

DEPARTAMENTO DE MICROBIOLOGÍA Y ECOLOGÍA

ECOLOGÍA DE LOS LAGOS SOMEROS EN LA ZONA
MEDITERRÁNEA. IMPORTANCIA DE LOS PRODUCTORES
PRIMARIOS

MARÍA JOSÉ VILLENA ÁLVAREZ

UNIVERSITAT DE VALENCIA
Servei de Publicacions
2007

Aquesta Tesi Doctoral va ser presentada a València el dia 17 de Octubre de 2006 davant un tribunal format per:

- D^a. Marina Aboal Sanjurjo
- D. Jaume Cambra Sánchez
- D. Xavier Quintana Pou
- D^a. Laura Serrano Martín
- D^a. Mariona Hernández Mariné

Va ser dirigida per:

D^a. Susana Gabriela Romo Pérez

©Copyright: Servei de Publicacions
María José Villena Álvarez

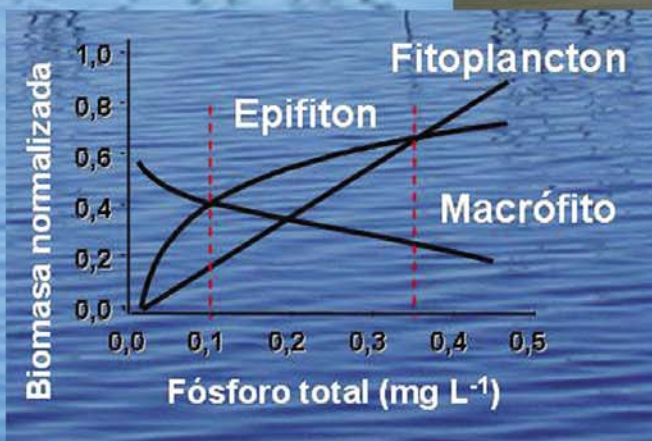
Depòsit legal:

I.S.B.N.:978-84-370-6681-3

Edita: Universitat de València
Servei de Publicacions
C/ Artes Gráficas, 13 bajo
46010 València
Spain
Telèfon: 963864115

Ecología de los lagos someros en la zona mediterránea. Importancia de los productores primarios.

Tesis presentada por
M^a José Villena Álvarez
para optar al título de Doctora en Ciencias Biológicas



Directora de la Tesis:
Dra. Susana G. Romo Pérez

Valencia, 2006



VNIVERSITATIS VALÈNCIAE

Facultat de Ciències Biològiques

Departament de Microbiologia i Ecologia

**“Ecología de los lagos someros en la
zona mediterránea. Importancia de los
productores primarios”**

M^a JOSÉ VILLENA ÁLVAREZ

Valencia, 2006

Tesis presentada por M^a JOSÉ VILLENA ÁLVAREZ para optar al grado de Doctora en Ciencias Biológicas por la *Universitat de València*, con el título: “*Ecología de los lagos someros en la zona mediterránea. Importancia de los productores primarios*”

Fdo: María José Villena Álvarez

Tesis dirigida por la Doctora en Ciencias Biológicas por la *Universitat de València*, SUSANA GABRIELA ROMO PÉREZ

Fdo: Dra. Susana Gabriela Romo Pérez
Profesora Titular de Ecología
Universitat de València

Este trabajo ha sido financiado por el proyecto Europeo Environment Project ENV4-CT97-0420.

A Miguel y Selina.

A mis padres.

Y a toda mi familia

por todos los momentos de ánimo y apoyo incondicional.

AGRADECIMIENTOS

Al igual que la ecología estudia las relaciones entre los seres vivos y su entorno, en los agradecimientos de una Tesis Doctoral el doctorando trata de analizar el entorno en el que ha “vivido inmerso” durante la realización de la misma. Muchas y de diferentes tipos son las interacciones que se establecen durante la elaboración de una Tesis Doctoral como las estrictamente profesionales, de congresos, de cursos, de comidas y cafés, de laboratorio y de campo,...etc. El conjunto de todas estas interacciones me ha dado los ánimos y las fuerzas suficientes para poder finalizar con éxito esta Tesis y por ello quiero dar las gracias a todas las personas que se han visto implicadas de una u otra manera en esta aventura.

La primera persona en la lista de agradecimientos de esta Tesis es sin lugar a dudas mi directora, la Dra. Susana Romo Pérez. Tengo que agradecerle por un lado la confianza depositada en mí para realizar este trabajo, así como la excelente dirección gracias a la cual he conseguido madurar científica y personalmente logrando finalizar, no sin gran esfuerzo, el trabajo de Tesis Doctoral que se presenta aquí. Quiero agradecerte también el haberme contagiado de tu entusiasmo por este mundo tan fascinante, y tan desconocido para mí hasta el inicio de mi Tesis, que es la limnología. También quiero agradecerte la enorme paciencia que has demostrado tener durante todo el tiempo transcurrido, y sobre todo en los momentos de desánimo que parece que todo doctorando atraviesa. Sin tus consejos, apoyo y ánimos constantes muy probablemente esta tesis no hubiera llegado a buen puerto. ¡¡Muchas gracias por todo Susana!!

A los catedráticos del departamento de Microbiología y Ecología, Dra. Rosa Miracle Solé y al Dr. Eduardo Vicente Pedrós, quiero agradecerles su apoyo y colaboración en este trabajo de Tesis Doctoral. A todos los profesores de la unidad docente de Ecología y especialmente a Toni Camacho, Javier Armengol y Paco Mezquita por su apoyo afectivo.

Al Dr. Erik Jeppesen por sus consejos sobre la ecología de los lagos someros y por su hospitalidad y la de su equipo durante mi estancia en el *National Environmental Research Institute* de Silkeborg en Dinamarca. También quiero agradecer a la Dra. Elisabeth Gross sus enseñanzas sobre técnicas de detección de sustancias alelopáticas, así como por la oportunidad que me brindó y la estupenda acogida de todo su equipo durante mi estancia en su laboratorio en el *Limnological Institute, University of Konstanz*, Alemania.

Muy especialmente quiere agradecer a Juan Rueda y a Carmen Ferriol, por tantas horas compartidas agradablemente en el campo y en el laboratorio, así como en algún que otro viaje. A María Sahuquillo con la que he compartido entre otras

muchas cosas las mejores visitas al lago de la Albufera de Valencia. A Ana García a la que deseo suerte para que pueda dedicarse a la investigación como ella quiere. Por supuesto no me quiero olvidar de ninguno de mis compañeros y amigos de los laboratorios de Microscopía y Siberia, con los que he compartido tantas horas y tantas cosas: Antonio, Carlos, Dani, Lidia, Sara, Javi M. y Nieves. Desde aquí os mando ánimos a todos para que logréis finalizar vuestras tesis que ya se que os queda muy poco, ¡ánimo!. También quiero agradecer a muchos compañeros que ya se fueron buscando su destino fuera de los límites de esta universidad como Loles, M^a Loli, Virginia, J.M. Poquet, Elisabeth y Jorge, Ramón, Teresa Bosque, Yolanda y Esther. Por supuesto agradecer a todos los colaboradores que nos ayudaron tanto en el proyecto SWALE como en el ECOFRAME, sin su ayuda esta tesis no hubiera podido salir hacia delante: David (que tanto nos ayudó a Carmen y a mí), Susana Martínez, Tahiche, M. A. Mahiques, Alicia, Iván, Santi, Pepa, Jose Miravet y Raúl.

A la Dra. M^a José Carmona y a Eduardo Moisés por atenderme tan amigablemente y resolverme muchas dudas sobre el papeleo de presentación de esta tesis.

A Juan Miguel Benavent y a Boro, quiero agradecerles el apoyo que nos prestaron en la recogida de muestras de peces en la Albufera de Valencia. Así como también quiero agradecer a todos los de la Oficina Técnica de la Devesa de la Albufera y en especial a los guardas del Parque José y Pepe por los estupendos paseos en barca mientras recogíamos las muestras. Quiero agradecer también al Ayuntamiento de Valencia y a la *Conselleria de Medi Ambient* (Actualmente de *Territori i Habitatge*) los permisos otorgados para la realización de los proyectos presentados en este trabajo, así como por facilitarnos los datos físico-químicos del lago de la Albufera de Valencia.

Y por último pero no menos importante quiero agradecer a toda mi familia y a todos mis amigos la confianza y el apoyo que siempre me han brindado para que pudiera finalizar con éxito esta Tesis Doctoral.



Equipos europeos del proyecto SWALE



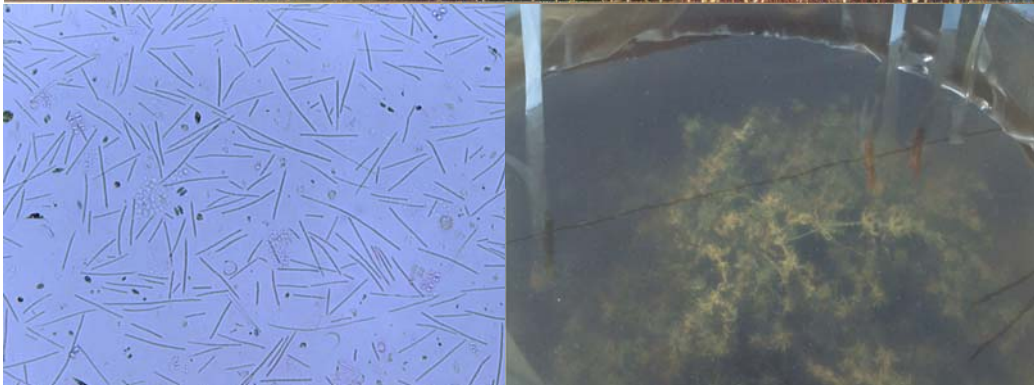
Equipo de Valencia

| ÍNDICE DE CONTENIDOS | PÁGINA |
|---|--------|
| 1. Introducción | 3 |
| 1.1. Teorías sobre la ecología de los lagos someros. | 5 |
| 1.2. Ecología del fitoplancton, epifiton y macrófitos sumergidos en los lagos someros. | 9 |
| 1.3. Cianobacterias en los lagos someros..... | 13 |
| 1.4. Objetivos de la tesis. | 15 |
| 2. Zonas de estudio y metodología general | 17 |
| 2.1. El lago de la Albufera de Valencia. | 19 |
| 2.2. El lago de Xeresa. Diseño experimental de los mesocosmos..... | 29 |
| 3. Temporal changes of cyanobacteria in the largest coastal Spanish Lake | 35 |
| Villena, M. J. & S. Romo | |
| <i>Archiv für Hydrobiologie Supplements – Algological Studies</i> 2003, 109: 593-608. | |
| 4. Phytoplankton changes in a shallow Mediterranean lake (Albufera of Valencia, Spain) after sewage diversion | 53 |
| Villena, M. J. & S. Romo | |
| <i>Hydrobiologia</i> 2003, 506-509: 281-287. | |
| 5. Response of a shallow Mediterranean lake to nutrient diversion: does it follow similar patterns as in northern shallow lakes? | 65 |
| Romo, S., M. J Villena, M. Sahuquillo, J. M. Soria, M. Giménez, T. Alfonso, E. Vicente & M. R. Miracle. | |
| <i>Freshwater Biology</i> 2005, 50: 1706-1717. | |

| | |
|--|-----|
| 6. Phytoplankton strategies and diversity under different nutrient levels and planktivorous fish densities in a shallow Mediterranean lake. | 83 |
| Romo, S. & M. J. Villena | |
| <i>Journal of Plankton Research</i> 2005, 27 (12): 1273-1286. | |
| 7. Epiphyton, phytoplankton and macrophytes ecology in a shallow lake under <i>in situ</i> experimental conditions. | 105 |
| Romo, S., M. J. Villena & A. R. García | |
| <i>Aquatic Botany</i> 2006 (enviado) | |
| 8. Experimental approach to the influence of submerged macrophytes on the phytoplankton ecology of shallow lakes. | 129 |
| Villena M. J. & S. Romo. | |
| <i>International Review of Hydrobiology</i> 2006 (enviado) | |
| 9. Discusión general. | 151 |
| 10. Conclusiones. | 167 |
| Resumen | 173 |
| Abstract | 177 |
| Bibliografía | 179 |
| Lista de publicaciones | 209 |

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN



INTRODUCCIÓN

1.1. Teorías sobre la ecología de los lagos someros.

Los estudios limnológicos, tradicionalmente, se han desarrollado en los lagos profundos. En las dos últimas décadas, sin embargo, existe un creciente interés por el conocimiento de la ecología de los lagos someros y se ha incrementado notablemente el número de trabajos realizados en estos lagos (Scheffer, 1998). Los lagos someros podrían definirse como aquellos lagos cuya profundidad máxima no supera los 3 m y la batimetría de la cubeta les confiere la potencialidad para ser colonizados, en ocasiones en su totalidad, por plantas acuáticas (Moss, 1998). Algunos de los principales factores que controlan el funcionamiento de los lagos someros son la disponibilidad de nutrientes y de luz, la presencia de macrófitos sumergidos y la composición piscícola específica, así como el régimen hidrológico y los cambios en el nivel del agua (Scheffer, 1998).

