. *M. laciniatus atlantis*
85. *M. ortizi*
86. *M. incrassatus*
87. *M. kupelwieseri*
88. *Calanipeda aquae-dulcis*
90. *Macrocyclus albidus*
91. *M. fuscus*
92. *M. distinctus*
93. *Thermocyclops sp.*
94. *Cyclops sp.*
95. *Megacyclops viridis*
96. *M. gigas*
97. *Acanthocyclops*
98. *Diacyclops bicuspidatus*
99. *D. bisetosus*
100. *Metacyclops planus*
101. *M. minutus*
102. *M. gracilis*
103. *Tropocyclops prasinus*
104. *Paracyclops fimbriatus*
105. *Eucyclops serrulatus*
106. *E. macruroidis*
107. *E. lilljeborgi*
108. *E. speratus*
109. *Microcyclops varicans*
110.
111. *Cletocamptus retrogressus*
112. *Canthocamptus staphylinus ...*
.....
120. *Cyzicus grubei*
121. *C. tetracerus*
122. *Leptestheria dahalacensis*
123. *Maghrebestheria maroccana*
124. *Triops cancriformis simplex*
125. *T. c. mauritanicus*
126. *T. c. cancriformis*
121. *Lepidurus apus*
128. *Artemia salina*
129. *Branchinella spinosa*
130. *Chirocephalus diaphanus*
131. *Branchinectella media*
132. *Branchipus schaefferi*
133. *Tanymastix stagnalis*
134. *Linderiella sp.*
135. *Branchinecta ferox*
136. *B. orientalis*
138. *Streptocephalus towicornis*

BARILLOS	7	28	53	86	94	98	112	130		
BASSAL-GRAN	7	39	86							
BASTURS-GR.	14	33	58	61	72	105				
BASTURS-PET.	61	72	90	103	105					
BATISELLES	13	18	22	49	73	97				
BATISELLES	22	41	60	73	105					
BENAMEJÍ	8	18	31	70	75	84	86	101	125	130
BENAMEJÍ- (S.)	81	111								
BERBEGAL1	4	86	95							
BERBEGAL2	4	15	17	49	94	112				
BLAVA	13	103								
BODÓN BLANCO	31	54	81							
BODÓN-BLANCO	7	31	81							
BODÓN BLANCO	81									
BOIMORTO1	49	59	103							
BOIMORTO2	10	49	59	78	103					
BONILLO-PIE	7	86	101							
BORRIANA	71	97	105							
BOTA-PACO	15	16	35	49	95	105				
BRAÑA-RUBIA	49	60	103	105						
BRENES	18	30	33	49	71	97				
CABALAZOSA	13	41	49	52	60	94	112			
CABALLO-ALBA	7	54	86							
CABALLO-ALBA	31	54	86							
CABALLO-ALBA	31	54								
CÁCERES	13	49	97	103						
CALZ.MOLINOS	14	75	79	86	94	97				
CALZ.MOLINOS	14	97	98	112						
CAM.CASTILLA	14	28	30	41	44	49	74	95	103	
CAM.PEDROSAS	12	49	95							
CAMBRONERA	4	28	39	54	101					
CAMP.DOBLAS	18	50	53	86	101					
CAMP.SIERRA	99									
CAMPILLO (BALL)	18	28	70	86						
CAMPILLO (BALL)	5	18	70	86	97					
CAMPILLOS B.	4	15	18	28	31	39	52	82	101	
CAMPILLOS-D.	4	7	28	39	81	111				
CAMPILLOS-S.	32	81	111	129						
CAOL.PEQ.	4	18	70	94						
CAPMANY 1	11	14	49	87	95					
CAPMANY 1	14	16	24	41	50	52	87	95	102	105
CAPMANY2	11	15	16	24	49	87	95			
CAPMANY2	11	14	16	24	95	102				
CAPMANY3	49	65	75	79	87	95	98	130		
CÁRDENA	14	33	59	61	90	103	105			
CARUCEDO	13	17	19	49	90	103				
CARUCEDO	13	19	33	90	103					

