

EL BENTOS PROFUNDO Y LITORAL DE UNA CADENA DE TRES EMBALSES ESPAÑOLES DEL RÍO GUADIANA (SW ESPAÑA)

N. Prat¹, F. Sanz² y E. Martínez-Ansemil³

1. Departament d'Ecologia, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona. Avda. Diagonal, 645, 08028 Barcelona. España.
2. Avda. Madrid. 171, 6.º 3.ª. Barcelona. España.
3. Departamento de Biología Animal y Biología Vegetal, Universidad A Coruña. España.

Palabras clave: bentos, embalses, Oligochaeta, Chironomidae, España.

ABSTRACT

BENTHIC FAUNA OF A SERIES OF THREE SPANISH RESERVOIRS ON THE GUADIANA RIVER (SO SPAIN)

The benthic fauna of a series of three reservoirs in the Guadiana River (SO Spain) was studied from October 1976 to December 1977. Bimonthly samples were taken at 18 stations, both in the littoral and the profundal zone, and the most striking physicochemical parameters were measured close to the sediment.

Water level fluctuates until 21 m. during the study period, from a minimum in October 1976 to a maximum in May 1977, with a drop of 5 m. in the 1977 summer. These fluctuations vary from one reservoir to another with maximum changes in the upstream one (Cijara) and minimum ones in the downstream one (Orellana). Thermocline was present in the reservoirs from March to October, close to 10 m. depth (fig. 2). The water was alkaline with pH close to 8 and a high calcium content (fig. 3). Oxygen content close to the bottom was highly variable between sampling points. In some of them the oxygen was lower than 4 mg/l all year round while in others it was always high (fig. 4). This is closely related to the mean depth of the sampling points during the sampled period.

23 species of Oligochaeta and 23 chironomid taxa were identified from 109 samples (see tables 1, 2, 3). Littoral stations (those with a mean depth less than 10 m. during this period) had higher species richness and macroinvertebrate density in all months, although with a great variability from one sampling point to another (see figs. 7, 8). This fact is related with the better oxygen conditions of the littoral versus the profundal stations. The highest densities were recorded in those littoral stations with a high oxygen content and greater stability of water column (Orellana, station 03C: fig. 4 and table 3). In the profundal, the dominant Oligochaeta and Chironomidae from more tolerant to more severe oxygen conditions would be: *Limnodrilus hoffmeisteri* + *Procladius*, *L. clapparedianus* + *Procladius* + *Chironomus*, and finally *Potamothenis heuscheri*. Although the reservoirs were, at this time, mesotrophic or slightly eutrophic, the benthic fauna is typically that of the eutrophic lakes. This should be due to the presence during a long period of the thermocline which creates, in the profundal zone, a long period of anoxia compared to the conditions present in central and nord european lakes of the same trophic degree.

INTRODUCCIÓN

El estudio del bentos de los embalses ha sido poco atractivo para los investigadores españoles. Desde los primeros trabajos de uno de los autores (PRAT, 1978, 1980 a, b; PRAT & DAROCA, 1983)

o el trabajo que anteriormente publicamos (MARTÍNEZ-ANSEMIL & PKAT, 1984) poco se ha escrito al respecto. Este estudio se enmarca dentro de una línea que trata de dar a conocer las comunidades que viven en los fangos profundos de nuestros lagos y embalses, aspecto que está recibiendo algo más de atención actualmente (RIERADEVALL & PKAT, 1989 y 1991; REAL & PRAT, 1991; ARMEN-GOL *et al.*, en prensa).

El objetivo del trabajo es conocer la composición y variación en el espacio y en el tiempo de las comunidades bentónicas de tres embalses españoles que están encadenados en el río Guadiana (Cíjara, García de Sola y Orellana). Por otra parte, la medida de diferentes parámetros químicos cerca del sedimento, permite relacionar la estructura de la comunidad con las distintas combinaciones de aquellos parámetros.

MATERIAL Y MÉTODOS

Una descripción detallada de los embalses muestreados y su localización puede encontrarse en los trabajos de ARMENGOL (1982, 1984), en donde se describen, entre otros parámetros, los cambios del nivel del agua a lo largo del período

de muestreo y en años precedentes. Algunos datos sobre la distribución del plancton de los tres embalses pueden encontrarse en MAKGALEF (1983).

Las muestras de bentos se tomaron en 18 estaciones repartidas por los tres embalses (fig. 1), en los que se procuró recoger la variabilidad espacial dividida en dos componentes, la longitudinal (eje presa-cola) y la vertical (profundidades). La variación temporal se describe mediante muestras tomadas bimensualmente, con un número máximo de muestras por punto de muestreo de 8. Para cada estación se usa un código que consta de una letra identificativa del embalse (O, Orellana; G, García de Sola; C, Cíjara), el número de la localidad dentro del embalse (1, 2..) y su situación en el eje del embalse (C, en el centro; L, en una zona lateral ó L1 y L2 cuando se muestreó en dos estaciones laterales).

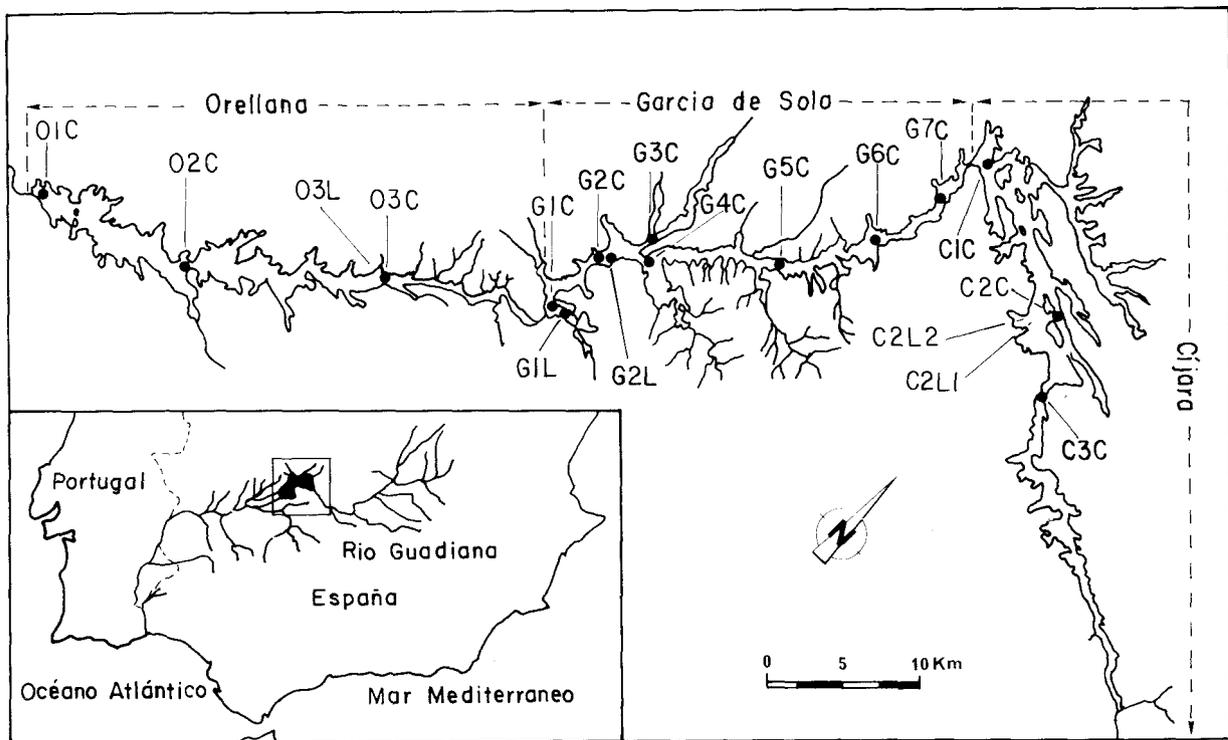


Figura 1.- Estaciones de muestreo en los tres embalses estudiados. O = Orellana, G = García de Sola, C = Cíjara. Después del número de la estación se indica si la muestra estaba situada en el centro (C) o la parte lateral del embalse (L), en algunos casos en una zona lateral se tomaron dos muestras (L1 y L2).

Sampling station in the three studied reservoirs. O = Orellana, G = García de Sola, C = Cíjara. After the sampling station number, a code letter indicates the situation of the station in the center (C) or in a lateral bay (L). Sometimes two stations were defined in a bay (L1 and L2).

Las muestras fueron tomadas con una draga Van Veen de 400 cm² igual a la descrita en trabajos anteriores (PRAT, 1980 a). Sólo se tomó una draga en cada punto de muestreo. El fango obtenido se filtró «in situ» con una red de 250 µm y el material retenido se fijó en formol hasta su separación bajo lupa binocular. Siempre que fué posible se separó toda la muestra, pero en los casos en que los restos retenidos eran muy abundantes sólo se separaba una alícuota. El estudio se ha limitado a las larvas de los quironómidos y a los oligoquetos, que eran las formas dominantes en las muestras. Las muestras para análisis físico-químicos fueron obtenidas con una botella Van Dorn

que se situaba en la zona más cercana del fondo que se podía. A partir del agua recogida se hacían los análisis siguiendo la metodología indicada en MARGALEF *et al.* (1976) que en general es similar a la que figura en «Standard methods».

RESULTADOS

Características de las aguas cercanas al sedimento

Los embalses se sitúan en una zona de clima atlántico con inviernos fríos y veranos cálidos. Sin