Durante la segunda mitad del siglo pasado los lagos sufrieron un acelerado proceso de eutrofización debido al incremento de los aportes de nutrientes provenientes principalmente del desarrollo industrial, agrícola y urbano (Moss et al., 1996a, b; Jeppesen et al., 1998a; Osborne, 2005). Los efectos de la eutrofización en los lagos someros provocan, generalmente, la reducción o desaparición de la vegetación sumergida, el aumento de la biomasa algal, la sustitución y dominancia de los peces plantívoros y bentívoros frente a las especies piscívoras, que desarrollan un efecto de cascada en la red trófica, con el resultado de la degradación de la calidad del agua, el descenso de la biodiversidad y un aumento de la turbidez (Moss, 1998).

Como respuesta al incremento de la eutrofización se han llevado a cabo numerosos estudios para la recuperación de la calidad ecológica de los lagos en general y de los lagos someros en particular, los cuales han servido como “laboratorio” perfecto para experimentar con determinadas técnicas de recuperación (Sas, 1989; Moss et al., 1988; Meijer et al., 1989; Perrow et al., 1997; Bachmann et al., 1999; Kairesalo et al., 1999; Jeppesen et al., 2002). La finalidad de estas técnicas y métodos de recuperación es cambiar el estado de los lagos someros hacia una abundancia de vegetación subacuática y transparencia del agua, así como un cambio en la composición biótica de las comunidades en el conjunto de la red trófica (Moss et al., 1996b). La base teórica que describe la ecología de los lagos someros frente a distintos niveles de nutrientes se ha descrito mediante el modelo de biestabilidad o de los estados alternativos en el equilibrio (Scheffer et al., 1993). El modelo postula

que a niveles bajos de concentraciones de nutrientes disueltos en el agua, el crecimiento del fitoplancton se encontraría restringido y limitado por los mismos, con una dominancia de macrófitos sumergidos y perifiton dentro de los productores primarios y condiciones de mayor transparencia dentro de la columna de agua. Por el contrario, a niveles de nutrientes altos la comunidad fitoplanctónica dominaría en el sistema, limitando la disponibilidad de luz para los productores bentónicos y estableciéndose un estado de turbidez. A concentraciones intermedias de nutrientes el modelo predice que los lagos someros pueden presentar cualquiera de estos dos estados posibles, pudiendo darse una alternancia temporal entre ellos. El paso de un estado a otro va a depender de ciertos mecanismos abióticos y bióticos que van a estabilizar o desestabilizar cada uno de estos estados (Scheffer et al., 1993, Scheffer, 1998). El cambio en los lagos someros de condiciones de transparencia con plantas sumergidas, a turbidez y dominancia del fitoplancton, a menudo es inducido por un conjunto de procesos internos y fuerzas externas (Scheffer et al., 2001a). La carga y reciclado de los nutrientes, la climatología e hidrología (por ejemplo, fluctuaciones en el nivel del agua), la sedimentación y resuspensión del seston y del sedimento, son algunos de los factores abióticos que combinados con los factores bióticos como la depredación, la competencia por los recursos entre los productores primarios y la producción de sustancia alelopáticas, han demostrado influir en los cambios de estado en los lagos someros (Perrow et al., 1997; Scheffer, 1998; Jeppesen et al., 1998b, 1999; Van Donk & Van de Bund, 2002; Coops et al., 2003; Romo et al., 2004; Hargeby et al., 2004; González-Sagrario et al., 2005; Beklioglu et al., 2006a).

Hay estudios que sugieren que las concentraciones de fósforo total necesarias para que se produzca un cambio de estado en los lagos someros de la zona templada con restitución de los macrófitos sumergidos, sería entre 0,1-0,05 mg P L⁻¹ (Jeppesen et al., 2003). Su aplicación, sin embargo, en los lagos someros templados de la zona sur, lagos tropicales y subtropicales, necesita ser investigada con más detalle dada la escasez de estudios en estos ecosistemas sobre la respuesta a la oligotrofización y los cambios de estado según el modelo de biestabilidad (Lowe et al., 2001; Scasso et al., 2001; Beklioglu et al., 2003; Romo et al., 2004; Coveney et al., 2005; Beklioglu et al., 2006a). Algunos estudios experimentales indican que las concentraciones de fósforo total deberían ser menores a las propuestas por Jeppesen et al. (2003), para conseguir las mismas respuestas de recuperación en los lagos someros de la zona mediterránea (<0,05 mg P L⁻¹, Romo et al., 2004). Las altas concentraciones de nitrógeno en los lagos someros eutróficos pueden ser una causa adicional de la pérdida de las plantas sumergidas en estos sistemas (Moss, 2001). En un experimento con mesocosmos llevado a cabo en Dinamarca, González-Sagrario et al. (2005) observaron que solo se producía la transición hacia un estado

turbio o con una densidad de plantas muy bajas, si las concentraciones de nutrientes eran una combinación entre valores superiores a 2 mg L⁻¹ de nitrógeno total y 0,13-0,2 mg L⁻¹ de fósforo total.

El control de la carga de nutrientes es un factor crucial en la recuperación de los lagos someros eutrofizados y por ello es considerado el primer paso a ejecutar dentro de un programa de recuperación (Sas, 1989; Moss et al., 1996b; Perrow et al. 1997; Hosper, 1998). El desvío de nutrientes y la reducción de la carga externa e interna dentro del sistema se han utilizado como medidas de recuperación y aplicado mediante diversas técnicas principalmente en países de la zona templada del norte y centro de Europa y Estados Unidos (Van Donk et al., 1994; Moss et al., 1996a, Jeppesen et al., 2002, 2005a). Algunos lagos han respondido rápidamente a la reducción de la entrada de nutrientes. Sin embargo, en numerosos estudios se ha observado un efecto limitado del desvío de la carga de nutrientes, debido a las entradas de fósforo desde el sedimento, donde había quedado almacenado durante el proceso de eutrofización (Golterman, 1977; Sas, 1989; Søndergaard et al., 2001; Golterman et al., 1998). En algunos proyectos de recuperación de humedales, para evitar esta liberación de fósforo desde el sedimento, se han adoptado medidas complementarias como el dragado del sedimento (Quintana & Marí, 2004), aunque el dragado es una medida drástica, cara y con resultados no siempre satisfactorios en los lagos someros (Moss et al., 1996b). La carga interna de nutrientes puede verse también potenciada por su resuspensión desde el sedimento debida al viento y a la bioperturbación (por peces, aves, etc.). La liberación de fósforo en la columna de agua desde el sedimento se incrementa con la temperatura (Søndergaard et al., 2001). Esto puede condicionar la respuesta a la oligotrofización en los lagos someros de zonas cálidas, como por ejemplo, los lagos tropicales, subtropicales y mediterráneos.

La estructura trófica de los lagos puede verse alterada, directa e indirectamente, por el tipo de comunidad ictiológica, especialmente en los lagos someros eutróficos (Persson et al., 1996; Jeppesen et al., 1997; Moss et al., 1996a). Los peces influyen principalmente en el reciclado de nutrientes por medio de la depredación, excreción y bioperturbación de la superficie del sedimento (Persson, 1997). Además, también van a influir en la estructura trófica por el efecto que provocan sobre las poblaciones de sus presas (Vanni, 1986). En el caso de los peces planctívoros la depredación selectiva sobre el macrozooplancton tiene como consecuencia una disminución del control que puede ejercer el zooplancton sobre el fitoplancton (Brooks & Dodson, 1965; Drenner & Hambright, 2002). En base a estas relaciones de cascada trófica por depredación, y a los trabajos pioneros como los de Hrbáček et al. (1961), en los años 1970, se propone el término de *biomanipulación*,

con el que se describe la técnica de intervención para manipular las redes tróficas actuando sobre las poblaciones de peces para conseguir una respuesta de reducción de la biomasa fitoplanctónica (Shapiro et al., 1975). La biomanipulación de las comunidades de peces, aunque con respuestas algo dispares, ha resultado positiva en los lagos someros de la zona templada del norte, cuando la concentración de nutrientes en el lago se redujo a niveles bajos (Meijer, 2000; Jeppesen et al., 2005a). Sin embargo, cuando además las concentraciones de nitrógeno son bajas en estos lagos, la biomanipulación puede funcionar incluso a niveles algo mayores de concentraciones de fósforo (Moss et al., 1994; Jeppesen et al., 1999).

La biomanipulación ha sido utilizada principalmente en lagos de países del norte y centro de Europa como el Reino Unido (Moss et al., 1988), Holanda (Meijer et al., 1999), Dinamarca (Jeppesen et al., 1998b), Finlandia (Kairesalo et al., 1999) o Suecia (Hansson et al., 1998a). La biomasa, estructura y composición tanto del zooplancton como del fitoplancton parece estar regulada en estos lagos por la depredación, por lo tanto predomina un control denominado *top-down*, desde niveles tróficos superiores hacia la base de la red trófica (Carpenter et al., 1985; Vanni & Layne, 1997). En los lagos someros de zonas tropicales, subtropicales y mediterráneas son escasos los lagos en los que se han llevado a cabo actuaciones de biomanipulación (Lazzaro, 1997; Beklioglu et al., 2003; Jeppesen et al., 2005b; Rejas et al., 2005), pero cabe esperar que los efectos del control *top-down* ejercido por los peces sean más débiles que en lagos templados debido a las diferencias en la estructura de las comunidades de peces (Lazzaro et al., 2003; Jeppesen et al., 2005b). Mientras que en los lagos someros del norte de Europa las especies piscívoras dominantes asociadas a baja eutrofia son zooplanctívoras y piscívoras (Meijer et al. 1995; Jeppesen et al., 2002), en los lagos someros mediterráneos, tropicales y subtropicales la abundancia de especies piscívoras es muy reducida frente a la de especies omnívoras, las cuales depredan sobre diferentes niveles de la red trófica, influyendo en el zooplancton pero también en el fitoplancton, perifiton, invertebrados o detritus (Fernando, 1994; Lazzaro, 1997; Lazzaro et al., 2003; Blanco et al., 2003). Además, se han encontrado diferencias en la estructura de tamaños de la comunidad zooplanctónica con tallas más pequeñas de especies e individuos en latitudes más bajas, como consecuencia de la presión de depredación y selección de los peces sobre los tamaños mayores del zooplancton (Gillooly & Dodson, 2000; Brucet et al., 2005; Gyllström et al., 2005), así como debida a la competencia por los recursos dentro del zooplancton (Brucet et al., 2006). Por lo tanto, el control que el macrozooplancton puede ejercer sobre el fitoplancton presumiblemente será más restringido en los lagos someros de zonas más cálidas (Jeppesen et al., 2005a, b; Gyllström et al., 2005).

En el funcionamiento de los lagos someros, además de los nutrientes y de los componentes de la cadena trófica, hay que considerar otros factores importantes, como el régimen hidrológico y las fluctuaciones en el nivel de agua. Los cambios hidrológicos en el nivel del agua dependen en gran medida de las condiciones climáticas de la región, pero también de la actividad humana. La dinámica de los lagos someros y sus redes tróficas se encuentra estrechamente ligada a su hidrología (Blindow, 1992, Gafny & Gasith 1999, Beklioglu et al., 2001; Coops et al., 2003; Van Geest, 2005, Beklioglu et al., 2006b). Se ha visto que fluctuaciones extremas en los niveles de agua pueden provocar cambios entre estados alternativos, independientemente de la carga de nutrientes o de la depredación (Wallsten & Forsgren 1989, Blindow 1992, Beklioglu et al., 2001; Coop et al., 2003). Es más, algunos estudios han sugerido utilizar la manipulación del nivel del agua y los tiempos de residencia hidrológica, como técnica adicional para la recuperación de los lagos someros, basándose en la idea de que un efecto de lavado puede acelerar la reducción de la biomasa fitoplanctónica y de la concentración de nutrientes, y la recuperación de la vegetación sumergida al mejorar las condiciones de luz dentro de la columna de agua (Jagtman et al., 1992; Scheffer, 1998; Köhler et al., 2000).