MUÑA	13	16	34	49	94	95	105	112			
MUÑA	13	14	16	49	60	63	68	79	94	103	112
MURO	16	98									
NACIONES	14	16	30	97	103	105					
NAVA-(CARP)	7	18	28	86	101	130	135				
NAVAHORNOS	13	34	49	60	76	94	95	103	105	112	127
NAVAHORNOS	13	16	27	34	35	44	49	60	94	105	
NAVAHORNOS	2	13	17	95	105						
NAVAHORNOS (C)	49	75	79	98	112	127	130				
NAVAHORNOS-C.	75	79	127	130							
NAVAL-PANT.	13	71	97								
NAVALAFUENTE	4	15	18	28	31	39	52	82	101	111	
NAVALAGRANDEI	7	15	16	29	35	49	52	95			
NAVALAGRANDEI	4	13	14	17	34	49	95				
NAVALAGRANDE2	10	14	18	49	52	59	70	94			
NAVALAYEGUA	49	94	82								
NAVALAYEGUA	13	15	34	49	94	95	105				
NAVALMORAL	13	49	55	97							
NAVARREDONDA	6	81									
NEGRA-(VIN)	13	49	60	90	94						
NEGRILLOS	12	14	20	82	112						
NEILA	13	49	58	60	94	105					
OJO-CUERVA	14	90									
OLIVOS	18	31	50	98							
ONTALAFIA-CAM.	101										
P.TROYA	111										
P.TROYA	6	32	81	111							
PACHE	103										
PALOS	13	16	52	65	67	71	105				
PANT.ALMUDEBAR	70										
PARAMO-MASA	49	98									
PARIDERAS	5	18	31	56	70	86					
PEDRO-MUÑOZ	4	81	97	98							
PEÑAFIEL1	75	98									
PEÑAFIEL2	14	82									
PETROLA-BAL.	103										
PETROLA-PET.	81										
PIES-JUNTOS	59										
PINAREJO	49	52	95								
PITILLAS	4	82	94	97							
PRADOS-(USED)	18	70									
PUEB.CARAMIÑAL	14	16	52	95	103						
PUNTEGENIL,S,	6	32	81	111							
PUERT.CER.	82										
PUERTOLLANO B1	15	18	39	97							
PUERTOLLANO1	4	15	52	82	86	95					
PUERTOLLANOI	4	11	52	86	95						

APENDICE 4

LAGUNAS REPRESENTATIVAS DE LAS DIFERENTES TIPOLOGIAS DE LA PENINSULA.



Figura 1. Estany Cloto (Vall d'Aran). Ibón de aguas limpias, permanentes y poco mineralizadas. Plancton de *Daphnietum longispinae*. En el litoral aparece el *Chydoro Eucyclopidetum serrulati*. Estany Cloto (Vall d'Aran). Ibón & clear; permanent, low mineralized water. Plankton & *Daphnietum longispinae*. *Chydoro Eucyclopidetum serrulati* & found on the shore.



Figura 2. Laguna de Sobrado de los Monjes (A Coruña). Extensa laguna represada de aguas muy finas, permanentes y limpias. Densas paredes de macrófitos sumergidos y litorales (*Menyanthes trifoliata*). *Daphnion longispinae*. Laguna de Sobrado de los Monjes (A Coruña). Extensive dammed lagoon containing very unmineralized, clean, permanent water: Dense clusters & submerged and littoral macrophytes (*Menyanthes trifoliata*). *Daphnion longispinae*.

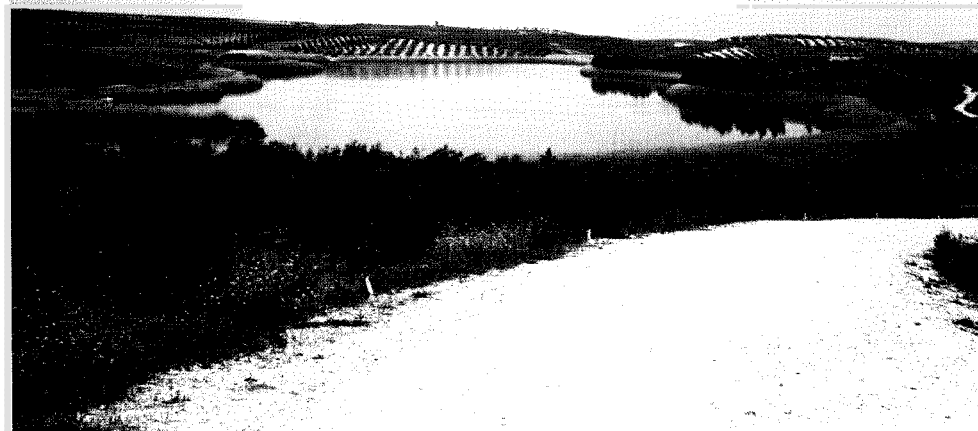


Figura 3. Laguna de Zoñar (Córdoba). Uno de los últimos reductos de la Malvasía (*Oxyura leucocephala*). Aguas permanentes, medianamente mineralizadas y eutróficas (dinoflagelados). Comunidad simplificada con *Acanthocyclops*. *Laguna de Zoñar (Córdoba). One of the last redoubts of the white-headed duck (Oxyura leucocephala). Permanent, moderate mineralized, eutrophic waters (dinoflagelates). Simplified community including Acanthocyclops.*