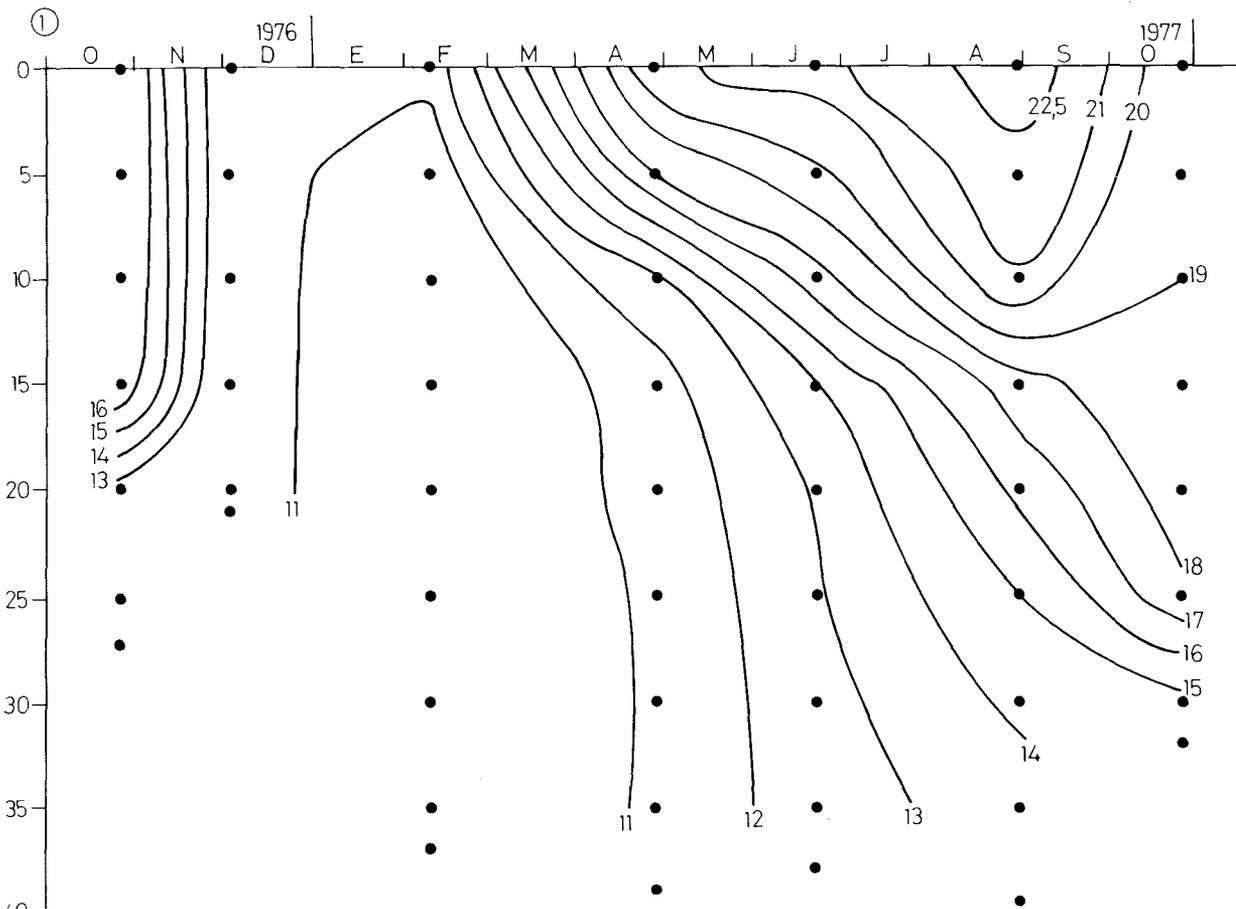


Figura 2.- Isoplelas de temperatura del embalse de García de Sola (estación G1C) desde octubre de 1976 a octubre de 1977. En el eje vertical la profundidad es en metros. Los círculos indican donde se tomó la muestra de agua. El último de ellos a 1 m del fondo. Temperature isopleths for García de Sola reservoir in station G1C from October 1976 to October 1977. In the vertical axis depth is in m. The black circles indicate the depth at which water samples were taken, the last one was situated at 1 m of the bottom.

embargo, la temperatura del agua no desciende más allá de los 10 °C. En verano y en algunos puntos puede llegarse a temperaturas superiores a los 25 °C y, en todo caso, siempre superiores a los 22 °C en los tres embalses. En la figura 2 se presentan los perfiles de temperaturas registradas en la localidad más próxima a la presa del embalse García de Sola (estación GIC). En ella puede apreciarse una época de mezcla relativamente corta (de octubre-noviembre a febrero-marzo), tras la cual se desarrolla una termoclina, que a finales

del verano se sitúa entre los 10 y los 15 metros: el hipolimnion queda, pues, aislado del epilimnion a lo largo de casi 8 meses. En las estaciones más profundas la temperatura del agua del fondo oscila entre 10 y 15 °C. Por ello, las condiciones de temperatura se pueden considerar favorables para el crecimiento de los macroinvertebrados, especialmente si se comparan las propias de lagos centroeuropeos, donde existe un período largo de relativa inactividad de los organismos. ARMENGOL (1984) detecta en los mismos embalses cambios

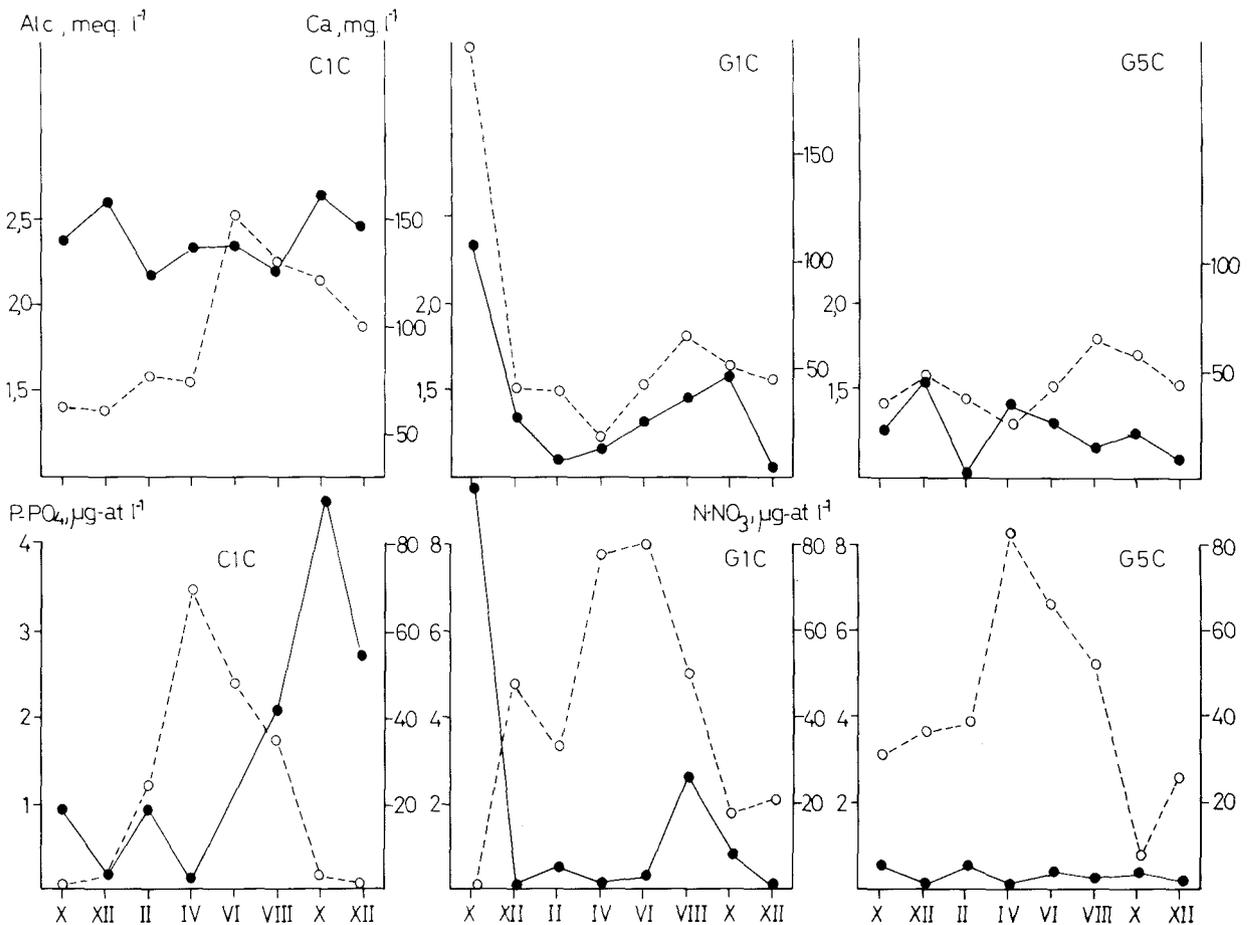


Figura 3.- Cambios anuales cerca del sedimento de algunos parámetros físico-químicos de interés para el bentos en 3 estaciones. C1C, G1C, G5C (de izquierda a derecha). En la parte superior se muestran alcalinidad y calcio y en la inferior fósforo y nitrógeno. Compárese estos cambios con los de oxígeno en la figura 4.

Annual physico-chemical changes in the water close to the sediments in three sampling points (C1C, G1C and G5C, from left to right). In the upper part alkalinity and calcium content in the lower part phosphorous and nitrogen. Compare these changes with those of oxygen in fig. 4).

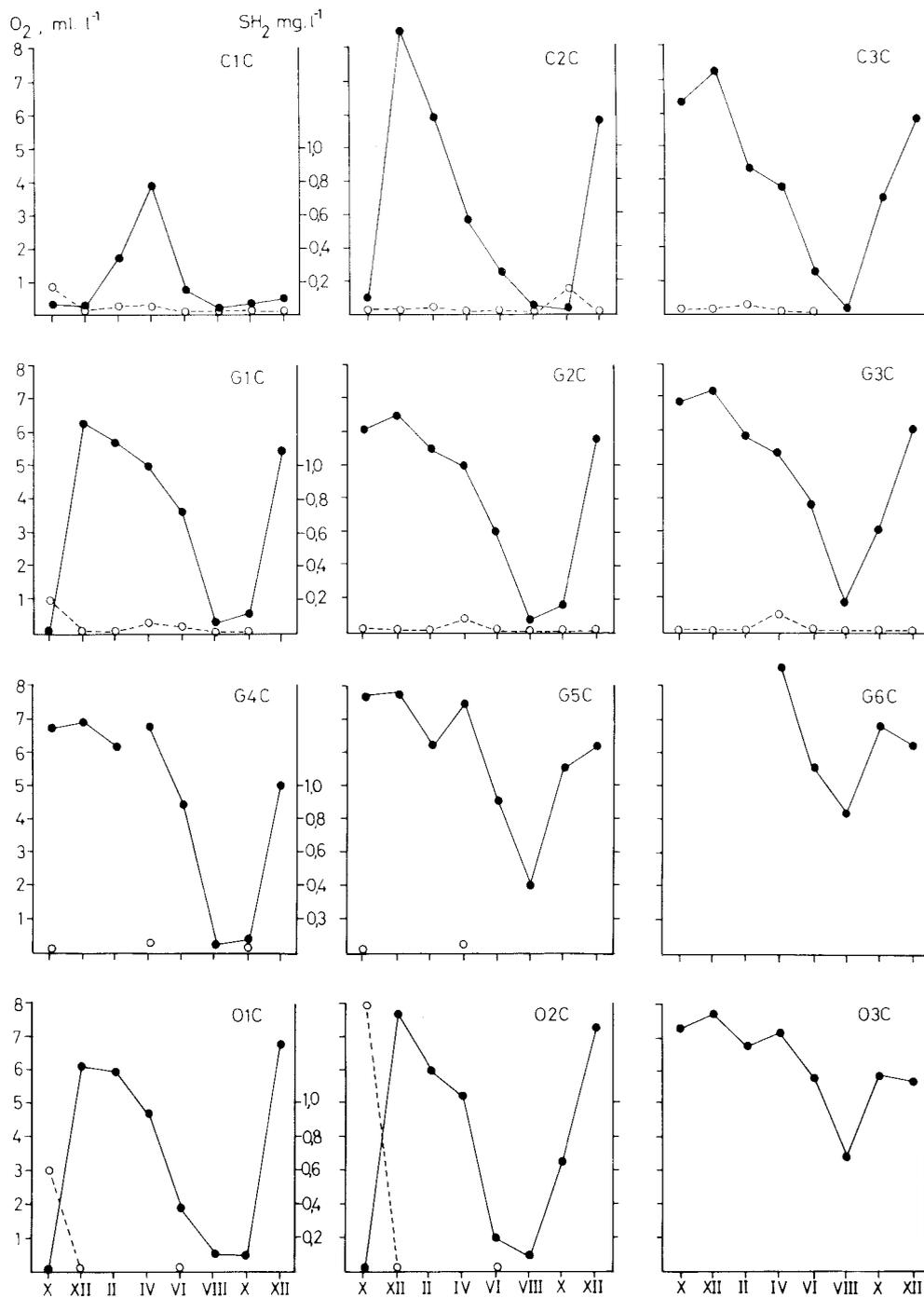


Figura 4.- Cambios de las concentraciones de oxígeno cerca del sedimento en las estaciones situadas en el centro del río. Se indica también la concentración de sulfhídrico cuando se detectó.
 Changes in oxygen water content close to the bottom in the sampling stations of reservoir mean axis. The concentration of sulfhidric acid is indicated when detected.

importantes en la fauna zooplanctónica asociados a los cambios estacionales de temperatura, lo cual interpreta como una sucesión de comunidades.