Las teorías sobre la ecología de los lagos someros se han desarrollado en base principalmente a estudios llevados a cabo en lagos templados de la zona norte. Por tanto, existen ciertas dudas de cómo extrapolar estos conocimientos a los lagos someros mediterráneos, tropicales y subtropicales, habida cuenta de las diferencias observadas (Lazzaro, 1997; Talling & Lemoalle, 1998; Bachmann et al., 1999; Lowe et al., 2001; Scasso et al., 2001; Trobajo et al., 2002; Beklioglu et al., 2003; Romo et al., 2004; Coveney et al., 2005; Romo et al., 2005; Jeppesen et al., 2005a y b; Osborne, 2005; Beklioglu et al., 2006a). Todo ello condiciona la generalización de los modelos y teorías sobre los lagos someros. Resulta necesario pues, de un mayor conocimiento de estos ecosistemas acuáticos y someros, sobre todo en latitudes diferentes, para además poder establecer las bases científicas que apoyen los programas para su recuperación.

1.2. Ecología del fitoplancton, epifiton y macrófitos sumergidos en los lagos someros.

En los lagos someros podemos encontrar como principales productores primarios a los macrófitos, perifiton, metafiton y fitoplancton. Sin embargo, dado la diferente aproximación metodológica, pocos trabajos han realizado estudios conjuntos integrados de todos ellos (ver revisiones de Sand-Jensen & Borum, 1991;

Stevenson et al., 1996; Vadeboncoeur et al., 2002). Las interacciones entre estos productores primarios parece que están influenciadas, entre otras variables, por la morfometría del lago y por las concentraciones de nutrientes en el agua (Sand-Jensen & Borum, 1991, Jeppesen et al., 1998; Vadeboncoeur et al., 2001). Con bajas concentraciones de nutrientes la productividad de los lagos someros estaría dominada por los macrófitos y el perifiton, debido a que presentan mayor capacidad que el fitoplancton para extraer nutrientes del sedimento (Sand-Jensen & Borum, 1991; Moss, 1998). El fitoplancton tiene mayor acceso a la luz, estableciendo una ventaja competitiva por este recurso frente a los productores primarios bentónicos (Sand-Jensen & Borum, 1991). Las algas epifíticas, que crecen sobre los macrófitos sumergidos, pueden utilizar también los nutrientes que se encuentran en la columna de agua (Cattaneo & Kalff, 1980; Sand-Jensen & Borum, 1991). Tal y como se ha descrito, en un estado con presencia de macrófitos sumergidos, la biomasa y la producción primaria se sustentaría principalmente por la flora bentónica y perifítica (Sand-Jensen & Borum, 1991; Vadeboncoeur et al., 2002). Existen diferentes hipótesis para explicar la desaparición de los macrófitos sumergidos y su sustitución por el fitoplancton como principal productor primario del sistema, en un proceso de eutrofización. Según Wetzel & Hough (1973) el crecimiento del fitoplancton limitaría la intensidad luminosa requerida para las plantas sumergidas. Phillips et al. (1978) sugirieron que el crecimiento rápido tanto del fitoplancton como del perifiton provocaría un doble efecto de limitación de luz para las plantas, además de una competencia por los nutrientes.

Tradicionalmente, las comunidades bentónicas y planctónicas se han estudiado separadamente, pero este enfoque introduce una visión muy restringida y errónea en el caso de los lagos someros y para las zonas litorales de los lagos profundos (Hansson, 1996a; Boero et al., 1996; Schweizer, 1997; Ståhl-Delbanco et al., 2003). Boero et al. (1996) proponen como alternativa, una visión de hábitat continuo para estas comunidades, que incluya tanto la columna de agua como el bentos. Los recientes estudios sobre el reclutamiento de las algas desde el sedimento hasta la columna de agua apoyan esta visión holística e interactiva entre las comunidades planctónicas y bentónicas (Hansson et al., 1994; Hansson, 1996b; Ståhl-Delbanco et al., 2003; Verspagen et al., 2005). Algunas especies y principalmente las cianobacterias, pueden formar estados de resistencia que permanecen en el sedimento en diapausa a la espera de condiciones ambientales favorables para desarrollar, en ocasiones, crecimientos masivos posteriores (Reynolds, 1984, 1997; Willén & Mattsson, 1997). Existen diversos estudios en los que se ha descrito un reclutamiento activo y selectivo de las cianobacterias desde el sedimento hacia la columna de agua, con una importante influencia sobre la

dinámica de sus poblaciones planctónicas (Trimbee & Harris, 1984; Barbiero & Welch, 1992; Barbiero & Kann, 1994; Hansson et al., 1994; Head et al., 1999; Ståhl-Delbanco et al., 2003; Verspagen et al., 2005).

Como ya se ha mencionado, el estudio de los lagos someros pone de manifiesto la influencia e importancia que tienen los macrófitos sumergidos como elementos estructuradores en su ecología (Moss, 1990, Jeppesen et al., 1998a; Scheffer, 1998; van Donk, 1998; Drenner & Hambright, 1999). La presencia de plantas acuáticas se relaciona directamente en la mayoría de los lagos someros con un aumento de la transparencia del agua (Scheffer et al., 1993, Jeppesen et al., 1998a; Irfanullay & Moss, 2004). Esta relación puede tener más excepciones para los lagos someros tropicales (Bachmann et al., 1999; Lowe et al., 2001; Mazzeo et al., 2003). Los macrófitos reducen la resuspensión de los nutrientes y de la materia particulada desde el sedimento por lo que directamente influyen sobre la transparencia del agua (Barko & James, 1998). Además, también pueden asimilar una parte importante de los nutrientes disueltos en la columna de agua, así como de los acumulados en el sedimento (Carignan, 1982; Rattray et al., 1991; Weisner et al., 1994; Barko & James, 1998; Kufel & Kufel, 2002). En base a la capacidad de las plantas acuáticas para incorporar los nutrientes del medio, en estudios recientes se han utilizado, con gran éxito, para eliminar nutrientes en humedales artificiales, valorándose como un tratamiento eficaz para la depuración de las aguas residuales (Maine et al., 2005). La presencia tanto de macrófitos sumergidos como emergentes puede influir en la distribución del fósforo en el sedimento (Serrano et al., 2003; Reina et al., 2006). Las plantas también compiten por los nutrientes y por otros recursos, con el fitoplancton y el epifiton (van Donk et al., 1993; Havens et al., 1996b; Søndergaard & Moss, 1998). El efecto de refugio que las plantas proporcionan al zooplancton y a otros organismos frente a la depredación de los depredadores (por ej. los peces planctívoros) en lagos templados (Timms & Moss, 1984; Schriver et al., 1995), parece atenuarse en el caso de los lagos tropicales y subtropicales, ya que los peces más numerosos son de pequeño tamaño y poseen gran movilidad para introducirse dentro de la vegetación (Meerhoff et al., 2003, Jeppesen et al., 2005b). Por otra parte, la producción de sustancias alelopáticas por parte de las plantas acuáticas, puede afectar al crecimiento del fitoplancton y del perifiton (Wium-Andersen et al., 1982; Jasser, 1995; Gross, 2003), así como a otros organismos de los niveles tróficos superiores (Lauridsen & Lodge, 1996; Burks et al., 2000; Mulderij et al., 2003).

En los programas de recuperación de los lagos someros, la recolonización por los macrófitos sumergidos en los mismos, es un paso crucial para recuperar la calidad ecológica y la biodiversidad del sistema (Perrow et al., 1997; Scheffer,

1998). Las carófitas se caracterizan por tener un crecimiento rápido, con gran capacidad de colonización y formación de densas praderas sumergidas (Crawford, 1979; Simons et al., 1994; Beltman & Allegrini, 1997; Meijer et al., 1999; Van den Berg et al., 1998a, b; Fernández-Aláez et al., 2002). Además, en comparación con otros macrófitos, las caráceas tienen un efecto positivo mayor sobre la transparencia del agua (Crawford, 1979; Van den Berg et al., 1998a). La turbidez del agua de muchos lagos someros se ve también afectada en gran medida, por la resuspensión de partículas del sedimento (Bengtsson & Hellstrom, 1992; Blom et al., 1994). Las praderas especialmente de las carófitas, reducen la resuspensión de las partículas del sedimento y estimula la sedimentación del seston (James & Barko, 1990; Petticrew & Kalff, 1992). Estos efectos se suman al de un efectivo control del fitoplancton por parte del zooplancton, que encuentra lugares excelentes de refugio en las masas de carófitas, siendo estas además, buenas competidoras por los nutrientes con el fitoplancton (Van den Berg et al., 1998b). La distribución de este grupo de macroalgas puede llegar a ser extensa en algunos lagos someros y temporales de nuestra península (Sánchez et al., 1999; Fernández-Aláez et al., 2002).

El estudio del papel y ecología del epifiton y los macrófitos en los lagos someros mediterráneos es en general muy limitado, y como anteriormente se ha mencionado, fraccionado y sin una visión integrada que permita entender su ecología. Sin embargo, se ha sugerido que las plantas acuáticas pueden actuar como componentes claves para su funcionamiento y conservación (Beklioglu et al., 2006a).

En el estudio de las comunidades fitoplanctónicas tradicionalmente se ha venido utilizando una aproximación filogenética. Aproximaciones recientes han derivado en sistemas alternativos de clasificación como el propuesto por Reynolds (1997) basado en grupos funcionales. En este sistema de clasificación los grupos son polifilogenéticos y el criterio de agrupamiento se basa en aspectos fisiológicos, morfológicos y ecológicos de las algas (Reynolds et al., 2002). Originalmente el modelo fue desarrollado para lagos templados, aunque algunos estudios evidencian que también puede ser aplicado a los lagos tropicales y subtropicales (Huszar et al., 2000; Kruk et al., 2002), aunque son necesarios más estudios para validar los grupos funcionales en estos ecosistemas (Reynolds et al., 2002). La utilización conjunta de ambos sistemas de clasificación (filogenético y funcional) resulta complementaria e interesante para profundizar en el estudio de la ecología del fitoplancton de los lagos someros. En especial es importante analizar la robustez de los grupos funcionales bajo un gradiente de nutrientes y ampliar el escaso conocimiento que se tiene del efecto de depredación del zooplancton y de la composición de peces sobre la clasificación de los grupos funcionales. Este enfoque resulta novedoso y necesario

para validar el uso de una clasificación funcional del fitoplancton, especialmente en los lagos someros.

Por otra parte, en el estudio de la diversidad de las comunidades, Connell (1978) desarrolló la hipótesis de las perturbaciones intermedias (IDH) para interpretar la alta diversidad de especies que podían observarse en los bosques tropicales y en los arrecifes de coral. En los sistemas acuáticos se encontró una controversia entre la alta diversidad de especies, con las predicciones de la teoría de la exclusión competitiva por las que solo de 1-3 especies dominarían en el fitoplancton al alcanzar un estado de equilibrio (Hardin, 1960; Hutchinson, 1961). A través de aproximaciones teóricas, experimentales y estudios de campo, se observó que las fluctuaciones en la disponibilidad de los recursos pueden hacer posible la coexistencia de más especies fitoplanctónicas que las explicadas por la teoría de la exclusión competitiva (Tilman, 1982; Sommer, 1985; Padišák et al., 1988). Basándose en estas observaciones Reynolds (1988) adaptó la IDH a la sucesión del fitoplancton, estableciendo una frecuencia intermedia de perturbaciones de entre 20 y 200 horas en la que se alcanzarían los valores más altos de diversidad de especies. En los lagos someros parece existir evidencias hacia la disminución de la diversidad fitoplanctónica con el aumento de la concentración de nutrientes (Huszar et al., 1998; Jeppesen et al., 2000a). Existe, sin embargo, un conocimiento escaso que interrelacione la influencia de los nutrientes y la depredación con la diversidad y estructura del fitoplancton en los lagos someros (Scheffer, 1998).