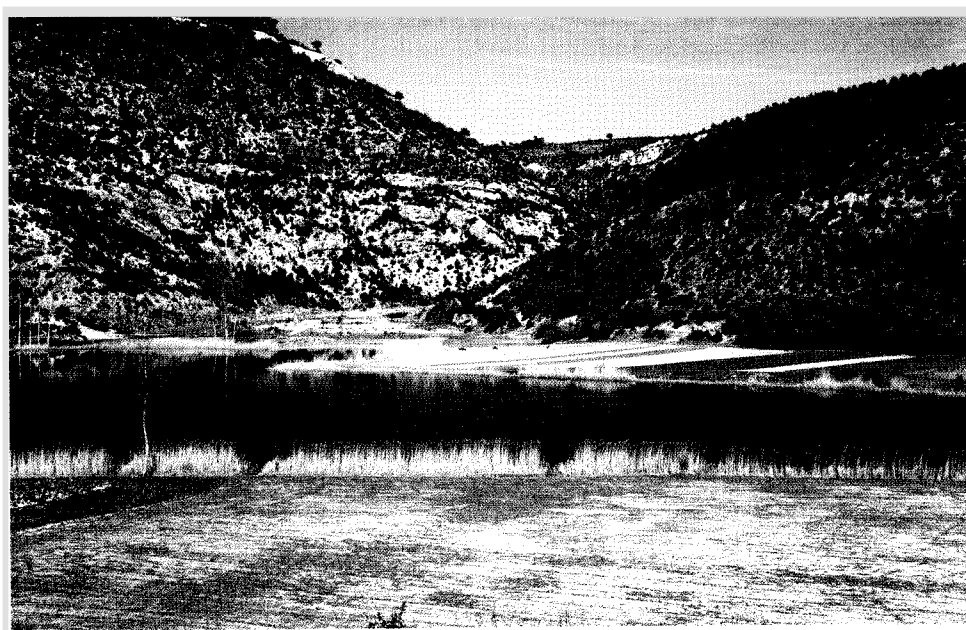


Figura 4. Laguna del Marquesado (Cuenca). Característica laguna cárstica, con aguas permanentes, limpias y ricas en calcio. *Daphnia longispina* y *Tropocyclops prasinus* en el plancton. En el litoral se desarrolla el *Acropero-Eucyclopidetum macruroidis*. *Laguna del Marquesado (Cuenca). Typical karstic lagoon, with permanent clean water, rich in calcium. The plankton include Daphnia longispina and Tropocyclops prasinus. Acropero-Eucyclopidetum macruroidis grows on the littoral.*



Figura 5. Laguna de Navahornos (Segovia). Laguna semitemporal, limpia y poco mineralizada, en los arenales de la Tierra de Pinares. Muy rica en macrófitos (*Nymphaea*). La comunidad característica es el *Eurycercetum lamellati*. *Laguna de Navahornos (Segovia). Semi-temporal lagoon, of clean, low mineral content water; in the sand fields of Tierra de Pinares. Rich in macrophytes (Nymphaea). The characteristic community is Eurycercetum lamellati.*



Figura 6. Laguna del Cristo (Salamanca). Laguna semitemporal, limpia y poco mineralizada, representativa del ambiente de dehesas. Densas masas de *Ranunculus*. La comunidad propia es el *Chydoro-Eucyclopidetum litorale*. *Laguna del Cristo (Salamanca). Semi-temporal lagoon, clean and with low mineralized water, representative of the meadow environment. Dense masses of Ranunculus. The local community is Chydoro-Eucyclopidetum litorale.*



Figura 7. Las Tablas de Daimiel (Ciudad Real). Laguna temporal, limpia y algo mineralizada. Fondos con *Chara aspera* y *Zannichellia*; litorales con buenas formaciones de *Cladium mariscus*. Comunidad con *Daphnia magna* y *Megacyclops viridis*. *Las Tablas de Daimiel (Ciudad Real)*. Temporary lagoon with clean, low mineralized water. *Chara aspera* and *Zannichellia* in the deeper sites; good formations of *Cladium mariscus* on the littoral. Community including *Daphnia magna* and *Megacyclops viridis*.



Figura 8. Charca en Cimuelos de Coca (Segovia), sobre materiales margosos. Ejemplo de aguas temporales y efímeras, limpias y algo mineralizadas. *Ranunculus*, *Chara connivens* en el fondo. La comunidad más característica es el *Simocephalo-Daphnietum magna*. *Pond in Cimuelos de Coca (Segovia), on marled materials*. Example of temporal and ephemeral waters, clean and with moderate mineralized. *Ranunculus*, *Chara connivens* at the bottom. The most characteristic community is *Simocephalo-Daphnietum magna*.