Las aguas de los tres embalses son alcalinas con un contenido relativamente elevado en bicarbonatos (alcalinidad alrededor de 1,5 meq/l, pH cercano a 8) y en calcio (más de 40 mg/l). Las diferencias entre los tres embalses son pequeñas, aunque el del centro (García de Sola) tiene en su cola alcalinidades y contenidos en calcio ligeramente más bajos por la entrada de aguas menos mineralizadas procedentes de su cuenca. Existe una variación importante de la mineralización en el tiempo, presentándose en verano aguas relativamente más mineralizadas. ARMENGOL (*loc. cit.*) comenta la importancia de la mineralización y su variación temporal en las comunidades de crustáceos. Este

autor destaca que la mayor mineralización del verano coincide con una mayor eutrofia, con lo que el cambio de especies que aparece asociado al cambio de mineralización podría ser sólo un efecto del tipo de análisis estadístico empleado en el tratamiento de datos. En lo que respecta al bentos, no creemos que la mineralización sea un factor determinante, aunque en algunos casos existen diferencias notables en las aguas cercanas al sedimento entre épocas de muestreo, debidas a la anoxia que hace aumentar la alcalinidad y contenido en calcio de forma importante (más de 200 mg/l de calcio) (ver fig. 3).

Uno de los factores más importantes para comprender la estructura y dinámica de las comunidades de organismos bentónicos es la variación de la concentración de oxígeno cerca del sedimento

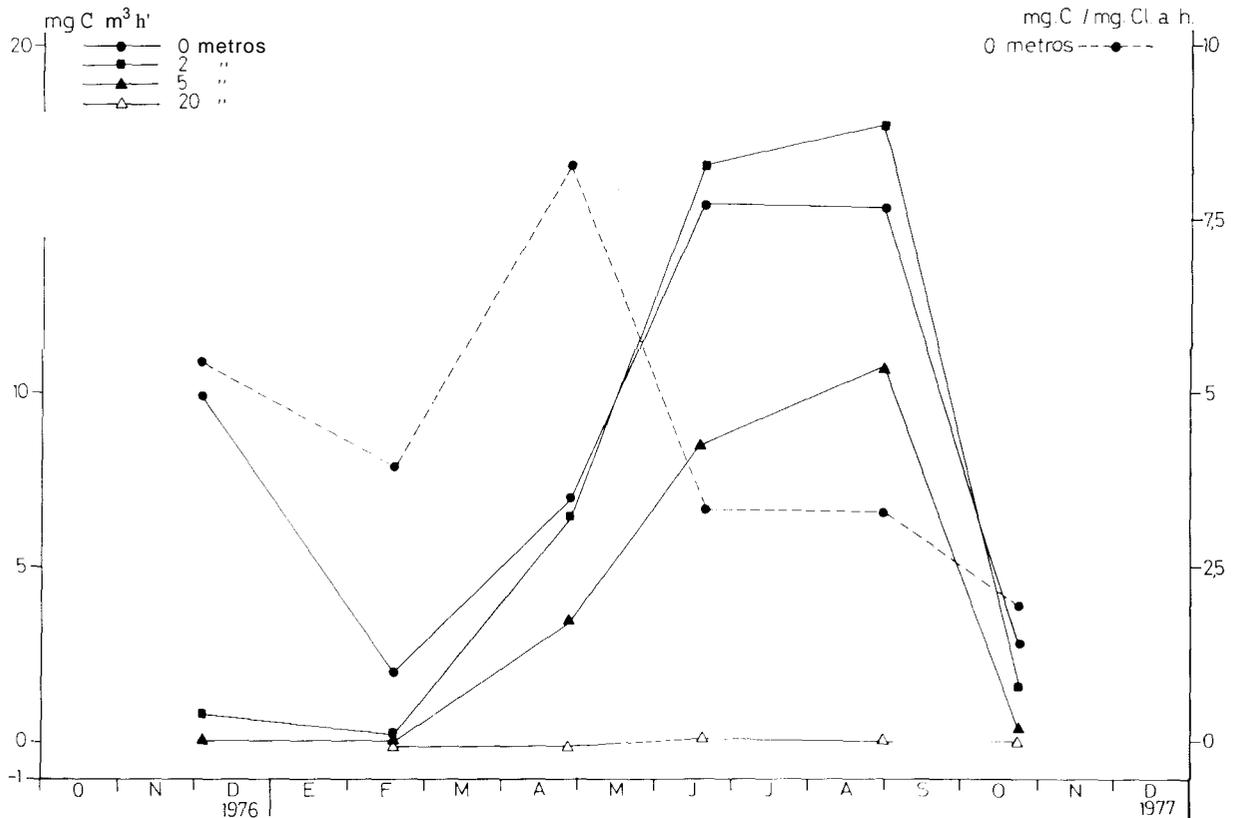


Figura 5.- Producción primaria en la estación GIC del embalse García de Sola a lo largo del período de muestreo y a diferentes profundidades.

Primary production changes at different depths in station GIC along the studied period.

y la presencia o no de sulfhídrico como ya fue señalado por BRUNDIN (1958). En la fig. 4 se puede observar la variación de la cantidad de oxígeno cerca del sedimento de las diferentes estaciones situadas en el eje central del río y la presencia de sulfhídrico en algunas de ellas. En todas estas estaciones se da un descenso apreciable del oxígeno durante los meses de verano, que se llega a agotar en muchas. Este descenso puede ser palpable ya en abril y en una estación la cantidad de oxígeno no superó en ninguna campaña de muestreo los 4 mg/l (CIC). La duración del período de anoxia en cada estación (fig. 4) está muy relacionada con la profundidad y parece ser el factor clave para determinar la complejidad de las comunidades bentónicas estudiadas, como sugieren otros estudios realizados recientemente en otros lagos y

embalses españoles (RIERADEVALL & PRAT, 1991; REAL & PRAT, 1991). La tipología de lagos basada en el bentos (BRUNDIN, 1958) utiliza la duración e intensidad de la anoxia para explicar las diferentes comunidades, por más que para los lagos nórdicos estudiados recientemente parece mostrarse como más importante el nivel trófico del lago que el contenido en oxígeno del hipolimnion (SAETHER, 1980; KANSANEN *et al.*, 1984).

Por su contenido en nutrientes, los tres embalses pueden considerarse mesotróficos o algo eutróficos (alrededor de 0,5 $\mu\text{mol/l}$ de fósforo y 50 $\mu\text{mol/l}$ de nitratos), aunque cerca del fondo las concentraciones pueden ser muy elevadas en relación con los períodos prolongados de anoxia (fig. 3). La producción primaria, estudiada en la estación G1G, es más elevada en verano, con máxi-

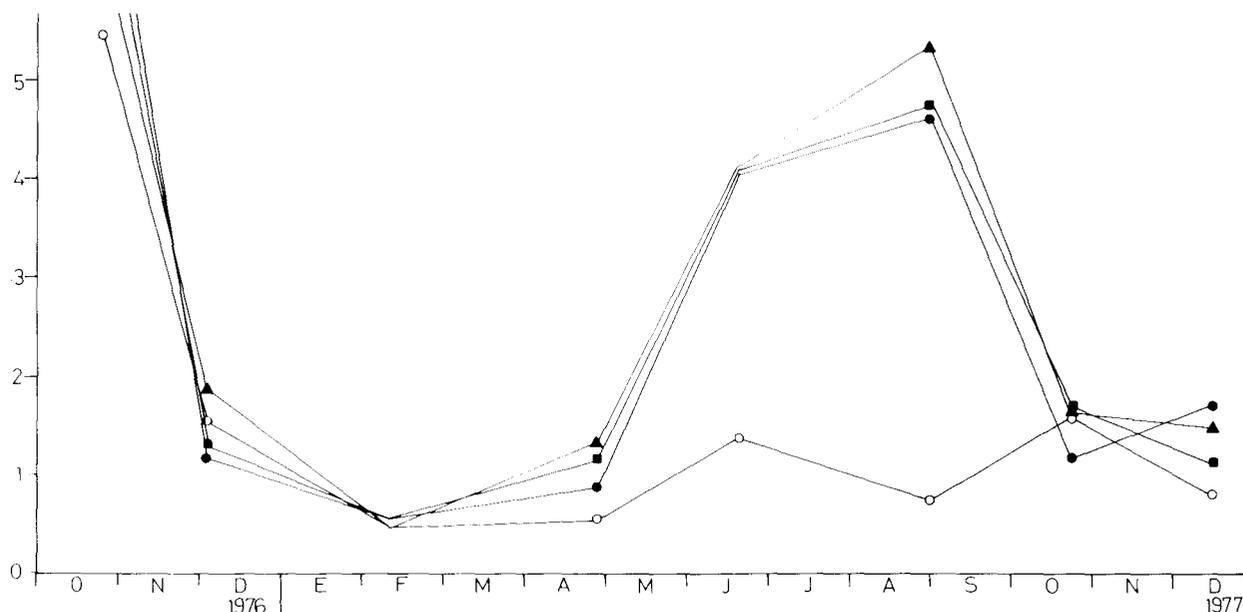


Figura 6.- Concentración de clorofila a diferentes profundidades (símbolos como en la fig. 5 excepto para 20 m que aquí es un círculo vacío) en la estación G1C del embalse García de Sola a lo largo del año.
Chlorophyll concentrations at different depths in station G1C along the studied period. Symbols as in fig. 5 except for 20 m. which is represented by an open circle.

Tabla 1.- Fauna bentónica del embalse de Cijara (1976-77). En cada columna se indica el número total de organismos recolectados en cada estación para cada taxón y en la parte inferior se resumen algunas características globales de cada estación: número total de taxones encontrados, número de individuos total, densidad media por muestra (ind/m²) y cociente entre el número de quironómidos respecto al de oligoquetos (ratio Q/O). Se indican también el número de muestras estudiadas, la profundidad media a la que fueron tomadas, las profundidades mínima y máxima de muestreo, y si la estación pertenece a la zona profunda (P) o litoral (L) de acuerdo con los criterios establecidos en el texto. Para las estaciones situadas en el eje principal del embalse (C) se indica el número de veces en que se encontraron valores de oxígeno disuelto cerca del sedimento inferiores a 1 o 4 mg/l. En las dos últimas columnas se da el número total de individuos recolectados de cada taxón en el embalse y la frecuencia relativa total de su presencia.