1.3. Cianobacterias en los lagos someros.

Las cianobacterias son uno de los grupos más extensamente estudiados dentro de las algas, debido a su éxito y amplia distribución en un gran número de hábitats, adaptándose a amplios rangos de nutrientes y de radiación luminosa (Witton & Potts, 2000; Albertano & Hernández-Mariné, 2001; Hernández-Mariné et al., 2003). En los lagos someros la presencia de las cianobacterias, y principalmente de las oscilatorias, se ha relacionado frecuentemente con condiciones de eutrofia y estados de fase turbia (Reynolds, 1984; Scheffer et al., 1997; Watson et al., 1997; Dokulil & Teubner, 2000). Además de su relación con el estado trófico, el éxito de las cianobacterias sobre otros grupos algales del fitoplancton en estos sistemas, parece estar relacionado con su adaptación a bajas intensidades luminosas; concentraciones bajas de CO₂ y pHs altos; a una relación del cociente entre el nitrógeno y fósforo baja; al reclutamiento desde el sedimento y a la producción de toxinas (Reynolds, 1984; Shapiro, 1990; Scheffer et al., 1997; Havens et al., 1998;

Dokulil & Teubner, 2000; Huszar et al., 2000; Aboal et al., 2002; Van de Bund et al., 2004).

Hay evidencias que muestran que las cianobacterias son generalmente, más abundantes en lagos tropicales y subtropicales por su desarrollo óptimo a temperaturas más altas (Komárek, 1985; Pollinger & Berman, 1991; Talling & Lemoalle 1998, Huszar et al., 2000), así como en lagos someros mediterráneos (Moustaka-Gouni, 1993; Romo & Miracle, 1993; Villena & Romo, 2001; Romero et al., 2002; Beklioglu et al., 2003; López-Archilla et al., 2004). Aunque la eutrofización parece ser uno de los factores por los que las cianobacterias y especialmente las oscilatorias son dominantes en los sistemas acuáticos someros, la reducción en la entrada de nutrientes muchas veces ha sido insuficiente para provocar un cambio en la composición y estructura de la comunidad fitoplanctónica (Sas, 1989; Reynolds, 1997). Esta resistencia parece incluso mayor en los lagos someros subtropicales (Scasso et al., 2001; Coveney et al., 2005). Según Scheffer et al. (1997) la dominancia de las oscilatorias podría constituir un estado estable en los lagos someros eutróficos y algunos estudios empíricos han presentado ciertas evidencias a favor (Berger & Sweers, 1988; Sas, 1989; Romo & Miracle, 1993). Uno de los mecanismos que actúa para estabilizar la dominancia de las oscilatorias es su requerimiento oligofótico y capacidad para mantenerse dentro de la zona fótica en los lagos polimícticos y turbios (Scheffer et al., 1997; Gragnani et al., 1999). Estas cualidades explican, en parte, porqué la dominancia de las oscilatorias presenta una resistencia alta al cambio, incluso en procesos de oligotrofización de los lagos someros tropicales, subtropicales y mediterráneos donde la transparencia del agua es más difícil de recuperar (Scasso et al., 2001; Coveney et al., 2005; Romo et al., 2005).

En los modelos teóricos propuestos por Gragnani et al. (1999) y Scheffer et al. (1997), se analiza la relación de la presencia de las oscilatorias y otras algas (principalmente clorofíceas) en base a la turbidez, la presión de depredación ejercida por los peces sobre el zooplancton, la concentración de nutrientes y el valor nutricional de las algas. El modelo postula la dominancia de las oscilatorias en el caso combinado de alta densidad de peces y alta concentración de nutrientes. Según el modelo, por debajo de una concentración de fósforo total de $0,08 \text{ mg P L}^{-1}$, las oscilatorias no estabilizarían sus poblaciones, ni serían dominantes en el fitoplancton. Cuando la presión de depredación por parte de los peces es muy alta, el efecto de control del macrozooplancton sobre el fitoplancton sería prácticamente despreciable y el modelo concede mayor peso a la competencia por los nutrientes entre las oscilatorias y las clorofíceas. Si la presión de depredación por los peces es baja, el zooplancton puede desempeñar un papel más importante en el balance entre

estos grupos algales. En el caso de concentraciones bajas de nutrientes, se tendería hacia un monocultivo estable de clorofíceas que serían reemplazadas por oscilatorias a concentraciones más altas de nutrientes (principalmente de fósforo). La validez de este modelo, que fue originalmente diseñado con datos de lagos someros holandeses necesita de su contraste con datos de lagos someros de otras zonas, como la mediterránea, para su generalización y mejor conocimiento de la ecología de las cianobacterias en estos ecosistemas.

1.4. Objetivos de la tesis.

Una vez definidos e introducidos en el contexto teórico y actual los principales temas relacionados con este trabajo de tesis doctoral, se delimitan a continuación los objetivos principales que persigue el mismo. En primer lugar, el trabajo pretende comprobar y contrastar la validez de algunas de las teorías e hipótesis propuestas originalmente para los lagos someros de la zona norte y centro de Europa y su funcionalidad en el conocimiento de la ecología de los lagos someros mediterráneos. Este trabajo tiene como objetivo estudiar la ecología de los productores primarios, como el fitoplancton, epifiton y los macrófitos sumergidos en los lagos someros mediterráneos. Se ha llevado a cabo una aproximación experimental para valorar el efecto de un gradiente de nutrientes y de la depredación de los peces planctívoros sobre la red trófica y como afectan estos factores a la ecología de los productores primarios estudiados y al funcionamiento de estos ecosistemas. Esta fase experimental se complementa con las observaciones y resultados de una serie larga de datos de un lago somero mediterráneo que fue sometido a una reducción de la entrada de nutrientes. El estudio pretende además establecer algunos criterios que sirvan de base científica para implantar con éxito algunas medidas de recuperación en los lagos someros mediterráneos.

Para lograr los objetivos propuestos, el trabajo se estructura de la siguiente forma. En el **capítulo 2**, se describen las zonas de estudio así como la metodología general utilizada en cada caso. En los **capítulos 3, 4 y 5**, se presentan los resultados y conclusiones del estudio a largo plazo realizado en un lago somero hipertrófico sometido a una reducción parcial de la carga externa de nutrientes. En los **capítulos 6, 7 y 8**, se presentan los resultados y conclusiones obtenidas en la experimentación *in situ* con mesocosmos en un lago somero, tras la adición de un gradiente de nutrientes (combinación de nitrógeno y fósforo) y de diferentes densidades de población de una especie de pez planctívora.

De forma más específica, en el **capítulo 3**, el especial interés de las cianobacterias como componentes del fitoplancton en los lagos mediterráneos, nos llevó a realizar un estudio en detalle de este grupo algal en el lago somero que posee la serie histórica más larga en nuestra península, el lago de la Albufera de Valencia. Durante más de tres décadas este lago ha estado dominado por cianobacterias. En este capítulo se analizan los cambios y los mecanismos ecológicos que estabilizan la presencia de las mismas en el lago. En el **capítulo 4**, se estudian los cambios producidos en la composición y estructura del fitoplancton de la Albufera de Valencia, tras el desvío parcial de la carga externa de nutrientes. Se ha llevado a cabo un estudio comparativo entre dos periodos, el primero en la década de los años 1980 y el segundo en los años 1990 tras el desvío de nutrientes. En el **capítulo 5**, se estudian los efectos del desvío de nutrientes sobre la red trófica (fitoplancton, zooplancton, peces y aves) del lago de la Albufera. En el **capítulo 6**, se analiza de forma experimental con mesocosmos *in situ* la respuesta del fitoplancton al enriquecimiento con nutrientes y a la depredación, con especial interés en las dinámicas poblacionales y las estrategias funcionales que adoptan las algas fitoplanctónicas, así como los cambios de la diversidad y riqueza de especies bajo las condiciones experimentales ensayadas. Se utilizó tanto la aproximación filogenética como la aproximación funcional, para el estudio del fitoplancton con el objetivo de comparar la efectividad de ambas aproximaciones. El enfoque experimental al estudio del fitoplancton a través de los grupos funcionales frente a un gradiente trófico, así como el análisis del efecto ejercido por el zooplancton y la densidad de peces planctívoros sobre los grupos funcionales, resulta especialmente novedoso al ser la primera vez que se lleva a cabo en la bibliografía. En el **capítulo 7**, se realizó un estudio experimental sobre la ecología y las relaciones entre algunos de los principales productores primarios de los lagos someros (fitoplancton, epifiton y macrófitos sumergidos) y sus diferentes respuestas a un enriquecimiento con nutrientes y distintas densidades de peces planctívoros. Se intenta modelizar su respuesta en base a varias hipótesis de valores umbrales de nutrientes y mecanismos de estabilidad. En el **capítulo 8**, se presentan los resultados y conclusiones de la influencia de la presencia y ausencia de vegetación sumergida, compuesta por carófitas, en la ecología del fitoplancton de un lago somero mediterráneo. Se simula experimentalmente los dos estados alternativos (de presencia y ausencia de plantas) características de los lagos someros según el modelo de biestabilidad (Scheffer et al., 1993). Se realiza también un estudio de las tasas de resuspensión y reclutamiento de algas bentónicas a la columna de agua bajo diferentes condiciones de nivel trófico y depredación.

CAPÍTULO 2

ZONAS DE ESTUDIO Y METODOLOGÍA GENERAL



Visión aérea del lago de la Albufera de Valencia con zonas de arrozales y acequias en su perímetro.



Mesocosmos en el lago de Xeresa.

ZONAS DE ESTUDIO Y METODOLOGÍA GENERAL

2.1. El lago de la Albufera de Valencia.

2.1.1.- Características generales del lago.

El lago de la Albufera de Valencia está situado aproximadamente a 15 km al sur de la ciudad de Valencia (39° 20' N, 0° 20' W) dentro del Parque Natural de la Albufera de Valencia. Tiene una profundidad media de 1,2 m y una superficie de 23,2 km², según imágenes del satélite Landsat-V (Caselles, 1986), lo que la define como la laguna somera oligohalina y litoral más extensa de la península ibérica. La superficie total del Parque Natural es de 210 km², gran parte de la cual es utilizada para el cultivo del arroz.

Una restinga litoral arenosa de 27 km y cubierta de vegetación, separa la Albufera del mar Mediterráneo, quedando solo comunicadas ambas masas de agua a través de tres canales o *golas* de salida desde el lago hacia el mar: la *gola* del Perelló, la del Perellonet y la de Pujol (Capítulo 3, fig. 1). El flujo hidrológico está regulado por compuertas situadas en estos canales y el régimen de apertura o cierre depende del cultivo del arroz. La Junta de Desagüe de la Albufera es la entidad que se encarga de la regulación de las compuertas obedeciendo a intereses agrícolas.

En un cinturón periférico alrededor del lago y en el interior de las aguas, en las denominadas islas o *mates*, encontramos formaciones vegetales de la clase *Phragmitetea* (Boira, 1987) las cuales han colonizado zonas de fondo con poca profundidad.

Respecto al clima, el entorno del lago de la Albufera está incluido en el piso bioclimático termomediterráneo, aunque para la época de verano las características microclimáticas del lago lo incluirían en el tipo subtropical subhúmedo o seco (Boira, 1987). Este hecho es importante ya que va a diferenciar al lago de la Albufera de otros lagos centroeuropeos. La temperatura media anual registrada en uno de los periodos de estudio (1997-2000) fue de 18,5 °C (según datos del Instituto Meteorológico de Valencia), las temperaturas medias de las máximas de los meses de verano oscilaron entre 27,5 y 31,7 °C, mientras que las medias de las mínimas de los meses de invierno oscilaron entre 5,7 y 10,1 °C (Fig. 2.1). En cuanto a las precipitaciones, nos encontramos normalmente con veranos secos de escasas precipitaciones y con otoños en los que se producen tormentas y lluvias torrenciales. El promedio de precipitaciones como aportes directos al lago es de aproximadamente 600 mm año⁻¹ (Soria et al., 2001).

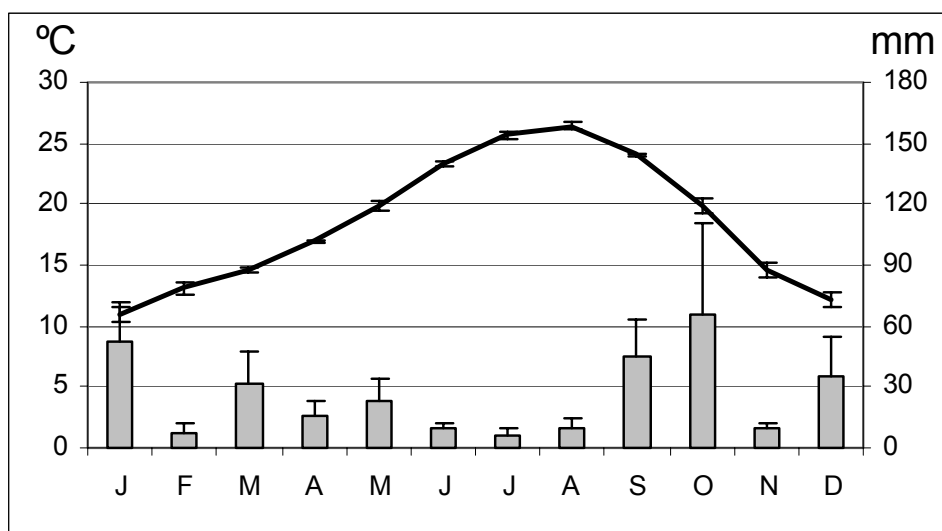


Fig. 2.1- Temperatura (línea) y precipitación (barra) medias junto con el error típico para el periodo 1997-2000.