Figura 9. Charca de las Naciones (Caceres). Ejemplo de charca temporal, limpia y poco mineralizada. Vegetación sumergida muy abundante (*Glyceria*, *Elatine*, *Callitriche*, varias especies de *Chara*). Exponente riquísimo del *Hemidiptomo-Chirocephaletum diaphani*, con anostráceos, conchostráceos y notostráceos. Es el locotipo de *Estatheroporus gauthieri*. Charca de las Naciones (Caceres). Example of a temporal pond, clean and with little mineralized water: Abundant submerged vegetation (*Glyceria*, *Elatine*, *Callitriche*, some *Chara* species). Outstanding example of *Hemidiptomo-Chirocephaletum diaphani*, with anostraca, conchostraca and notostraca. This is the type locality of *Estatheroporus gauthieri*.



Figura 10. Laguna de La5 Parideras (Huesca). Charca ganadera con aguas algo mineralizadas, semitemporales y turbias. *Zannichellia palustris* y *Chara globularis* en el fondo y un cinturón de *Ranunculus* en la franja de fluctuación. La comunidad característica es el *Neolovenulo-Daphnietum obtusae*. Laguna de Las Parideras (Huesca). Livestock watering hole with moderate mineralized waters, semi-temporal and turbid. *Zannichellia palustris* and *Chara globularis* at the bottom and a ring of *Ranunculus* at the fluctuation border. The characteristic community is *Neolovenulo-Daphnietum obtusae*.



Figura 11. Laguna de Benameji (Cbrdoba). Aguas poco mineralizadas, temporales y turbias. Sobre sustrato arcilloso. Vegetación escasa (*Chara globularis*). La comunidad característica es el *Triopsetum mauritanici*, con elementos de elevado interts regional como *Daphnia bolivari*, *Ephemeropterus phintonicus* y *Cyzicus grubei*. *Laguna de Benameji (Cdrdoba). Temporal, turbid and low mineralized waters. On a clayey substrate. Scarce vegetation (Chara globularis). The characteristic community is Triopsetum mauritanici, with elements of significant regional interest such as Daphnia bolivari, Ephemeropterus phintonicus and Cyzicus grubei.*



Figura 12. Charca Gris (Caceres). Agua ligeramente mineralizada, temporal y turbia. Se desarrolla el *Branchipetum schaefferi* y, en este caso, es el locotipo de *Branchipus cortesi* que es un viacariante de *B. schaefferi* en todos los territorios ibéricos al sur del Sistema Central. *Charca Gris (Caceres). Low mineralized water, temporal and turbid. Branchipetum schaefferi grows here and, in this case, it is the locotype of Branchipus cortesi which is a viacariant species of B. schaefferi throughout the Iberian lands south of the Central System.*



Figura 13. Laguna de Barillos (Zamora). Amplia laguna de aguas temporales, turbias y mineralizadas, aunque sin sabor salado. Los helófitos (*Scirpus littoralis* y *S. maritimus*) cubren gran parte de la superficie de la laguna. En las etapas iniciales se desarrolla el *Branchinecto-Daphnietum atkinsoni* que, cuando las aguas se concentran, deriva al *Arctodiaptomion*. Laguna de Barillos (Zamora). A broad, temporal lagoon of turbid, non-saline-mineralized water: The helophytes (*Scirpus littoralis* y *S. maritimus*) cover a large part of the lagoon surface. In the initial stages, *Branchinecto-Daphnietum atkinsoni* develops, which change to *Arctodiaptomion* when the water becomes more concentrated.



Figura 14. Laguna de las Heras (Segovia). Representativa de aguas temporales, de turbidez variable y mineralizada pero no salada. Pertenece a un grupo de lagunas dnico en la península por su riqueza en sodio (alcalinidades muy elevadas). Fondos con praderas muy tupidas de *Chara canescens*. Comunidad de *Arctodiaptomion*. Laguna de las Heras (Segovia). Representative of temporal waters, having variable turbidity and mineral content but not saline. This lagoon belongs to a group of lagoons unique in the Peninsula for its high sodium concentration (high alkalinity). Deeper areas with thickly grown fields of *Chara canescens*. *Arctodiaptomion* community.



Figura 15. Costra de sal en la laguna de Carravalseca. Representa al grupo de lagunas con aguas saladas, temporales y/o semipermanentes de turbidez variable. En ella se desarrolla el *Arctodiaptometum salini*. *Salt crust in the lagoon of Carravalseca. Represents the group of saline lagoons, which are temporal and/or semipermanent, of varying turbidity. Arctodiaptometum salini grows here.*



Figura 16. Laguna Salada de Chiprana. Es el único exponente ibérico de aguas saladas permanentes y claras (a veces turbias por plancton). La comunidad está representada por *Artemia*, sólo presente en esta laguna y en salinas artificiales. *Laguna Salada de Chiprana. This is the only Iberian example of a permanent, clear (though sometimes turbid due to plankton) saltwater lagoon. The community is represented by Artemia, found only in this lagoon and in artificial brines.*