Benthic fauna of Cijara reservoir (1976-77). For each sampling point, the total number of individuals of each taxon is indicated. In the lower part a summary of station characteristics is given: total number of taxons identified, number of individuals, the mean density (ind/m²) and the ratio between the number of chironomids and oligochaetes (ratio Q/O). We indicated also the number of samples taken in each station, the mean depth, the minimum and maximum depth sampled, and if the sample is considered as representative of the profundal (P) or littoral (L) zone according with the criteria established in the text. Finally, and only for sampling points situated in the mean axis of the reservoir (C samples), the number of samples with O₂ less than 1 and 4 mg/l is noted. In the last two columns, the total number of individuals collected for each taxon and the relative frequency of each taxon in the reservoir is given.

Especies	Puntos de muestreo					Total	Frecuencia (%)
	C1C	C2C	C2L1	C2L2	C3C		
<i>N. communis</i>	0	0	0	1	0	1	4
<i>D. digitata</i>	0	18	4	0	49	71	27
<i>Pr. menoni</i>	0	0	0	1	0	1	4
<i>L. claparedeianus</i>	28	92	7	0	12	139	58
<i>L. hoffmeisteri</i>	0	0	2	0	0	2	8
<i>Limnodrilus i.</i>	12	293	381	9	129	824	77
<i>T. tubifex</i>	3	1	0	0	1	5	12
<i>P. bavaricus</i>	0	0	20	0	0	20	8
<i>P. heuscheri</i>	0	13	31	0	23	67	58
<i>Tubific. s.c.i.</i>	3	59	100	1	47	210	77
<i>E. buchholzi</i>	0	0	0	2	1	3	8
<i>R. appendiculata</i>	0	0	0	2	0	2	4
<i>Procladius</i>	2	18	55	10	81	166	46
<i>Tanytus</i>	0	0	7	0	44	51	12
<i>Bryophaenocladius</i>	0	0	0	4	0	4	4
<i>Psectrocladius</i>	0	0	0	1	0	1	4
<i>Ch. gr. plumosus</i>	0	4	162	0	20	186	46
<i>Ch. gr. thummi</i>	0	0	0	7	0	7	4
<i>Stictochironomus</i>	0	0	0	3	1	4	8
<i>Microchironomus</i>	0	0	59	0	0	59	12
<i>Cryptochironomus</i>	0	0	13	2	0	15	15
<i>Microtendipes</i>	0	0	0	3	1	4	8
<i>Cladotanytarsus</i>	0	0	1	0	4	5	8
<i>Micropectra</i>	0	0	0	9	0	9	8
<i>Paratanytarsus</i>	0	0	0	3	0	3	4
<i>Ceratopogonidae</i>	0	4	5	1	12	22	19
N.º de Taxones	3	7	12	16	12	24	
N.º individuos	48	502	847	59	425	1881	
D. media/muestra	10	63	212	30	61		
Relación Q/O	0,04	0,05	0,54	2,63	0,58	0,40	
N.º muestras/est.	5	8	4	2	7	26	
Prof. media (m.)	43	30	16,6	7,5	23,5	24	
Prof. mín.-máx. (m.)	32-55	18-45	8-30	5-10	17-35	5-55	
Litoral (L)/Prof. (P)	P	P	L	L	P		
N.º mucst. O ₂ <1mg/l	6	3	—	—	1		
N.º mucst. O ₂ <4mg/l	8	5	—	—	4		

mos en julio y agosto y valores inferiores en primavera y otoño (fig. 5). Son estas épocas también las que presentan una mayor concentración de pigmentos en superficie, es decir, los momentos finales de la estratificación estival. En 1976, antes de las lluvias otoñales, con poca agua en el embalse, fueron registrados unos máximos importantes de contenido en pigmentos (fig. 6), que no se repitieron en 1977, cuando el embalse estaba más lleno. En cualquier caso existe siempre una cantidad notable de materiales orgánicos que sedimentan hacia el fondo y cuya oxidación es la causante de los bajos niveles de oxígeno que se presentan cerca del sedimento, especialmente en las estaciones más profundas. Aunque los embalses no sean excesivamente eutróficos, el prolongado período de estratificación y el desarrollo del fitoplancton llevan asociado un efecto claro de disminución del oxígeno cerca del fondo que influye negativamente sobre la fauna bentónica como veremos más adelante.

Análisis global de la estructura de las comunidades

Los taxones encontrados en los tres embalses figuran en las tablas 1, 2 y 3, donde se indica para cada punto de muestreo las especies presentes, el número total de individuos recolectado, la densidad media por muestra y el cociente entre quironómidos y oligoquetos. Asimismo, se da el rango de profundidades en las que se tomaron las muestras y la profundidad media que resulta para cada estación, se señalan los meses con déficit de oxígeno según los datos de la fig. 4 y, finalmente, se indica si se trata de estaciones típicas de la zona profunda (P) o de la zona litoral (L).

Para clasificar las estaciones en profundas o litorales, las hemos dividido en dos bloques, uno que consideramos representativo de la zona litoral (profundidad media cercana o inferior a 10 m, aunque la profundidad máxima muestreada puede haber sido mayor) y otro característico de la zona profunda (profundidad media superior a 10 m y que en ningún caso se ha muestreado a menos de 10 m de la superficie del agua). Cuando nos refiramos a la zona litoral o profunda hablaremos en este sentido aunque ello no tenga que ver de forma estricta con lo que por zona litoral

o profunda se puede entender en un lago. Se ha tomado el valor de 10 m, por ser la profundidad a la que se localiza la termoclina.

Globalmente en la zona (en las 109 muestras tomadas a lo largo del muestreo) se han determinado 55 taxones, 24 de los cuales se han encontrado en Cíjara, 32 en García de Sola y 37 en Orellana. A pesar de que en Orellana se tomaron menos muestras que en García de Sola, en conjunto se han encontrado más especies en aquel por ser el último de la serie de los tres embalses, donde el nivel del agua fluctúa menos.

La mayor densidad puntual en una muestra ha sido de 520 ind. (13.000 ind/m^2), en el punto C2L1, y las densidades promedio mayores se dieron en el punto O3C, donde se han encontrado además la mayor riqueza específica. Obsérvese que estos dos puntos son de los que llamamos de la zona litoral (tablas 1 y 3) con profundidades medias inferiores a 10 m. Son éstos también los puntos en los que globalmente se encontraron un mayor número de especies.

En un mismo embalse la heterogeneidad de la composición de la comunidad es muy importante. Esto se observa mejor en el embalse de García de Sola con 7 estaciones muestreadas en el eje principal del río (fig. 1, tabla 2). De nuevo la mayor riqueza específica se da en una estación litoral (G2L) situada en una bahía donde incluso se detectaron macrófitos. Es en estas estaciones donde se da la mayor presencia de especies raras por la combinación de estabilidad (no se secan) y presencia de oxígeno todo el año, que aunque no se midió directamente en las estaciones laterales se puede extrapolar por los valores recogidos en la zona central del embalse. Obsérvese también que en el caso de García de Sola, las estaciones G6C y G7C, a pesar de poderse considerar como litorales, presentan una riqueza específica escasa que las asemeja a las más profundas. La razón debe buscarse en que estas estaciones estuvieron secas hasta abril de 1977 (véase el número de muestras tomadas) por lo que estaban en un proceso de recolonización.

Composición y estructura de las comunidades de oligoquetos

Con 10 especies encontradas en el embalse de Cíjara, 17 en el de García de Sola y 14 en el de

Tabla 2.- Fauna bentónica del embalse de García de Sola (1976-77). Leyenda como la de la tabla 1
 Benthic fauna of García de Sola reservoirs (1976-77). Legend as in table 1.

Especies	Puntos de muestreo									Frecuencia	
	G1C	G1L	G2C	G2L	G3C	G4C	G5C	G6C	G7C	Total	(%)
<i>N. barbata</i>	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	2
<i>N. communis</i>	0	0	0	5	0	0	0	0	0	5	2
<i>N. pardalis</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	2
<i>N. variabilis</i>	0	0	0	18	0	0	0	0	0	18	3
<i>D. digitata</i>	0	3	8	76	17	1	10	1	4	120	26
<i>O. serpentina</i>	0	0	0	6	0	0	0	0	0	6	2
<i>Pr. menoni</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2	2
<i>L. claparedeianus</i>	35	37	74	2	57	46	12	2	18	283	59
<i>L. hoffmeisteri</i>	0	2	1	11	5	2	122	14	11	168	36
<i>Limnodrilus i.</i>	396	297	305	62	223	686	592	233	267	3061	97
<i>T. tubifex</i>	40	59	22	1	32	8	7	0	1	170	52
<i>P. buvaricus</i>	0	0	1	0	0	1	1	0	0	3	5
<i>P. heuscheri</i>	0	7	20	0	0	21	60	2	0	110	28
<i>S. ferox</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2
<i>A. pigueti</i>	0	4	0	0	0	0	2	1	2	9	10
<i>Tubific. s.c.t.</i>	134	355	93	11	103	193	143	77	6	1115	90
<i>E. buchholzi</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	6	2
<i>Fridericiu sp.</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	2
<i>Enchitraeidae r.</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2
<i>Procladius</i>	10	31	11	7	35	10	45	59	2	210	57
<i>Cricotopus</i>	2	0	0	22	0	0	0	0	0	24	3
<i>Psectrocladius</i>	0	1	0	9	0	0	0	0	0	10	3
<i>Ch. gr. plumosus</i>	28	64	19	0	45	50	34	6	0	246	50
<i>Stictochironomus</i>	1	5	1	1	0	1	0	0	2	11	10
<i>Cryptochironomus</i>	0	0	1	3	3	1	0	2	1	11	16
<i>Microtendipes</i>	0	0	1	132	0	0	0	0	0	133	5
<i>Polypedilum gr. laetum</i>	0	0	2	0	0	0	0	0	0	2	3
<i>Polypedilum gr. nubec.</i>	1	0	0	1	0	1	0	1	0	4	7
<i>Cladopelma</i>	0	0	0	12	4	1	1	0	0	18	7
<i>Cladotanytarsus</i>	0	0	0	17	1	0	0	0	1	19	9
<i>Micropsectra</i>	0	0	0	29	0	0	0	0	0	29	2
<i>Paratanytarsus</i>	0	0	0	4	0	0	0	0	0	4	2
<i>Tanytarsus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	2
<i>Chaoborus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	2
N.º taxones	7	11	11	24	9	12	12	11	9	32	
N.º individuos	647	866	558	442	525	1022	1031	400	315	5806	
D. mediamuestra	81	124	70	74	75	128	147	100	105		
Ratio Q/O	0,07	0,13	0,06	1,16	0,20	0,07	0,09	0,20	0,02	0,14	
N.º muestras/cst.	8	7	8	6	7	8	7	4	3	58	
Prof. media (m.)	33,8	26	30,1	7,3	20,1	27,5	14,5	10,2	10,2	20	
Prof. mín.-máx. (m.)	23-45	12-40	20-40	2-20	11-33	13-37	2-22	8-13	7-13	2-45	
Litoral (L)/Prof. (P)	P	P	P	L	P	P	L	L	L		
N.º muest. O2<1mg/l	3	—	1	—	2	2	0	0	1		
N.º muest. O2<4mg/l	4	—	3	—	3	2	1	0	1		

Tabla 3.- Fauna bentónica del embalse de Orellana (1976-77). Leyenda como la de la tabla 1
 Benthic fauna of Orellana reservoir (1976-77). Legend as in table 1.