2.1.2.- Origen.

El lago en su origen era un golfo marino (Benet, 1983; Rosselló, 1995). Debido a los aportes de sedimentos del río Turia (Sanjaume, 1984), se fue originando una punta de flecha con dirección norte-sur por la acción de la corriente litoral. Los sedimentos en exceso eran arrastrados por esta corriente litoral que al llegar a la montaña de Cullera se veían frenados produciendo una acumulación y la formación de otra punta que crecía dirección sur-norte. Ambas flechas acabaron uniéndose en la época holocena, hace 6.000 años, formando una restinga arenosa litoral y aislando al lago salado del mar. La única comunicación que quedó era a través de una apertura o canal que estaría situada entre las actuales poblaciones del Perelló y de Mareny de Barraquetes, último punto de unión de la restinga. La situación de la única gola primigenia en este punto viene apoyada por el hecho de que la restinga tiene su mínima anchura en esta zona. Esta gola se cerraba para producir la inundación artificial de los campos de arroz, que se hacía periódicamente todos los años desde el día 8 de noviembre hasta la luna vieja de enero, y se utilizaban estacas, ramas y broza para taponar la salida al mar (Mombloch, 1960). En el siglo XVIII se realizó la apertura artificial de varios canales que sustituirían a la única gola natural existente para el desagüe del lago, tras cerrarse esta por acumulación de sedimentos. La salida del canal, que se había llamado de Pujol, tras un tiempo quedó inutilizada por lo que para facilitar el desagüe del lago la Junta de

Desagüe decidió abrir otro canal a principios del siglo XX, que llamó del Perellonet, y en el que se construyeron las compuertas metálicas que facilitan la apertura y cierre de la *gola* (Mombloch, 1960; Roselló, 1995). La última salida al mar en abrirse de la que se conoce con certeza su origen artificial, fue la de Pujol Nou en 1953 situada al sur de la antigua gola de Pujol (Roselló, 1995) (ver Fig. 1, capítulo 3).

De la época de los romanos nos llegan cifras de 30.000 ha de superficie lagunar. Pero un progresivo proceso de colmatación, debido a los materiales aportados principalmente por los ríos Turia y Júcar en sus crecidas, redujeron a 20.000 ha la superficie del lago a finales del siglo XI y comienzos del XII (calculado a partir de un plano de Sidi Abu Said), y a 13.962 ha en 1561 (según el amojonamiento de 1579). En 1888, J. Lloréns presentó el *Proyecto de desviación del río Turia y desecación de la Albufera* en el que se habla de 8.190 ha de superficie del lago (Benet, 1983). Tan solo diez años más tarde la sociedad valenciana de caza y pesca registró 5.091 ha, que se redujeron en 1903 a 3.391 ha, según un plano del Instituto Geográfico y Estadístico. La pérdida de superficie del lago desde finales del siglo XVIII no responde solo a la colmatación por procesos naturales, sino más bien a los aterramientos a lo largo del perímetro del lago con el fin de aumentar las tierras dedicadas al cultivo del arroz. Estos aterramientos son importantes sobretudo a lo largo del siglo XIX (Olmos, 1982), reduciéndose drásticamente la superficie del lago hasta las 2.320 ha estimadas en la actualidad (Landsat-V, Caselles 1986). Esto supone una reducción de la superficie del lago entre los siglos XIX y XX del 83% y desde su formación como lago del 92%.

El lago de la Albufera de Valencia desde su formación ha sufrido un proceso de desalinización hasta alcanzar el estado oligohalino actual. Aunque no conocemos con certeza cómo se ha producido este cambio de salinidad en el lago, parece que hay evidencias que apuntan hacia un proceso rápido influido por el cierre artificial de la gola entre los siglos XVI y XVII. Como ya hemos comentado, el lago en su origen era un golfo marino con una comunicación constante con el mar (Benet, 1983; Roselló, 1995). La progresiva formación de la restinga litoral disminuyó la abertura de comunicación entre el lago y el mar por lo que la entrada de agua marina probablemente se redujo provocando la pérdida de salinidad del lago que pasaría a un estado salobre. Hasta finales del siglo XVI la Albufera mantuvo una salinidad igual a la del mar, la existencia de unas salinas que utilizaban el agua del lago para producir la sal apoya esta teoría (Benavent, comunicación personal). Pero en el siglo XVII, se cerró la *gola* con el propósito de impedir a los peces salir hacia el mar lo que impidió toda entrada de agua marina dentro del lago, mientras la llegada de agua dulce al lago desde barrancos y acequias era continua, por lo que el resultado final fue la desalinización del lago y su actual estado oligohalino.

En el trabajo de Margalef & Mir (1973) se estudiaron varios cilindros de sedimento con una longitud de 35-40 cm, extraídos del centro del lago. A través de los restos de diatomeas como indicadores de salinidad se observó en la parte más basal del cilindro, correspondiente a la zona de sedimentos más antigua, diatomeas típicas de ambientes marinos, en la zona media diatomeas de ambientes salobres y en la parte superficial diatomeas de aguas dulces. La mayor discontinuidad marcada por los autores era a los 19 cm, que según estimaciones a partir de la tasa de sedimentación media anual del lago, corresponderían más o menos a trescientos años antes de la extracción del sedimento, por lo que nos marca el siglo XVII como posible momento de inflexión entre la época de salinidad y la época de agua dulce del lago (Benavent, com. pers.). Estudios en curso sobre la paleolimnología del lago de la Albufera pretenden esclarecer más detalladamente algunas cuestiones sobre su origen y cambios de salinidad.

2.1.3.- *Ciclo hidrológico.*

El lago de la Albufera recibe aportes hídricos procedentes de una cuenca hidrológica propia junto a aguas procedentes de las cuencas limítrofes de los ríos Turia y Júcar. La procedencia del agua es diversa: escorrentías naturales, precipitaciones directas, aportaciones subterráneas, aguas residuales y aguas sobrantes de riego (Soria & Vicente, 2002). Prácticamente todas las lagunas costeras de agua dulce del litoral mediterráneo español actúan como receptoras finales de los sobrantes de regadío y sus canales de alimentación se utilizan para el riego de los cultivos limítrofes (Quintana & Marí, 2004).

En la cuenca de la Albufera hay diversos barrancos, los más importantes son el de Massanassa (también conocido como de Torrent o del Poyo) y el de Beniparrell (o de Picassent). Estos dos barrancos son los únicos que descargan sus aguas directamente al lago, el resto de barrancos vierten a acequias situadas entre las huertas y los arrozales. El barranco de Massanassa constituye el 40% de la cuenca total de la Albufera y en épocas de lluvias puede aportar el mayor caudal superficial natural (Soria & Vicente, 2002). Otro tipo de aportes que le llegan al lago vienen desde su fondo, a través de manantiales o *ullals*. Además recibe agua por una red de sesenta y tres acequias de riego, las cuales se nutren de los excedentes procedentes de los usos agrícolas de la Huerta Sur del río Turia y de la Ribera Baja del Júcar, junto a los vertidos residuales de las poblaciones circundantes, y los caudales de otros barrancos y manantiales que vierten sus aguas a este entramado de acequias.

De un total estimado de aproximadamente $500 \text{ hm}^3 \text{ año}^{-1}$ de aportes hídricos al Parque Natural de la Albufera, solo algo más de la mitad ($280 \text{ hm}^3 \text{ año}^{-1}$) llegan al lago (Soria & Vicente, 2002). Las principales aportaciones proceden de las aguas de riego llegando al Parque alrededor de $324 \text{ hm}^3 \text{ año}^{-1}$ (el 67 % del total), de las que $279 \text{ hm}^3 \text{ año}^{-1}$ proceden del río Júcar mientras que los $45 \text{ hm}^3 \text{ año}^{-1}$ restantes proceden del río Turia. Pero el porcentaje de agua que llega finalmente al lago como sobrantes de riego es algo menor, siendo de aproximadamente $120 \text{ hm}^3 \text{ año}^{-1}$, mientras que los debidos a las aguas residuales son de $80 \text{ hm}^3 \text{ año}^{-1}$, representando el 43 % y 29 % respectivamente del total de aportes que llegan al lago (Soria & Vicente, 2002).

La importancia que tienen los cultivos sobre el ciclo hidrológico del lago queda marcada por un lado por los aportes hídricos provenientes del riego, y por otro lado por el papel que juega el ciclo del cultivo del arroz en la apertura y cierre de las compuertas de las golas y por tanto en las tasas de renovación del agua del lago. Los principales caudales de agua entran al lago por la zona norte desde el barranco de Massanassa, y por la zona sur desde las acequias de Overa y Dreta. Ambas entradas están situadas próximas a las golas por donde desagua el lago al mar, por lo que la circulación del agua será importante en la dirección de salida al mar. Este flujo desigual en el perímetro del lago provoca una zonación hidrológica con diferencias notables en los tiempos de renovación del agua del lago. La zona sur es la que presenta la mayor tasa de renovación de aproximadamente 35 veces por año. Le sigue la zona norte con tiempos estimados de 20 veces por año, y por último la zona oeste con tasas de aproximadamente 7 veces por año. La tasa media anual de renovación estimada en 2004 para el lago fue de aproximadamente 7,4 veces por año, con marcadas diferencias estacionales en consonancia con el cultivo del arroz, y se ha observado un aumento del tiempo de retención del agua respecto a la tasa anual de 10 veces por año medida en 1988 (Soria, 1997b; Soria & Vicente, 2002, Soria, 2006).

El ciclo hidrológico del lago tiene una especial importancia para entender la ecología y dinámica del plancton (Romo, 1991). En la figura 2 (capítulo 3) se presenta modelizado el nivel del agua del lago durante un ciclo anual, en relación con los distintos periodos por los que atraviesa el cultivo del arroz. A principios del mes de enero se produce la apertura de las compuertas lo que va a facilitar el vaciado de los arrozales, que han permanecido durante los meses de invierno inundados, dándose en el lago un periodo de gran renovación de agua. Esta situación se mantiene hasta que los arrozales están completamente secos. El objetivo es preparar los campos para un nuevo cultivo, procediendo al abonado de la tierra. Las compuertas se mantienen abiertas hasta finales de febrero principios de marzo, lo

que provoca que durante estos meses el lago se encuentre con los niveles más bajos de agua de todo el año, al tiempo que se produce una alta tasa de renovación del agua. A partir de marzo-abril la apertura de las compuertas se realiza de forma controlada dependiendo siempre del nivel de inundación de los arrozales. A principios de mayo se produce la siembra y el arrozal se inunda por completo gracias al cierre de compuertas que mantendrán el nivel hasta finales de agosto. Sólo a finales de junio se produce un breve periodo en el que se secan parcialmente los campos para abonarlos y realizar un tratamiento fitosanitario, este periodo se conoce como *eixugó*. En septiembre, es cuando se vuelven a abrir parcialmente las compuertas y se procede al vaciado de los campos para comenzar la cosecha del arroz. El flujo que genera el vaciado de los arrozales en este periodo suele ser inferior al del periodo de enero-marzo, a no ser que se produzcan precipitaciones en esta época, que incrementan la tasa de renovación del agua en el lago. En noviembre, se cierran de nuevo las compuertas hasta enero, dando lugar a que el lago alcance los máximos niveles de agua. Esta época de inundación otoñal se conoce como *pereioná* y se encuentra favorecida por el desnivel del terreno. El mantener los campos inundados durante el invierno tiene una doble finalidad, por un lado favorece la degradación de los restos vegetales procedentes de la última cosecha que servirán como abono natural, y por otro lado la lámina de agua protege los campos de los cambios bruscos de temperatura que se producen en invierno. El ciclo vuelve a comenzar nuevamente con la apertura de las compuertas y el vaciado de los arrozales en enero.

2.1.4.- Antecedentes de los estudios limnológicos.