Especies	Puntos de muestreo				Total	Frecuencia (%)
	O1C	O2C	O3C	O3L		
<i>N. pardalis</i>	0	0	3	0	3	4
<i>D. digitata</i>	8	5	2	0	15	20
<i>U. uncinata</i>	1	2	0	0	3	8
<i>L. claparedeianus</i>	0	15	1	0	16	16
<i>L. hoffmeisteri</i>	0	1	34	7	42	24
<i>L. udekemianus</i>	4	3	0	0	7	12
<i>Limnodrilus i.</i>	98	182	425	23	728	68
<i>T. tubifex</i>	4	9	0	0	13	24
<i>P. bavaricus</i>	2	0	1	0	3	12
<i>P. hammoniensis</i>	0	5	0	0	5	8
<i>P. heuscheri</i>	27	22	6	1	56	68
<i>Ps. barbatus</i>	0	19	8	0	27	24
<i>S. ferox</i>	0	0	38	0	38	12
<i>A. pigueti</i>	0	13	0	0	13	4
<i>Tubific, s.c.i.</i>	269	273	45	3	590	88
<i>Tubific, s.s.c.i.</i>	0	0	22	0	22	8
<i>Procladius</i>	0	122	832	75	1029	48
<i>Ablabesmyia</i>	0	0	2	0	2	4
<i>Cricotopus</i>	4	0	0	38	42	8
<i>Ch. gr. plumosus</i>	9	15	110	1	135	60
<i>Ch. gr. thummi</i>	4	2	0	0	6	12
<i>Stichtochironomus</i>	3	16	8	0	27	28
<i>Cryptochironomus</i>	0	2	16	7	25	28
<i>Glyptotendipes</i>	0	0	2	0	2	4
<i>Limnochironomus</i>	0	0	1	0	1	4
<i>Microtendipes</i>	1	0	4	28	33	20
<i>Polypedilum gr. nubec</i>	1	12	31	11	55	24
<i>Paracladopelma</i>	0	0	0	1	1	4
<i>Pentapetilum</i>	0	0	0	1	1	4
<i>Cladopelma</i>	0	4	6	0	10	12
<i>Cladotanytarsus</i>	0	0	0	34	34	8
<i>Paratanytarsus</i>	0	0	0	142	142	8
<i>Tanytarsus</i>	0	0	1	5	6	12
<i>Ceratopogonidae</i>	0	2	15	0	17	28
<i>Pisidium</i>	0	0	46	0	46	8
<i>Ephemera</i>	0	0	3	0	3	12
<i>Micronecta</i>	0	0	2	3	5	20
<i>Agraylea</i>	0	0	2	0	2	4
<i>Cyrnus</i>	0	0	5	0	5	4
N.º taxones	13	18	26	14	37	
N.º individuos	435	724	1671	380	3210	
D. media/muestra	62	91	239	127		
Ratio Q/O	0,05	0,32	1,73	10,09	0,97	
N.º muestras/est.	7	8	7	3	25	
Prof. media (m.)	39,3	31,3	11,5	3,8	21,4	
Prof. mín.-máx. (m.)	30-47	20-40	4-15	2-6	2-47	
Litoral (L)/Prof. (P)	P	P	L	L		
N.º mue. O2<1mg/l	4	3	0	—		
N.º mue. O2<4mg/l	4	4	1	—		

Orellana, el número total de especies de oligoquetos capturadas se eleva a 23. De ellas, 11 fueron encontradas exclusivamente en la zona litoral —los naídidos *Nais barbata* Müller, *Nais communis* Pignet, *Nais pardalis* Pignet, *Nais variabilis* Pignet, *Ophidonais serpentina* (Müller) y *Pristinella menoni* (Aiyer), los tubificidos *Spirosperma ferox* Eisen y Tubificidae g. sp. y los enquitréidos *Buchholzia appendiculata* (Buchholz), *Fridericia* sp. y Enchytraeidae g. sp. y 3 en la zona profunda —el naídido *Uncinaiis uncinata* (Orsted) y los tubificidos *Limnodrilus udekemianus* Claparède y *Potamothrix hammoniensis* (Michaelsen)—. Todas estas especies estaban representadas por un escaso número de efectivos y ninguna de ellas formaba parte del grupo de especies dominantes en las estaciones donde estaban presentes. Con presencia en ambas zonas fueron hallados el naídido *Dero digitata* (Müller), los tubificidos *Limnodrilus claparedeianus* Ratzel, *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparède, *Tubifex tubifex* (Müller), *Potamothrix bavaricus* (Oschmann), *Potamothrix heuscheri* (Bretscher), *Psammoryctides barbatus* (Grube) y *Aulodrilus pigueti* Kowalewski y el enquitréido *Enchytraeus buchholzi* Vejdovsky.

Las mayores densidades de población se alcanzan en las estaciones de la zona litoral permanentemente o casi permanentemente sumergidas, con valores medios máximos de 136 individuos/muestra en C2L1 y G5C y una densidad puntual máxima de 339 individuos (8.475 ind/m²), registrada en C2L1. La mayor riqueza específica corresponde también generalmente a las estaciones de la zona litoral (13 especies recolectadas en G2L).

Las estaciones en las que se desarrollan las comunidades más pobres son aquellas en las que se presentan unas características ambientales más críticas, ya sea por estar sometidas a un período muy prolongado de anoxia (CIC) o de sequía (C2L2, O3L).

Las especies que presentaron una mayor frecuencia (presentes en un mayor número de muestras) son: *Limnodrilus claparedeianus* (49 %), *Potamothrix heuscheri* (44 %), *Tubifex tubifex* (36 %), *Limnodrilus hoffmeisteri* (27 %) y *Dero digitata* (25 %). *L. claparedeianus* y *P. heuscheri* son las especies más frecuentes en el embalse de Cíjara (F = 58 %), *L. claparedeianus* y *T. tubifex* en el embalse de García de Sola (F = 59 % y 52 % respectivamente) y *P. heuscheri* en el em-

balse de Orellana (F = 68 %). Hemos de señalar que ante la imposibilidad de determinar estas tres especies de tubificidos al estado inmaduro, las frecuencias aquí reseñadas se hallan sin duda infravaloradas. Así, representantes del género *Limnodrilus* en estado inmaduro (*L. claparedeianus* y *L. hoffmeisteri*) se hallaban presentes en el 85 % de las muestras, mientras que tubificidos con sedas capilares inmaduros (buena parte de ellos correspondientes a *T. tubifex* o a *P. heuscheri*) se hallaban en el 86 %.

Las especies más frecuentes son también las que presentan una mayor abundancia. En torno al 44 % del total de Oligoquetos capturados (cálculos efectuados por estimación, teniendo en cuenta los individuos inmaduros) pertenecen a la especie *L. claparedeianus*, el 21 % pertenecen a *L. hoffmeisteri*, el 15 % a *P. heuscheri* y el 12 % a *T. tubifex*.

L. claparedeianus domina claramente en la zona profunda de los dos primeros embalses (Cíjara y García de Sola) y *P. heuscheri* es la especie dominante en la zona profunda del embalse de Orellana, en codominancia con la primera en la estación O2C.

L. hoffmeisteri presenta un comportamiento totalmente opuesto al manifestado por su congener *L. claparedeianus*, puesto que ejerce una clara dominancia en la zona litoral y, por el contrario, presenta un número de efectivos relativamente escaso en las estaciones de la zona profunda.

Aparte de las tres especies mencionadas, merece ser destacado el elevado porcentaje de efectivos alcanzado por *T. tubifex* en las estaciones más profundas del embalse de García de Sola y la dominancia ejercida por *D. digitata* en una de las estaciones de la zona litoral, junto con una importante presencia en la zona profunda, incluso en las estaciones de mayor profundidad.

Tal y como acabamos de ver, existen importantes diferencias a nivel de la composición y de la estructura de las comunidades de oligoquetos presentes en las zonas litoral y profunda, separadas éstas en atención a la profundidad media y al nivel de fluctuación de las aguas. Pero la presencia y la abundancia de las distintas poblaciones en las diversas estaciones de muestreo no responde tan sólo a estos criterios, sino que además, parece guardar una estrecha relación con el perfil de oxi-

genación de las aguas y su contenido en sulfídrico, como consecuencia directa del nivel de eutrofización y de las condiciones térmicas. Así, en el análisis de la distribución de las poblaciones de oligoquetos a lo largo de las estaciones situadas en el eje presa-cola, de las que disponemos de datos relativos a las aguas próximas al sedimento (figs. 3 y 4), se constatan una serie de resultados que apuntan en este sentido:

La dominancia ejercida por *L. claparedeianus* en la mayoría de dichas estaciones se ve reemplazada por la que ejercen *L. hoffmeisteri* en las estaciones G5C, G6C y O3C y *P. heuscheri* en O1C y O2C (en esta última estación aparecen como especies codominantes). En las tres estaciones en las que domina *L. hoffmeisteri*, el porcentaje de efectivos de esta especie rebasa el 65 % del total de los oligoquetos presentes, mientras que la abundancia relativa de *L. claparedeianus* se sitúa por debajo del 10 %. Son precisamente estas tres estaciones las que presentaron unos mayores niveles de oxigenación a lo largo de todo el período de muestreo. Por el contrario, las dos estaciones en las que domina *P. heuscheri* son aquellas en las que fueron registrados los mayores contenidos en sulfídrico y en ellas tiene lugar un déficit de oxígeno muy acusado durante largos períodos, habiéndose registrado incluso situaciones de anoxia total.

Aunque con densidades de población bajas, la desigual distribución de algunas de las especies de oligoquetos poco frecuentes puede ser explicada en estos mismos términos y contribuir de esta forma a la caracterización del medio. En este sentido, cabe destacar el hecho de que la presencia de *Spirosperma ferox* solo haya sido constatada en las dos estaciones que presentan las mejores condiciones de oxigenación y en las que en ningún momento ha sido detectada la presencia de sulfídrico (G6C y O3C); conviene reseñar asimismo que *Potamothrix hammoniensis* fué capturada exclusivamente en una de las estaciones más críticas en cuanto al contenido en oxígeno de sus aguas y en la que ha sido registrado el mayor contenido en sulfídrico (O2C); por último, señalamos que la presencia de *Limnodrilus udekemianus* tan sólo ha sido detectada en las muestras tomadas en las estaciones O1C y O2C, cuyas condiciones ambientales críticas ya hemos indicado con anterioridad.

Composición y estructura de las comunidades de Quironómidos

En el conjunto de los tres embalses estudiados hemos determinado un total de 23 taxones de quironómidos, 13 de los cuales fueron capturados en el embalse de Cíjara, 14 en el de García de Sola y 17 en el de Orellana. 12 de estos taxones (*Ablabesmyia*, *Tanypus*, *Bryophuenocladus*, *Psectrocladius*, *Microchironomus*, *Glyptotendipes*, *Limnochironomus*, *Paracladopelma*, *Pentapedilum*, *Micropsectra*, *Paratanytarsus* y *Tanytarsus*) fueron encontrados exclusivamente en la zona litoral. En la zona profunda, la representatividad de los quironómidos es, en general, muy pobre; el único taxón que ha sido capturado solamente en esta zona (*Polypedilum* gr. *luetum*) era escaso y tan sólo *Procladius* y *Chironomus* gr. *plumosus* llegaron a desarrollar en ella importantes poblaciones, como ocurre en muchos otros embalses (KRYZANEK, 1986).

Con una clara diferencia sobre el resto de las localidades, los puntos O3C y O3L, situados en la cola del embalse de Orellana, fueron los que registraron las mayores densidades de quironómidos (145 y 114 ind/muestra respectivamente). La mayor densidad puntual obtenida en una muestra corresponde asimismo al punto O3C, con un total de 301 individuos (7.525 ind/m²). La mayor riqueza específica fué registrada también en estaciones de la zona litoral (O3C, O3L y G2L), en las que han sido determinados 11 taxones distintos. Con tan sólo 2 individuos de *Procladius* capturados en el conjunto de las 5 muestras tomadas, la estación C1C constituye la localidad de muestreo más adversa para el desarrollo de las comunidades de quironómidos.

Los quironómidos más frecuentes, tanto en el total de muestras efectuadas como en cada uno de los tres embalses por separado, son *Procladius* y *Chironomus* gr. *plumosus*. Sus respectivas frecuencias fueron del 52 % y 51 % en el conjunto de las 109 muestras estudiadas, del 46 % y 46 % en el embalse de Cíjara, del 57 % y 50 % en el de García de Sola y del 48 % y 60 % en el de Orellana. Ningún otro taxón alcanzó frecuencias globales superiores al 20 %, aunque este porcentaje fué rebasado por *Stictochironomus* y *Cryptochironomus* en el embalse de Orellana, ambos con una frecuencia del 28 %.

Las especies más frecuentes son también las que desarrollan poblaciones más densas. Así, *Procladius* comprende alrededor del 49 % de los quironómidos recolectados y *Chironomus* gr. *plumosus* en torno al 20 %. Ambos taxones abundan tanto en la zona profunda como en la zona litoral, pero mientras que en la primera desempeñan siempre el papel de especies dominantes, en la última comparten o incluso ceden su dominancia en favor de otros taxones (*Microtendipes*, *Paratanytarsus*, (*ladotanytarsus*, *Cricotopus*, *Microchironomus*, *Microprosectra*).

Del análisis de la distribución de las poblaciones de quironómidos en el eje presa-cola, se deducen, en determinados casos, importantes relaciones entre ésta y los principales parámetros determinados en las aguas próximas al sedimento. Así, las estaciones situadas en las proximidades de las presas de los tres embalses, en las que las condiciones de oxigenación son críticas durante largos períodos (presa de Cíjara de manera más acusada), albergan una fauna muy pobre en quironómidos, con un número máximo de efectivos que se sitúa en torno o por debajo de los 5 ind/muestra. Contrariamente, las mayores densidades de población y el mayor número de especies se registran en las localidades que mantienen un nivel de oxigenación aceptable a lo largo del año (11 especies y 145 ind/muestra fueron recolectados en la cola del embalse de Orellana). Esto prueba que el oxígeno es el factor clave en la determinación de las comunidades de quironómidos como ya habíamos apuntado anteriormente (PKAT 1978, 1980 a).

Las poblaciones de *Procladius* y/o *Chironomus* gr. *plumosus* dominan claramente en todas las estaciones de muestreo. En las situaciones más críticas el mayor porcentaje de individuos corresponde generalmente a *Chironomus* gr. *plumosus*, mientras la mayor dominancia de *Procladius* suele ocurrir en las estaciones con una calidad de agua más aceptable.

Cambios temporales

El número relativamente escaso de campañas de muestreo realizadas y la falta de réplicas nos han llevado a presentar los datos en forma resumida para cada estación y no de forma individual (tablas 1, 2, 3). A pesar de ello, un análisis por-

menorizado de nuestros datos por estación y campaña nos ha permitido deducir que no parece haber un factor temporal claro en la estructura de las comunidades que pueblan los tres embalses estudiados. Así, no se manifiestan diferencias importantes en la presencia o ausencia de las principales especies en las muestras tomadas a lo largo del tiempo y las especies más frecuentes y abundantes fueron encontradas en todas las épocas. Otro buen indicio de esta falta de variabilidad temporal es que los tubificidos más frecuentes y abundantes fueron hallados en estado de madurez sexual a lo largo de todo el período de muestreo.

La agrupación de las muestras en litorales (estaciones que se han muestreado en alguna ocasión a menos de 10 m) y profundas (estaciones muestreadas siempre a más de 10 m) permite entrever algunas regularidades en la dinámica de las comunidades a nivel global. Así, el número medio de especies para cada campaña es siempre superior en las muestras del litoral (fig. 7), con una amplia variabilidad según las estaciones de muestreo o la época del año (entre 2 y 17 taxones). Para el caso de la zona profunda el máximo número de especies tiene una clara componente estacional, localizado en los meses de abril y junio, justo después de establecerse la termoclina y antes de que el oxígeno adquiera valores críticos en el fondo (fig. 4);

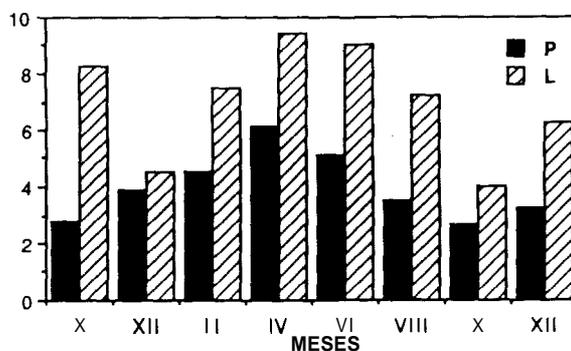


Figura 7.- Cambio en el número medio de taxones a lo largo del tiempo (quironómidos más oligoquetos) encontrados para las estaciones litorales (L) o profundas (P) agrupadas según los criterios expresados en el texto.
Changes along the studied period of the mean number of taxons found in all samples from littoral (L) and profundal (P) zones, which were established according to the criteria expressed in the text.

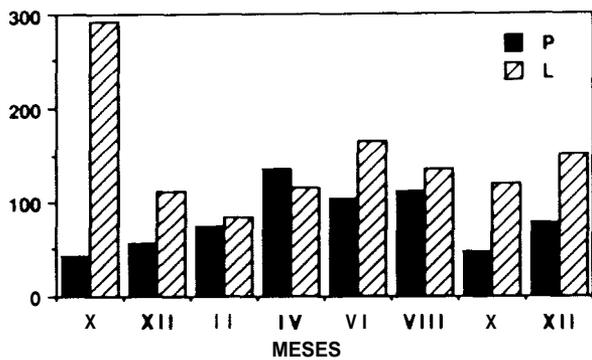


Figura 8.- Número medio de individuos por draga de las muestras profundas (P) o litorales (L) en los diferentes meses de muestreo.

Mean number of individuals per grab from profundal (P) or littoral (L) samples during the different sampling months.

la variación entre muestras a lo largo de todo el año es mucho menor (entre 0 y 8 taxones, excluyendo un valor de 12).

El número máximo de organismos en promedio para todas las muestras profundas tomadas en una época determinada se localiza en el mes de abril y los valores inferiores en los meses de invierno. En la zona litoral las densidades son, en promedio, superiores en casi todas las épocas del año a las de la zona profunda excepto en abril, cuando la densidad en la zona profunda es máxima (fig. 8).

La estructura y dinámica de las comunidades profundas parece pues, ligada a un cambio temporal importante aunque en cada punto de muestreo la situación puede ser ligeramente diferente, lo que podría ser debido al método de muestreo.

DISCUSIÓN

El régimen de funcionamiento de los embalses estudiados, con fluctuaciones de nivel muy acusadas, sobre todo en los dos primeros (Cíjara y García de Sola), crea una inestabilidad manifiesta en sus márgenes, haciendo imposible la ya clásica diferenciación en las zonas litoral, sublitoral y profunda, características de muchos ecosistemas lacustres. Las diferencias faunísticas ligadas al desarrollo de macrófitos en las márgenes se ven aquí

reemplazadas por el tiempo de permanencia en seco de las estaciones en su papel de factor determinante de la desigual distribución batimétrica del bentos. La combinación de este factor con la profundidad a la que se sitúa la termoclina nos han servido de elementos para definir dos conjuntos de estaciones, que hemos convenido en denominar estaciones de la zona litoral (C2L1, C2L2, G2L, G5C, G6C, G7C, 03C y 03L) y estaciones de la zona profunda (C1C, C2C, C3C, G1C, G1L, G2C, G3C, G4C, O1C y O2C). Como hemos visto a lo largo del texto, estas zonas así definidas reflejan, de hecho, importantes diferencias en cuanto a la composición y estructura de las principales comunidades bentónicas (oligoquetos y quironómidos). La relación Q/O, aún cuando por lo general alcanza valores más elevados en la zona litoral, puede llegar a presentar valores en principio inesperadamente bajos en ésta. Los elevados niveles de eutrofización, que diezman más particularmente las comunidades de quironómidos se han señalado como causantes de este bajo cociente (WIEDERHOLM, 1980). En nuestro caso creemos que se debe más a la fluctuación e inestabilidad del medio que a la eutrofización, similar en los tres embalses. En las estaciones 03C y 03L, las más estables en su nivel y litorales, son aquellas en las que fueron registrados los más altos valores de Q/O.

Aún cuando por el contenido en nutrientes los tres embalses estudiados podrían ser incluidos dentro de la categoría de medios mesotróficos o ligeramente eutróficos, en la que se encuadran numerosos lagos europeos, las temperaturas relativamente elevadas que llegan a alcanzar sus aguas, como consecuencia directa del clima de la zona donde se hallan ubicados, provocan condiciones de desoxigenación muy acentuadas, que en algunos casos llegan a traducirse en situaciones de anoxia prolongada y crean un ambiente reductor con la consiguiente aparición de sulfhídrico. Bajo tales circunstancias, las comunidades bentónicas que se desarrollan en los embalses de Cíjara, García de Sola y Orellana son las que habitualmente se encuentran en los medios leníticos considerados como eutróficos: clara dominancia de taxones tales como los Oligoquetos *Limnodrilus claparedeiunus*, *L. hoffmeisteri* y *Potamothrrix heuscheri* (ver p. ej. MILBRINK, 1980, 1983; LANG, 1984; BAZZANTI & LAFONT, 1985; UZUNOV *et al.*, 1988) y los

quironómidos *Chironornus* gr. *plumosus* y *Procladius* (ver p. ej. PAASIVIRTA & SAKKA, 1978; SAETHER, 1980; BAZZANTI & SEMINARA, 1987). En esta misma dirección y siguiendo a WIEDERHOLM (1980) apuntan los bajos valores del ratio Q/O que hemos registrado en la mayoría de las localidades de muestreo y que traducen bien las situaciones de eutrofia (SAETHER, 1980; BAZZANTI & LOKET, 1982).