Los primeros estudios limnológicos publicados del lago coinciden con el surgir de la limnología en España y datan de principios del siglo XX (Arévalo, 1916, 1917 y 1924). La creación en 1912 del Laboratorio de Hidrobiología Española (1912/1917-1932), en Valencia, que constituía el primer laboratorio dedicado al estudio de las aguas continentales y la cercanía del lago de la Albufera a la ciudad de Valencia fue lo que propició que Arévalo viera la oportunidad para crear una línea de investigación dedicada a este tipo de estudios. Las principales aportaciones científicas fueron publicadas en la colección titulada Trabajos del Laboratorio de Hidrobiología Española. Esta colección recoge varios estudios realizados por el profesor Celso Arévalo sobre el plancton del lago (Arévalo, 1916, 1917 y 1924), donde se estudia y describe una comunidad zooplanctónica diversa y con gran número de cladóceros. Pardo (1942), realizó el primer estudio cualitativo conocido de las algas planctónicas del lago de la Albufera, describiendo una sucesión

estacional con dos máximos, uno otoñal y otro primaveral. De los trabajos de Pardo sobre la Albufera (Pardo, 1922, 1924, 1942 y 1943), hay que destacar la importancia que cobran los aspectos sociales, culturales y económicos como una parte imprescindible para describir el ecosistema. El Laboratorio de Hidrobiología Española también propició diversos estudios sobre las aves, las comunidades de peces, los invertebrados (coleópteros, moluscos y mosquitos) y los macrófitos del lago, recogidos en los Anales del Instituto. Posteriormente, Virgili (1956) publicó una obra en la que recogía todas las artes de pesca utilizadas en el lago, así como una descripción de las distintas especies piscícolas de la Albufera y los derechos de las comunidades de pescadores para pescar en el lago y canales.

En la década de los años 1970 comienzan una serie de estudios que ponen de manifiesto la degradación que está sufriendo el lago de la Albufera (Gil Corell & Martínez, 1972, 1973; Blanco, 1973, 1974; Carrasco et al., 1972; Carrasco & Planta, 1985; Dafaue, 1975; Docavo, 1979; Primo et al., 1975). Uno de los primeros efectos de esta degradación fue la pérdida de la vegetación subacuática (Dafaue, 1975). En imágenes extraídas de un NODO de 1952 se puede observar una densa vegetación cubriendo grandes extensiones del lago. En los estudios de Gil Corell & Martínez (1972) se detalla la vegetación subacuática existente en el lago en la que destacan: *Chara fragilis*, *Ch. hispida*, *Ranunculus aquatilis*, *Rhizoclonium rivulares*, *Myriophyllum verticillatum*, *Potamogeton natans*, *P. perfoliatus*, *Lemna giba* y *L. trisulca*. Desde el año 1956 hasta el año 1972, el lago sufrió una regresión espectacular de las praderas sumergidas (Docavo, 1979). Las principales causas de esta degradación se localizan en el espectacular crecimiento demográfico circundante al lago, lo que provoca un aumento de la contaminación tanto urbana como industrial (Primo et al., 1975), así como el aumento en el uso de pesticidas por parte de los agricultores (Carrasco et al., 1972). El aumento de la eutrofización de las aguas provocó el cambio hacia una fase turbia dominada por el fitoplancton. El trabajo de Blanco (1974) describe cualitativamente la población fitoplanctónica, en la que destaca respecto a la descrita por Pardo (1942), el aumento de las cianofíceas filamentosas, que prácticamente se establecen de forma permanente en el lago durante la segunda mitad del ciclo estacional. Estos cambios e impactos convierten al lago de la Albufera en un sistema hipertrófico (Romo, 1991). Blanco (1973) evidencia también un cambio en la comunidad del zooplancton respecto a los descritos por Arévalo (1916, 1917), con menor presencia de cladóceros y mayor número de rotíferos (*Brachionus calyciflorus*) junto con la casi completa desaparición de especies litoral-bentónicas (por ej. las del género *Lecane*) como consecuencia de la degradación de las praderas de macrófitos. La pérdida de la vegetación sumergida afectó a la biodiversidad global del lago y sus redes tróficas.

En los años 1980 el lago se encuentra en un estado hipertrófico y presenta una heterogeneidad espacial de las variables físico-químicas, relacionada con la diferente naturaleza de los aportes que llegan al lago, aunque esta variabilidad espacial no trasciende en las comunidades fitoplanctónicas dominadas por oscilatorias, principalmente *Planktothrix agardhii*, *Pseudanabaena galeata* y *Geitlerinema amphibium* (Romo, 1991; Romo & Miracle 1993, 1994a y b). Por la zona norte y oeste, el lago recibía principalmente aguas residuales procedentes de las industrias y poblaciones, con una alta carga de materia orgánica, y por la zona sur principalmente las aguas procedentes de los excedentes de riego (Serra et al., 1984; Soria, 1997a y b; Soria et al., 1987a, 2001; Vicente et al., 1990; y Vicente & Miracle, 1992). El zooplancton se caracterizaba por una marcada dominancia de los rotíferos (Alfonso & Miracle 1990; Miracle et al., 1995; Oltra & Miracle, 1984, 1992).

Por otro lado se realizaron estudios dirigidos a evaluar el grado de contaminación del lago, que estaba recibiendo las aguas residuales de más de 4.000 industrias y 300.000 habitantes. De estos trabajos se extrae que el contenido en materia orgánica encontrada en el lago comparada con la correspondiente a las distintas acequias que vierten a él era relativamente más baja, debido al efecto de dilución que la extensión de la Albufera suponía además de su carácter autodepurador (Serra et al., 1984; De la Guardia et al., 1987; Vicente et al., 1990; Miracle & Vicente, 1993). También se realizaron algunos estudios sobre la contaminación microbiológica del lago (Garay, 1982; Samo & Garay, 1982), y sobre contaminantes de tipo industrial, como metales pesados tanto en las aguas como en los sedimentos (Berefull & De la Guardia, 1984; Ferris et al., 1990). Así mismo, se determinaron ciertos contaminantes de tipo agrícola, principalmente plaguicidas, ya que desde el cambio en 1974 del tipo de siembra, que pasa de plantel a semilla, se incrementa considerablemente el uso de abonos, insecticidas y plaguicidas (Carrasco & Planta, 1985; Sabater & Carrasco, 1996, 1997, 1998). Se vio que algunas especies de macrófitos que habían estado presentes en el lago con anterioridad, tales como *Chara*, *Lemna* y *Myriophyllum*, eran algo sensibles a herbicidas usados en la agricultura. Según autores como Boira et al. (1997) la drástica desaparición de la vegetación subacuática en el lago no sería consecuencia directa del uso de estos herbicidas, apuntando como otras probables causas la elevada turbidez, la entrada constante de agua con alta carga orgánica y el exceso de nutrientes, así como la entrada de sustancia contaminantes procedentes de los vertidos industriales y urbanos (Boira et al., 1997). En los últimos 30 años (1970-2000) la superficie total de las denominadas islas interiores del lago o *mates* (compuestas por vegetación helófitas), se ha reducido en un 20 % pasando de 344 ha en 1973 a 287 ha en 1994

(Argilés, 1997). Uno de los factores de esta regresión es la desaparición de las praderías de fondo que actuaban como barreras ante la acción erosiva del viento, a la vez que propiciaban la sedimentación entorno a las matas y fijaban el sustrato.

Otras investigaciones han aportado conocimientos desde los campos de la geología y la hidrología, aunque el complicado balance hidrológico del lago sigue sin ser evaluado con precisión y periodicidad (Alonso, 1982; Sanjaume, 1984; Sanjaume et al., 1992). También se han realizado estudios sobre la fauna y la flora del lago (Costa, 1982; Gil Corell, 1982; Boira, 1987; Carretero & Boira 1989; Burillo, 1999; Blanco et al., 2003; Blanco & Romo, 2006).

La degradación continua de la calidad del agua del lago, así como el control del régimen hidrológico y la introducción de especies de peces exóticos en el lago, ha supuesto la casi completa desaparición de especies ictiológicas de gran interés económicos como la lubina (*Dicentrarchus labrax*) y la anguila (*Anguilla anguilla*) en favor de especies como los mugílidos (*Mugil cephalus* y *Liza aurata*), *black-bass* (*Micropterus salmoides*) o el lucio (*Exos Lucius*) de menor interés económico y con un impacto negativo sobre la red trófica del lago (Blanco & Romo, 2006).

2.1.5.- Planes e iniciativas para la recuperación del lago.

La acusada eutrofización de la Albufera motivó que se elaboraran algunas propuestas para su recuperación. Entre los proyectos de recuperación se planificaron la construcción del Colector Oeste (Feltre, 1982) y del Canal Perimetral (Benet, 1982, 1983). El objetivo del proyecto de construcción del Colector Oeste (aprobado en 1979) era recoger las aguas residuales de una red de colectores secundarios (Colector de la Torre, Colector de Sedaví-Alfafar, Colector de Picanya, Colector de Catarroja-Albal y Colector de Beniparrell), para evitar la llegada masiva al lago de las aguas residuales procedentes de las poblaciones e industrias circundantes que carecían de una red de alcantarillado. El proyecto del Canal Perimetral al sur de la Albufera (Benet, 1982, 1983) proponía la construcción de un canal excavado en los carrizales que rodean el lago, desde la acequia de la Font Nova de Silla hasta el Racó de Zacarés por los límites de los cultivos y enlazaría con el Canal Dalt de la Reina. Este Canal Perimetral daría solución por un lado a la creciente colmatación del lago por los sedimentos aportados principalmente en las crecidas de los barrancos y acequias, y por otro lado desviaría las aguas más cargadas de contaminantes principalmente de tipo agrícola. Según varios autores (Benet, 1982, 1983; Peris, 1987), la construcción del canal periférico por sí solo no sería capaz de reducir la contaminación en el lago, por eso se propuso como medida complementaria la extracción de los fangos, que además evitaría el problema de la colmatación de la

cuenca. Otras propuestas también abordaron la idea del dragado de la Albufera, ya que en el sedimento de la laguna se había acumulado gran cantidad de materia orgánica (Peris, 1987).

El Plan de Saneamiento Integral del Parque Natural de la Albufera resolvió la construcción del Colector Oeste, que comenzó a funcionar parcialmente en 1991. A través de este colector se ha conseguido desviar una parte de las aguas residuales urbanas e industriales que llegaban al lago sin depurar, siendo dirigidas a la depuradora de Pinedo, y en parte redirigidas de nuevo al lago después de pasar por un tratamiento secundario de eliminación biológica. En el año 2001, comenzaron las obras de ampliación de esta depuradora para poder someter a las aguas residuales, a un tratamiento terciario de eliminación de nutrientes, nitrógeno y fósforo, hoy todavía sin finalizar. El desvío de un 30 % de los aportes de nutrientes al lago, redujo en 1999 la carga de fósforo en un 77 % (de 18 a 4 g P m⁻² año⁻²) y de nitrógeno en un 24 % (de 324 a 247 g N m⁻² año⁻²). El volumen de aguas residuales que actualmente se desvían es de aproximadamente un 30 % (Soria & Vicente, 2002). Dentro del Plan de Saneamiento Integral del Parque Natural de la Albufera se planificó una extensa red de ramales secundarios que se irían conectando al colector principal, además de la construcción de otras depuradoras. Entre ellas cabe destacar la depuradora denominada Albufera Sur con tratamiento biológico, que recoge las aguas de Almussafes, Benifaió, Alginet y Sollana, por lo que una gran parte de aguas negras que llegaban al lago habrían sido desviadas. Se ha constatado que no siempre el funcionamiento del colector es el adecuado (Soria, 2006).

Si bien es necesario desviar los caudales contaminados impidiendo su llegada al lago, también se hace necesario el asegurar un caudal mínimo de agua. Como ya hemos comentado los principales caudales de agua que llegan al lago proceden de los excedentes de riego (43 %) y de las aguas residuales (29 %). El desvío de las aguas residuales para su tratamiento está disminuyendo la entrada total de agua al lago, así como los cambios y la gestión en el regadío están provocando una disminución de los excedentes. Por tanto, se deben asegurar al menos los 100 hm³ año⁻¹ que recomienda el Plan Hidrológico de la Cuenca del Júcar sin considerar los sobrantes de riego, siendo el caudal recomendable de al menos 200 hm³ de aguas de buena calidad (fósforo total <0,1 mg L⁻¹) (Soria & Vicente, 2002; Soria, 2006). Sin embargo, entre 1998 y 2004 el caudal de entrada al lago se ha visto reducido de 280 a 170 hm³ año⁻¹ y las entradas no son en su totalidad aguas de buena calidad (Soria & Vicente, 2002; Soria, 2006).