Las densidades de población pueden considerarse, por lo general, elevadas y comparables también a las encontradas habitualmente en otros ecosistemas leníticos típicamente eutróficos (BERG, 1938; BAZZANTI & LORET, 1982; SLEPUKHINA, 1984...). Sin embargo, cuando la eutrofización alcanza niveles muy elevados, como en las proximidades de la presa del embalse de Cíjara, en donde la concentración de oxígeno del agua se mantiene por debajo de los 0,5 mg/l durante buena parte del año, la presencia de macroinvertebrados es muy escasa y se circunscribe prácticamente a la aparición de unos pocos tubificidos durante el período más favorable, tal y como lo constatan BAZZANTI & LORET (*loc. cit.*) en el lago Nemi (Italia Central).

Del análisis de las comunidades de macroinvertebrados que pueblan el eje presa-cola a lo largo de los tres embalses y su correlación con los principales parámetros analizados en las aguas próximas al sedimento (contenido en oxígeno fundamentalmente), se deducen una serie de rasgos que nos permiten, por un lado, llegar a una caracterización más concreta de las distintas localidades de muestreo, y por otro, abundar en el conocimiento del preferendum ecológico de algunos taxones, todavía poco conocido. La influencia de la profundidad y las fluctuaciones del nivel del agua se hallan en cierta medida superpuestas a las condiciones de oxigenación y no es fácil deslindar el papel que corresponde a unas y otras en la diferenciación de las comunidades. Tampoco poseemos datos de la granulometría del sedimento en las diferentes localidades. En la mayoría de los casos el sedimento era fino, arcilloso o arenoso con poca materia orgánica gruesa. De todas formas, y especialmente en la zona litoral, éste pudiera ser un factor no despreciable en su influencia sobre la composición y densidad de las comunidades.

El grado de eutrofización más acusado fué registrado en el punto C1C. Desde el punto de vista

faunístico, aparte del escaso número de efectivos presentes en este punto, destaca su escasísima riqueza específica, con tan sólo tres especies capturadas: *Lirnodrilus claparedeianus*, *Tubifex tubifex* y *Procladius* sp.

El contenido en sulfídrico relativamente elevado que se presenta en las dos estaciones más próximas a la presa del embalse de Orellana (O1C, O2C), acompañado de situaciones de anoxia total en el período crítico y la escasa concentración de oxígeno existente durante buena parte del año, singularizan en cierta medida estos dos puntos de muestreo con respecto a todos los demás. Así, éstas son las dos únicas localidades en las que *Potamothenrix heuscheri* desempeña el papel de especie dominante; no ha sido hallado ningún *Procladius* en la estación más cercana a la presa y la práctica totalidad de los individuos pertenecientes a este género que han sido recolectados en la estación O2C fueron encontrados en una única muestra. Aunque con escasa representación numérica, fueron hallados exclusivamente en esta zona *Limnodrilus udekernianus* y *P. hamrnoniensis*. Numerosos autores relacionan la presencia y desarrollo de estos taxones con situaciones de elevado nivel de eutrofización (BRINKHURST, 1965; MILBRINK, 1978, 1980, 1983; LANG & LANG-DOBLER, 1980; SAETHER, 1980; LANG, 1984).

Las cuatro estaciones del embalse de García de Sola más próximas a la presa y el punto C2C del embalse de Cíjara presentan comunidades propias de los medios eutróficos. Aunque sólo durante un período de uno a tres meses, el contenido en oxígeno de sus aguas profundas desciende en todas ellas por debajo de 1 mg/l; la situación más crítica se da en los puntos C2C y G1C y la más favorable en el punto G3C, situaciones que se reflejan ligeramente en la estructura de sus comunidades (ver tablas 1 y 2). En estas cinco estaciones *L. claparedeianus* ejerce una dominancia clara sobre el resto de las poblaciones de macroinvertebrados. La escasez de quironómidos es notoria y la dominancia dentro de este grupo corresponde a *Chironornus* gr. *plumosus*, salvo en C2C, donde parece dominar *Procladius*, pero las densidades de población en este punto son muy bajas y los resultados poco significativos.

Las estaciones del eje central del río cerca de la cola y que no se secaron (G5C, G6C y O3C) son las que mantuvieron un nivel de oxigenación de

sus aguas más elevado durante el período crítico, con concentraciones siempre o casi siempre superiores a los 4 mg/l (mínimo puntual de 2,1 mg/l, registrado en G5C). Las poblaciones de *L. hoffmeisteri*, meramente accidentales en el resto de las localidades, con la única excepción de la estación G7C, ejercen aquí una clara dominancia sobre el conjunto de las comunidades de oligoquetos; G6C y 03C constituyen los dos únicos puntos de muestreo donde hemos detectado la presencia de *S. ferrox*; aunque algunos autores consideran a esta última especie como un representante característico de los medios eutróficos (LANG, 1978; LANG & LANG-DOBLER, 1979, 1980), la mayoría (ver MILBRINK, 1980; UZUNOV *et al.*, 1988) coinciden en señalar que se trata de una especie característica de los medios oligotróficos o mesotróficos. En lo que respecta a los quironómidos, *Procladius* domina de forma muy notoria las comunidades de las estaciones 03C y G6C y de manera menos patente en la estación G5C, donde su porcentaje de efectivos apenas rebasa el alcanzado por *Chironomus* gr. *plumosus*. Existe una coincidencia bastante generalizada entre los diversos autores a la hora de considerar a los representantes del género *Procladius* como organismos más sensibles que *Chironomus* gr. *plumosus* a los niveles altos de eutrofización.

El escaso número de muestras tomadas en la estación G7C, no nos permite avanzar resultados significativos de cara a su caracterización a través de las comunidades bentónicas, pero cabe señalar que los escasos datos de que disponemos apuntan hacia una situación algo más crítica que en el caso de las tres estaciones citadas precedentemente, seguramente por el menor tiempo que llevaba con agua.

El comportamiento ecológico de los principales taxones en relación con las características del agua ligadas al contenido en nutrientes, déficit de oxígeno y presencia de sulfídrico se corresponde, en líneas generales, con los abundantes datos de la literatura para numerosos lagos de la región paleártica (SARKKA, 1978; MILBRINK, 1980; LANG & LANG-DOBLER, 1980; LANG & HUTTER, 1981; SAETHER, 1980; BAZZANTI & LORET, 1982; KRYZANEK, 1986). Sin embargo, varios aspectos llaman particularmente la atención y merecen ser comentados a continuación:

— Dentro del género *Potamothenix*, *P. heuscheri* parece ocupar en nuestros embalses la plaza de organismo ampliamente adaptado a situaciones de intensa eutrofización que en el Centro y Norte de Europa desempeña típicamente *P. hammoniensis*. Esto podría explicarse por razones de índole biogeográfica (ver. MILBRINK, 1978; SARKKA, 1978; TIMM, 1980; TIMM & GRIGELIS, 1985), ligadas quizás al hecho de que las temperaturas elevadas podrían ser un obstáculo para el desarrollo de las poblaciones de *P. hammoniensis* (BERG *et al.*, 1962; MILBRINK, 1980; ARKHIPOVA, 1983). Así, junto con la escasa presencia de *P. heuscheri* en la Europa septentrional (MILBRINK, 1980), contrasta la frecuencia de sus capturas en numerosos lagos italianos, en los que puede llegar a convertirse en la especie dominante, como en el lago eutrófico Nemi (BAZZANTI & LAFONT, 1985).

— Tanto *Limnodrilus claparedeianus* como *L. hoffmeisteri* son dos especies conocidas por presentar una clara correlación positiva entre sus densidades de población y el grado de contaminación orgánica. La inmensa mayoría de los autores (KENNEDY, 1965; ASTON, 1973; MILBRINK, 1978, 1980, 1983) coinciden en señalar a *L. hoffmeisteri* como la especie del género mejor adaptada a los mayores niveles de eutrofización. La situación que se presenta en nuestros embalses es claramente inversa, siendo *L. claparedeianus* la especie de oligoquetos que domina en las estaciones más eutróficas de aquellas en las que la dominancia es ejercida por representantes del género *Limnodrilus*. LANG & LANG-DOBLER (1980), tras analizar la distribución de los oligoquetos del lago Génova en relación con el nivel trófico de las distintas localidades de muestreo, incluyen a *L. hoffmeisteri* en la categoría de especies mesotróficas, mientras que sitúan a *L. claparedeianus* entre las formas eutróficas, pero esta última especie se hallaba representada por un escaso número de efectivos. La desigual distribución espacial de las poblaciones de ambas especies en nuestros embalses en relación con los distintos niveles de eutrofia se corresponde, de manera paralela, con diferencias bastante acusadas en cuanto a su distribución batimétrica, siendo *L. hoffmeisteri* la especie dominante en la zona litoral y *L. claparedeianus* la que domina en la zona profunda. Así pues, todo parece indicar que existe una clara competencia entre ambas especies congéneres por la ocupación del medio, en

la que las fluctuaciones del nivel del agua podrían desempeñar un papel preponderante, sin descartar otros factores no estudiados por nosotros como pudiera ser la textura del sedimento.

— *Dero digitata* y *Procladius* tienen una presencia notoria en los tres embalses estudiados, no sólo en la zona litoral sino también en la zona profunda. Tal y como señalan BAZZANTI & SEMINARA (1987) para el embalse de Canterno (Italia Central), en los medios en los que, como en nuestros embalses, tienen lugar fluctuaciones acusadas del nivel del agua, con un marcado descenso en el período cálido, la gran habilidad que presentan estos taxones para la natación les permite colonizar en breve tiempo y desde la zona litoral los sedimentos más profundos durante el período crítico, con lo que se ve ampliamente favorecido su desarrollo en detrimento de las formas sedentarias.

— Reciente información sobre la presencia de *Chironomus* gr. *plumosus* en otros embalses españoles (REAL & PRAT, 1991) y en el lago de Banyoles (RIERADEVALL & PRAT, 1991) indica que este grupo se halla representado en ellos por dos especies, *Ch. nuditarsis* y *Ch. plumosus*. No tenemos datos claros que indiquen su distribución respecto a la profundidad o al oxígeno aunque en el lago de Banyoles *Ch. plumosus* se muestra más tolerante a las bajas tensiones de oxígeno que *Ch. nuditarsis*. Aunque no podemos identificar las larvas si no es a través del estudio citotaxonómico, es probable que estas diferencias existan también en los embalses estudiados.

La estructura y dinámica de las comunidades profundas parece hallarse ligada a un cambio temporal importante. La tendencia a una mayor riqueza y abundancia en primavera en el fondo parece lógica por la relación del ciclo vital de los animales con la temperatura y el aporte de alimento que debe suponer para los organismos bentónicos el aumento de la producción primaria en la zona planctónica, cuando todavía no han sufrido un estrés importante, ya que el oxígeno hasta junio tiene unos niveles tolerables para el bentos. La presencia de las principales especies de tubificidos en estado de madurez sexual a lo largo de todo el año parece ser un fenómeno característico de los medios altamente productivos (BRINKHURST, 1966; KENNEDY, 1966; MILBRINK, 1973).