El entorno de la Albufera de Valencia junto con el lago mismo, es Parque Natural desde el 8 de Julio de 1986 (decreto 89/1986 del Consell de la Generalitat Valenciana). Además posee varios reconocimientos internacionales: en mayo de

1990 fue incluido en la Lista de Zonas Húmedas de Importancia Internacional de la Conferencia de Ramsar (Irán, 1971); en junio de 1994 fue establecida como Área Zepa (Zona de especial protección para las aves) y forma parte de la Red Europea Natura 2000 de espacios naturales protegidos para la conservación de aves silvestres (Directiva 94/24/CE). El Parque Natural de la Albufera cuenta con numerosos hábitats incluidos en la directiva 92/5510/CE, que establece la Conservación de los Hábitats Naturales y de la Fauna y Flora Silvestre, y el último reconocimiento llega desde el ámbito autonómico al ser incluido en el Catálogo de Zonas Húmedas de la Comunidad Valenciana aprobado, mediante acuerdo, por el Gobierno Valenciano el 10 de septiembre de 2002. El 1 de octubre de 1990 se aprobó un Plan Especial de Protección del Parque Natural de la Albufera (Sánchez, 1991) que ha estado vigente hasta noviembre de 1999, en que el tribunal supremo confirmó su nulidad. Con fecha de noviembre de 2004 el Gobierno Valenciano aprobó el nuevo Plan Rector de Uso y Gestión de la Albufera (PRUG) por el que se establecen las bases para la ordenación y gestión del Parque Natural.

La gestión de los sistemas naturales es compleja, por eso es necesaria una intervención interdisciplinar. En un entorno como el Parque de la Albufera encontramos gran cantidad de elementos que interaccionan y forman un complejo entramado: elementos naturales, urbanos, actividades agrícolas, pesqueras, cinegéticas, actividades industriales y turísticas.

2.2. El lago de Xeresa. Diseño experimental de los mesocosmos.

2.2.1.- Descripción de la zona de estudio.

Los experimentos con mesocosmos *in situ* se llevaron a cabo en una pequeña laguna, en la marjal o humedal de Xeresa-Xeraco, con una superficie de 0,5 ha y situada 65 km al sur de la ciudad de Valencia (España) (39° 06' N y 0° 12' W; U.T.M.: 30SYJ433220). El lago se nutre del agua procedente principalmente de la lluvia, infiltración y escorrentía. El nivel del agua sufre oscilaciones con profundidades máximas en otoño-invierno de 1-2 m y mínimas en verano debido a la evaporación y al uso agrícola colindante. Durante los veranos de experimentación en 1998 y 1999, el nivel del agua del lago osciló de 80 a 44 cm en agosto de 1998 y de 78 a 26 cm durante 1999. La laguna está rodeada de vegetación helófitas, principalmente cañas (*Phragmites australis* (car.) Trin Ex. Stend.) y el lecho de turba está cubierto por una densa pradera de macrófitos, compuesta por *Chara*

hispida Linné junto con *Chara vulgaris* Linné y *Chara aspera* Detharding ex Willdenow.

2.2.2.- Diseño y construcción de los mesocosmos.

Los experimentos con mesocosmos *in situ* se llevaron a cabo durante 9 semanas en el verano de 1998 (8 Junio- 6 Agosto) y 7 semanas en el de 1999 (14 Junio- 29 Julio). Los experimentos formaron parte de un Experimento Internacional con Mesocosmos (IME) en seis lagos de Europa (Stephen et al., 2004; Moss et al., 2004), que fue subvencionado por la unión Europea (SWALE, Environmental Project ENV4-CT97-0420). El diseño experimental contemplaba la adición y fertilización de los mesocosmos con varias concentraciones de nutrientes en combinación con distintas densidades de peces planctívoros.

Los mesocosmos de 1 m de diámetro, se construyeron con plástico de polietileno de 125 μm de espesor y con una estructura de aros de plástico en los extremos. El aro inferior fue enterrado en el sedimento del lago englobando dentro de los mesocosmos a la vegetación subacuática, y el otro extremo abierto a la atmósfera permaneció emergente por encima de la superficie del agua. El aro superior estaba sujeto a un armazón de madera y plástico. Se construyeron 36 mesocosmos en cada año de experimentación, su localización dentro de la laguna cambió de un año a otro para evitar interacción entre ambos experimentos.

2.2.3.- Protocolo de muestreo.

Los muestreos se realizaron semanalmente durante los periodos de experimentación. La distribución de los tratamientos en los mesocosmos tuvo una asignación aleatoria. En 1998, se utilizaron cuatro concentraciones de nutrientes (N-P en mg L^{-1} : 0-0; 1-0,1; 5-0,5 y 10-1) en combinación con tres densidades de peces planctívoros (0, 4 y 20 g m^{-2} de peso fresco), dando un total de 12 tratamientos reproducidos por triplicado. En 1999, las densidades de peces fueron las mismas que en 1998, mientras que se utilizaron seis concentraciones con un rango menor de nutrientes (N-P en mg L^{-1} : 0-0; 0,3-0,03; 0,6-0,06; 0,9-0,09; 1,5-0,15 y 3-0,3), obteniendo 18 tratamientos que se reprodujeron por duplicado. Los nutrientes se añadían semanalmente como una mezcla de nitrato de sodio y fosfato potásico dihidrogenado. Antes de la adición de los peces y nutrientes, se realizó una pesca eléctrica en todos los mesocosmos para eliminar todos los peces preexistentes.

La especie piscícola utilizada fue *Gambusia holbrooki* Girard (ex Agassiz), un pez ovovivíparo y planctívoro, ampliamente distribuido en el lago, al igual que en otros lagos someros de la costa mediterránea (Blanco et al., 2003). Para calcular el número de peces necesarios en cada tratamiento se procedió a medir y pesar 100 individuos y se calculó la densidad media por pez. En el año 1998 solo se utilizaron machos, mientras que en el año 1999 también se incluyeron hembras. Los mesocosmos se inspeccionaban regularmente y los peces muertos eran reemplazados, aunque esto fue infrecuente a partir de la primera semana. Sistemáticamente, el primer día de la semana se recogían las muestras limnológicas para ser analizadas y los jueves de cada semana se procedía a la fertilización. La primera semana antes de añadir los peces y nutrientes fue muestreada de forma estándar y considerada la semana de pretratamiento como referencia de las condiciones iniciales. Simultáneamente a la recogida de muestras en los limnocorales, se recogía también una muestra en el lago para comparar las dinámicas de las variables estudiadas dentro y fuera de los mesocosmos. Durante las últimas tres semanas de 1998, se eliminaron las plantas sumergidas de los mesocosmos, para estudiar el efecto de la presencia y ausencia de la vegetación.

2.2.4.- Variables físico-químicas.

Previa a la recogida de muestras se realizaban mediciones *in situ* de la temperatura del agua, oxígeno, pH y nivel del agua en cada uno de los mesocosmos. Además, se midió la conductividad y la transparencia con el disco de Secchi, al principio, a la mitad y al final de los experimentos.

Para la toma de muestras se utilizó un tubo de metacrilato de aproximadamente 50 cm de longitud y 1 litro de volumen con el fin de conseguir una muestra integrada de toda la columna de agua. Los parámetros químicos analizados en el laboratorio fueron: fósforo total, fósforo soluble reactivo, nitrato, amonio, alcalinidad y sólidos totales suspendidos (solo en 1998). Para analizar el fósforo soluble reactivo, nitrato y amonio las muestras se filtraron a través de filtros de microfibras de vidrio Whatman GF/F de poro medio 0,6 μm . Posteriormente, los filtros fueron congelados para la extracción de las clorofilas algales. Los métodos analíticos empleados están descritos en el Standard Methods (APHA, 1992).

2.2.5.- Clorofila algal.

La clorofila *a* fue extraída mediante etanol en solución acuosa al 90% (v/v). La muestra fue calentada al baño maría a 75° C durante 5 minutos. Posteriormente, los filtros fueron retirados y la muestra centrifugada para clarificar el extracto antes de su análisis en el espectrofotómetro (Finnish Standard Methods basado en Standard Methods, APHA, 1992). Este método fue utilizado tanto para la extracción de la clorofila del fitoplancton como del epifiton asociado a las plantas. En el caso del epifiton, además, se determinaron las feofitinas (APHA, 1992).

2.2.6.- *Microalgas planctónicas.*

De la muestra integrada de la columna de agua, se tomó semanalmente una submuestra para la identificación y cuantificación del fitoplancton en botellas oscuras y fijadas *in situ* con lugol. Para la identificación y el recuento de las microalgas se utilizó un microscopio invertido y se siguió el método de Utermöhl (1958). El biovolumen algal fue estimado según Rott (1981) y Wetzel & Likens (1991), y al menos 25 individuos o colonias de cada especie fueron medidas para el cálculo de sus biovolúmenes. Se calculó el índice de diversidad de Shannon-Wiener y la equitatividad a partir de la abundancia de las especies (Shannon & Weaver, 1963). La riqueza de especies fue calculada como el número de especies por muestra. Se determinó el GALD (*Greatest Axial Linear Dimension of a phytoplankton cell or colony*; Reynolds, 1984) separando las algas según presentaran GALD mayor o menor de 50 µm.

2.2.7.- *Macrófitos y microalgas epifíticas.*

El muestreo de los macrófitos sumergidos y del epifiton se llevó a cabo en los dos experimentos durante la primera (pretratamiento) y la última semana de experimentación. Se recogieron tres muestras aleatorias de plantas por mesocosmo, con un muestreador según la metodología descrita por Kornijów & Kairesalo (1994). La determinación del epifiton asociado al macrófito se realizó mediante agitación estándar en un volumen conocido de agua, para obtener una suspensión de algas que fue fijada con lugol y posteriormente con formol (concentración final 4 %). La identificación y recuento de las microalgas se realizó de forma similar a la descrita para el fitoplancton. Tras desprender el epifiton, los macrófitos fueron secados en estufa a 105 °C para la determinación de su peso seco.

2.2.8.- *Trampas para el reclutamiento de las algas desde el bentos.*

Para evaluar la migración de las algas desde el sedimento y de los macrófitos sumergidos hacia la columna de agua, se utilizaron en ambos años trampas de reclutamiento de acuerdo con la metodología descrita por Hansson (1996a) y Ståhl-Delbanco et al. (2003). Las trampas consistían en embudos de plástico con una botella de cristal en su parte posterior para recoger las algas que migraban. Una malla de 400 μm recubría el extremo abierto, permitiendo la entrada de las algas pero evitando la entrada al interior de la trampa de partículas gruesas y depredadores. Antes de situar las trampas en su lugar se rellenaban con agua filtrada del lago para reducir el riesgo de capturar algas durante el descenso de las trampas.

En el experimento de 1998, las trampas se colocaron a pocos centímetros de la superficie del sedimento, para estudiar el reclutamiento de las algas desde el sedimento hasta la columna de agua. Las trampas se colocaron durante las últimas tres semanas del experimento en ausencia de plantas. Los mesocosmos seleccionados para situar las trampas fueron aquellos con nivel de nutrientes N0 (controles) y N3 (nivel más alto), N-P en mg L^{-1} : 0-0 y 10-1 respectivamente, y en combinación con dos densidades de peces F0 (sin peces) y F2 (densidad más alta, 20 g m^{-2}). Las trampas fueron situadas dentro de los mesocosmos durante aproximadamente 66 horas. Tras este tiempo fueron cuidadosamente recogidas y fijadas *in situ* con lugol para su posterior análisis y recuento en el laboratorio.

En el experimento de 1999, las trampas fueron situadas a pocos centímetros de la superficie del macrófito sumergido, en aquellos mesocosmos con niveles de nutrientes N0 (controles), N2 (nivel intermedio) y N5 (nivel más alto) (N-P en mg L^{-1} : 0-0; 0,6-0,06 y 3-0,3) y en combinación con las tres densidades de peces ensayadas (0, 4 y 20 g m^{-2}). Además, se situó una trampa adicional en el lago cerca de los mesocosmos. El estudio del reclutamiento de algas en este año se realizó durante la semana de pretratamiento y a la mitad del experimento, durante la tercera semana de fertilización. La exposición de las trampas en los mesocosmos y el lago fue de 48 horas.