A la vista de los resultados que hemos comentado, parece claro que las fluctuaciones del nivel

del agua que se producen en nuestros embalses juegan un papel importante en la estructura y la dinámica de sus comunidades bentónicas, sumándose así el desempeñado por los procesos ligados a la eutrofización.

De manera general, el conocimiento de la fauna de macroinvertebrados bentónicos que puebla los embalses es todavía muy escaso. Nuestros resultados, muy similares a los obtenidos por BAZZANTI & SEMINARA (1987), apoyan la idea de que las bruscas y acusadas fluctuaciones del nivel del agua en tales ecosistemas constituyen un importante factor de diferenciación entre sus comunidades y las comunidades lacustres. Junto a la temperatura y el déficit de oxígeno parecen ser los factores clave que determinan la estructura y la dinámica de las comunidades, más que la producción planctónica. Es interesante resaltar de nuevo el papel clave del déficit de oxígeno, que en los lagos y embalses de la zona mediterránea parece tener una influencia más preponderante que la que le atribuyen los autores nórdicos (SAETHER, 1979, 1980; KANSANEN *et al.*, 1984), cuya tipología casa mejor con las concentraciones de clorofila y fósforo. En la zona mediterránea, concentraciones menores de clorofila pueden producir déficits prolongados de oxígeno por la larga duración del período de estratificación. Ello puede conducir a una comunidad de fondo más típica del lago eutrófico que del nivel de oligotrofia o mesotrofia de los embalses o lagos españoles como se ha podido constatar en nuestros estudios sobre el lago de Banyoles (RIERADEVALL & PRAT, 1989 y 1991). Por ello la densidad y riqueza máxima del bentos en los embalses se dan en zonas de profundidad intermedia (y no en el litoral superior) siempre que éstas no se vean expuestas a una desecación temporal o queden por debajo de la termoclina.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos la valiosa colaboración de I. Gosalvo, J. Armengol y otros compañeros por su ayuda durante el muestreo y de Ana M. Domingo por la realización de algunos gráficos. Dedicamos muy especialmente este trabajo a Manuel Crespo, desgraciadamente fallecido, buen compa-

ñero de fatigas durante la época de muestreo y sin cuya colaboración tampoco habría sido posible su realización.

BIBLIOGRAFÍA

- ARKHIPOVA, N.R., 1983. Biology of *Potamothrix hammoniensis* (Mich.) (Tubificidae, Oligochaeta) in water bodies of different types. In: B.E. Kurashvili (ed.), *Aquatic oligochaeta. Proc. Fourth All-Union Symp. Tbilisi*. Metsnierba Pub. House, Tbilisi: 10-16. (Traducido del ruso).
- ARMENGOL, J., 1982. Ecología del zooplancton de los embalses. *Mundo Científico*, 11: 168-178.
- ARMENGOL, J., 1984. Ciclo anual y heterogeneidad espacial en el zooplancton de una cadena de embalses del río Guadiana. *Oecologia aquatica*, 7: 43-72.
- ARMENGOL, J., J. CATALAN, N. GABELLONE, D. JAUME, J. DE MANUEL, E. MARTÍ, J.A. MORGUI, J. NOLLA, J. PENUELAS, M. REAL, J.L. RIERA, S. SABATER, F. SABATER & J. TOJA en prensa. Comparative limnology of the Guadalhorce reservoirs system (Malaga, SE Spain). *Scientia Gerundensis*.
- ASTON, R.J., 1973. Tubificids and water quality: a review. *Environ. Pollut.*, 5: 1-10.
- BAZZANTI, M. & E. LORET, 1982. Macrobenthic community structure in a polluted lake: Lake Nemi (Central Italy). *Boll. Zool.*, 49: 79-91.
- BAZZANTI, M. & M. LAFONT, 1985. Variabilité des soies spermathécales de *Potamothrix heuscheri* (Bretscher) (Oligochaeta, Tubificidae) dans le lac de Nemi et remarques sur la relation entre cette espèce et le degré de trophie des lacs. *Annls. Limnol.*, 21 (2): 107-115.
- BAZZANTI, M. & M. SEMINARA, 1987. Environmental stress in a regulated eutrophic lake indicated by the profundal macrobenthic community. *Boll. Zool.*, 54: 261-266.
- BERG, K., 1938. Studies on the bottom animals of Esrom Lake. *K. Danske Vidensk. Selsk. Skr.*, 9: 1-255.
- BERG, K., P.M. JÓNASSON & K.W. OCKELMANN, 1962. The respiration of some animals from the profundal zone of a lake. *Hydrobiologia*, 19 (1): 1-39.
- BRINKHURST, R.O., 1965. The biology of the Tubificidae with special reference to pollution. *Proc. 3rd Seminar Biological Problems in Water Pollution. Cincinnati*: 57-65.
- BRINKHURST, R.O., 1966. The Tubificidae (Oligochaeta) of polluted waters. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 16: 854-859.
- BRUNDIN, L., 1958. The bottom faunistic lake type system and its application to the Southern hemisphere. Moreover a theory of glacial erosion as a factor of productivity in lakes and oceans. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 13: 288-297.
- KANSANEN, P.H., J. AHO & L. PAASIVIRTA, 1984. Testing the benthic lake type concept based on chironomid associations in some Finnish lakes using multivariate statistical methods. *Ann. Zool. Fennici*, 21: 55-76.
- KENNEDY, C.R., 1965. The distribution and habitat of *Limnodrilus Claparède* (Oligochaeta: Tubificidae). *Oikos*, 16: 26-38.
- KENNEDY, C.R., 1966. The life history of *Limnodrilus hoffmeisteri* Clap. (Oligochaeta: Tubificidae) and its adaptive significance. *Oikos*, 17: 158-168.
- KRYZANEK, E., 1986. Development and structure of the Goczkowice reservoir ecosystem. XIV. Zoobenthos. *Ekol. pol.*, 34 (3): 491-513.
- LANG, C., 1978. Factorial correspondence analysis of oligochaeta communities according to eutrophication level. *Hydrobiologia*, 57: 241-247.
- LANG, C., 1984. Eutrophication of Lakes Léman and Neuchâtel (Switzerland) indicated by oligochaete communities. *Hydrobiologia*, 115: 131-138.
- LANG, C. & B. LANG-DOBLER, 1979. The chemical environment of Tubificid and Lumbriculid worms according to the pollution level of the sediment. *Hydrobiologia*, 65 (3): 273-282.
- LANG, C. & B. LANG-DOBLER, 1980. Structure of tubificid and lumbriculid worm communities, and three indices of trophic based upon these communities, as descriptors of eutrophication level of Lake Geneva (Switzerland). In: R.O. Brinkhurst & D.G. Cook (eds.), *Aquatic oligochaete biology*, 457-470. Plenum Press, New York.
- LANG, C. & P. HUTTER, 1981. Structure, diversity and stability of two oligochaete communities according to sedimentary inputs in Lake Geneva (Switzerland). *Schweiz. Z. Hydrol.*, 43 (2): 265-276.
- MARGALEF, R., 1983. *Limnología*. Omega. 1010 pp.
- MARGALEF, R., D. PLANAS, J. ARMENGOL, A. VIDAL, N. PRAT, A. GUISET, J. TOJA & M. ESTRADA, 1976. *Limnología de los embalses españoles*. Publicaciones Ministerio de Obras Públicas. Madrid. n.º 123: 454 pp.
- MARTÍNEZ-ANSEMIL, E. & N. PRAT, 1984. Oligochaeta from profundal zones of Spanish reservoirs. *Hydrobiologia*, 115: 223-230.
- MILBRINK, G., 1973. Communities of Oligochaeta as Indicators of the Water Quality in Lake Hjälmaren. *Zoon.*, 1: 77-88.
- MILBRINK, G., 1978. Indicator communities of oligochaetes in Scandinavian lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 20: 2406-2411.
- MILBRINK, G., 1980. Oligochaete communities in pollution biology: the european situation with special reference to lakes in Scandinavia. In: R.O. Brinkhurst & D.G. Cook (eds.), *Aquatic oligochaete biology*, Plenum Press, New York: 433-455.
- MILBRINK, G., 1983. An improved environmental index based on the relative abundance of oligochaete species. *Hydrobiologia*, 102: 89-97.
- PAASIVIRTA, L. & J. SÄRKKÄ, 1978. Effects of pulp mill and municipal effluents and humus load on the macro- and meiozoobenthos of some Finnish lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 20: 1779-1788.
- PRAT, N., 1978. Benthic typology of Spanish reservoirs. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 20: 1647-1651.
- PRAT, N., 1980 a. Bentos de los embalses españoles. *Oecologia aquatica*, 4: 3-43.
- PRAT, N., 1980 b. Benthic populations dynamics in artificial samplers in a Spanish reservoir. In: D.A. Murray (ed.), *Chironomidae: Ecology, Systematics and Physiology*, Pergamon Press, Oxford and New York: 239-246.

- PKAL, N. & V. DAROCA, 1983. Eutrophication processes of Spanish reservoirs as revealed by biological records in profundal sediments. *Hydrobiologia*, 103: 153-158.
- REAI, M. & N. PRAT (1901). Changes in the henthos of five Spanish reservoir in the last 15 years. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 24: 1377-1381.
- RIERADEVALL, M. & N. PRAT, 1989. Chironomidae from profundal samples of Banyoles lake (NE-Spain). *Acta Biol. Debr. Oecol. Hung.*, 3: 267-274.
- RIERADEVALL, M. & N. PRAT (1991). Benthic fauna of Banyoles lake (NE Spain). *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 24: 1020-1023.
- SAETHER, O.A., 1979. Chironomid communities as water quality indicators. *Holarct. Ecol.*, 2: 65-74.
- SAETHER, O.A., 1980. The influence of eutrophication on deep lake henthic invertebrate communities. *Prog. Wat. Tech.*, 12: 161-180.
- SAKKKA, J., 1978. New records of profundal Oligochaeta from Finnish lakes, with ecological observations. *Ann. Zool. Fennici*, 15: 235-240.
- SLEPUKHINA, T.D., 1984. Comparison of different methods of water quality evaluation by means of oligochaetes. *Hydrobiologia*, 115: 183-186.
- TIMM, T., 1980. Distribution on aquatic oligochaetes. In: R.O. Brinkhurst & D.G. Cook (eds.), *Aquatic oligochaete biology*, Plenum Press, New York: 55-77.
- TIMM, T. & A. GRIGELIS, 1985. Determination of area and characteristics of Oligochaete *Potamothrix hammoniensis* (mich.). *Acta Hydrobiol. Lituanica*, 5: 30-37 (en ruso).
- UZUNOV, J., V. KOSEL & V. SLADCEK, 1988. Indicator value of Freshwater Oligochaeta. *Acta hydrochim. hydrobiol.*, 16 (2): 173-186.
- WIEDERHOLM, T., 1980. Use of benthos in lake monitoring. *J. Wat. Pollut. Cont. Fed.*, 52: 537-547.