CAPÍTULO 3

TEMPORAL CHANGES OF CYANOBACTERIA IN THE LARGEST COASTAL SPANISH LAKE

Villena, M. J. & S. Romo. 2003

Archiv für Hydrobiologie, Algological Studies 109: 593-608

<http://www.schweizerbart.de>



TEMPORAL CHANGES OF CYANOBACTERIA IN THE LARGEST COASTAL SPANISH LAKE

ABSTRACT

In this work, we will present long-term changes of cyanobacteria in the largest coastal, shallow, Spanish freshwater lake (the Albufera of Valencia). The lake is used as a reservoir for rice cultivation in the surrounded lake area. The Albufera lake was in a mesotrophic state during the first half of the 20th century and at the end of 1960s, due to eutrophication, it rapidly turned into an eutrophic state with loss of submerged macrophytes and general biodiversity in the plankton, benthos and fish populations, that remains until now. Since the beginning of the century, cyanobacteria were represented in the phytoplankton of the lake, but from 1970s to 2000 became the dominant group. A total of 26 cyanobacteria species have been described between 1942 and 2000. Morphological and phenological features of the species are shortly reported in this study. Since 1991, a restoration plan of the lake started by sewage water diversion that has reduced to half planktonic chlorophyll *a* concentrations, although hypertrophic levels persist. Some alternative clear water phases appeared in which cyanobacteria contribution was reduced from 50-90 % to less 5 %. After nutrient diversion also a shift in cyanobacteria composition was observed. Large oligophotic filamentous species (mainly *Planktothrix agardhii*) were replaced by slender filamentous species (mainly *Pseudanabaena galeata*, *Planktolyngbya contorta*, *Pl. limnetica* and *Jaaginema* cf. *metaphyticum*) and chroococals (*Chroococcus dispersus*, *Ch. minutus* and *Aphanocapsa incerta*). Water stability, filament resuspension from the sediment, turbidity and benthic-planktivorous fish, were mechanisms stabilizing cyanobacteria dominance in the lake, while high flushing, nutrient depletion and increase of underwater light destabilized or prompted changes in the cyanobacteria community.

INTRODUCTION

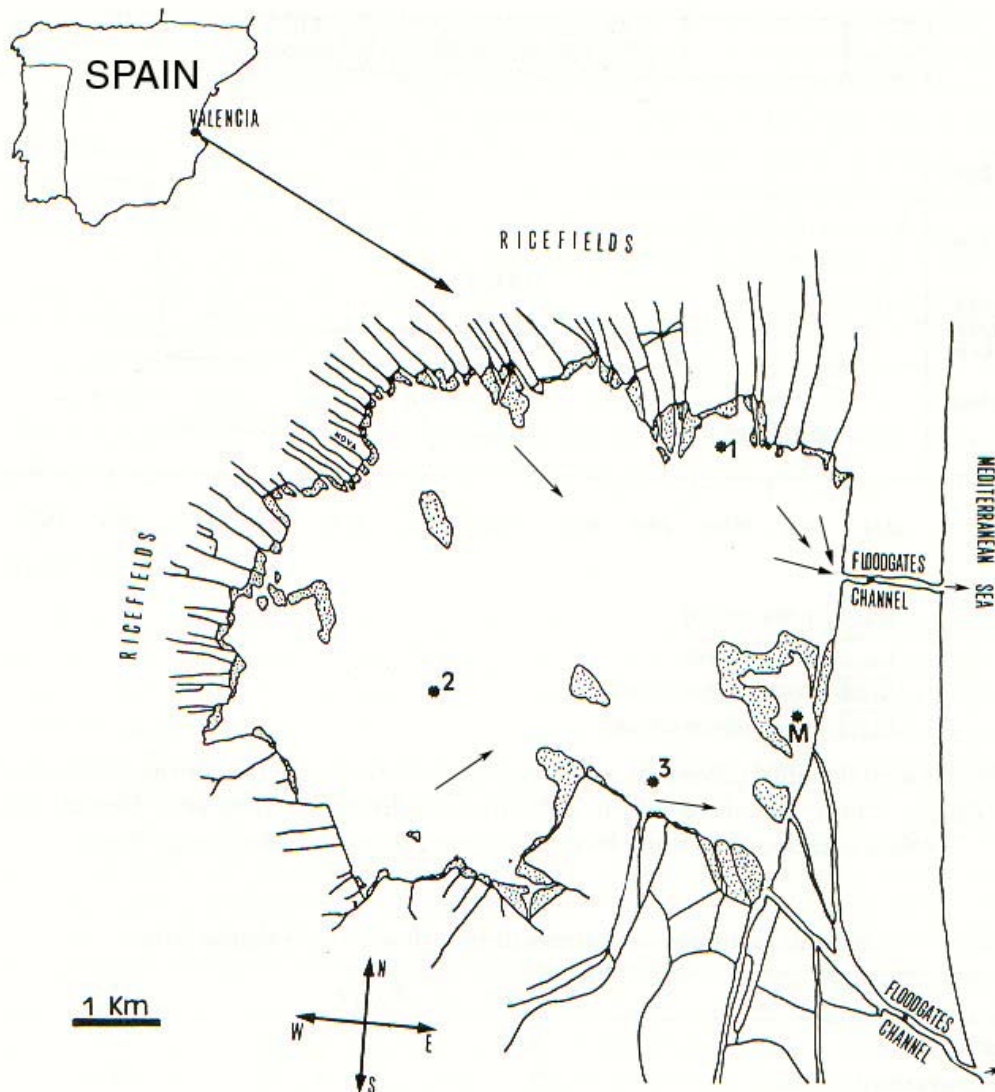
Cyanobacteria is an extensively studied group due to their success and ubiquity in aquatic systems. It has often pointed out that higher temperature is a selective factor favouring this algal group in lakes (REYNOLDS 1984), and there are some evidence related to their dominance in warmer lakes (KOMÁREK 1985, POLLINGHER & BERMAN 1991), and in food webs of shallow warmer lakes (ROMO et

al., 2002). In this way, studies on the ecology of cyanobacteria from shallow lakes located in warmer areas are scarce (for review see e.g. SCHEFFER 1998) and rare from the Mediterranean zone. Spain is characterized to have mainly wetlands and shallow lakes, some situated in the Mediterranean coast (CASADO & MONTES 1995). In this work, we will present long-term changes of cyanobacteria in the largest coastal, shallow, Spanish freshwater lake, the Albufera of Valencia. The Albufera has one of the longest data base on plankton from the Mediterranean countries. First records from the plankton of the lake were published at the beginning of the century (ARÉVALO 1917), which was a pioneer study on shallow lakes in Europe, since the incipient science of Limnology was focussed on deep lakes. During 1960s and 1970s, eutrophication severely affected the lake, when population, industry and agriculture rapidly increased in its catchment area. The lake received huge amounts of sewage waters than turned it from a mesotrophic into a hypertrophic state that remains until nowadays (DAFAUCE 1975, ROMO & MIRACLE 1993). In 1991, a restoration plan by means of sewage water diversion started in order to deviate pollutants and nutrients from the lake. This plan has not been finishing yet, but we will report some changes accounted in the dominant cyanobacteria community. In this way, only few comprehensive investigations on phytoplankton of shallow lakes undergoing changes in nutrient load have been published and all of them located in northern temperate areas (JEPPESEN et al. 1991, DOKULIL & PADISAK 1994, MOSS et al. 1996a, PADISAK & REYNOLDS 1998, KÖHLER et al., 2000). In this work, we will analyse the main cyanobacteria species and their changes from 1942 to 2000 in the Albufera of Valencia, with special focus in the last two decades, before and after nutrient diversion, aiming to ascertain their ecology in the lake.

SITE AND METHODS

The Albufera of Valencia is a shallow, freshwater, polimictic lake located in Natural Park of the Albufera (210 km²) in the Mediterranean Spanish coast (39°20'N, 0°20'W) (Fig. 1). It is the largest Spanish lagoon with a surface of 23.2 km², a mean depth of 1 m and a high water renewal time of about 10 times per year. The lake has a belt of emergent vegetation and several small islands with reed. Since the 18th century, rice has been cultivated in the surrounding areas of the lake and its surface has been reduced mostly by silting in about 70 %. Originally the lake was an extensive gulf which later became separated from the Mediterranean Sea by a sand bar. Nowadays, this bar is crossed by three channels that keep the lake connected with the sea and regulates lake water level by means of sluices gates located in the outlet channels (Fig. 1). The lake is used as a reservoir for agricultural irrigation.

Therefore, the Albufera has a particular hydrological cycle related to rice cultivation that markedly influences plankton dynamics (ROMO & MIRACLE 1993). The hydrological cycle of the lake is shown in Fig. 2.



*Fig. 1. Map of the lake of the Albufera of Valencia (Spain) showing location, outlet channels and sampling sites. Sampling sites nomenclature: **M** corresponds to the sampling point of 1980-81. Numbers **1**, **2** and **3** correspond to sampling sites for the remaining study periods.*

Phytoplankton data were collected along eleven years during the last two decades, from 1980 to 1988 (except in 1984) and from the end of 1997 to 2000. Phytoplankton samples were taken monthly or bimonthly, except for 1980-83 that were taken seasonally.

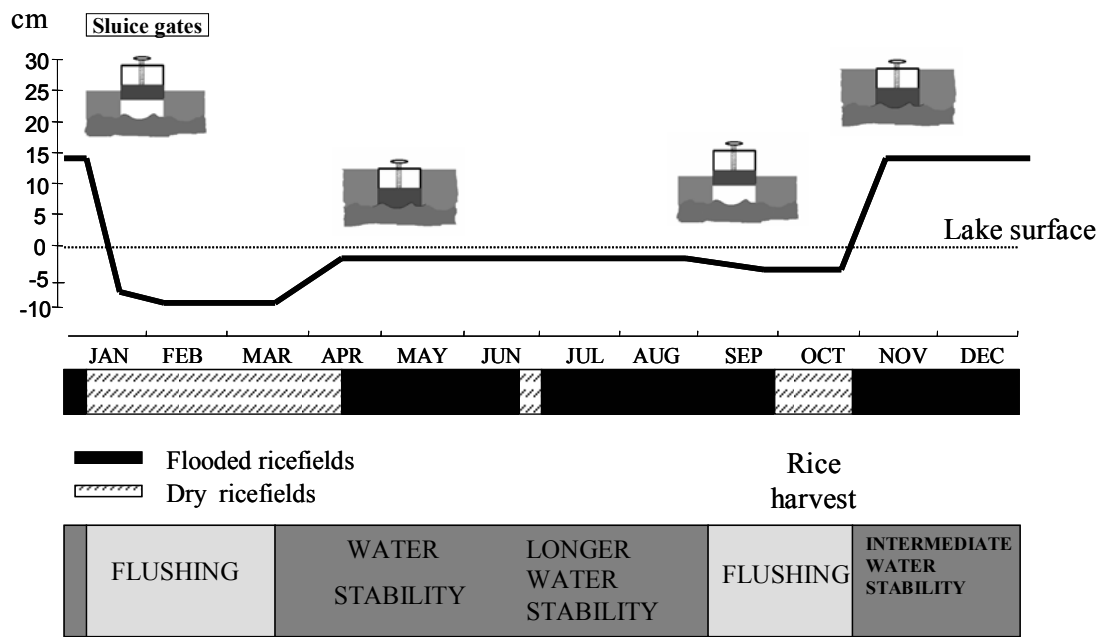


Fig. 2. General annual pattern of water-level fluctuations in the lake of the Albufera of Valencia, mainly influenced by rice cultivation in the surrounding lake area. Vertical axis values refers to water-level differences respect the lake mean depth. The lake has two annual periods of water renewal, during emptying of ricefields from January-March and during rice harvest in September-October, and periods of long or intermediate water stability during the remaining months. From January to March, the sluice gates are opened and the fields are drained for tilling and sowing. This latter is completed by the end of April or early May, being preceded by land fertilization. During summer sluices are almost closed for rice growth. From September to October, floodgates are opened to empty the fields for rice ripening and harvest. By November-December, sluices are closed again and the level of the lake is raised to flood the paddy fields for winter protection and organic matter degradation.

Simultaneously, physico-chemical variables and zooplankton were recorded according to standard methods (for details see ROMO & MIRACLE 1993, OLTRA et al. 2001). In the 1990s, nutrients concentrations in the lake were measured since 1994 onwards, while chlorophyll *a* was analyzed from 1995 onwards by the local Environmental Agency. Three sampling sites were selected because represented the spatial physical and chemical zones of the lake according nutrient loading (SORIA et al. 1987a). Since phytoplankton temporal variations were more relevant than spatial changes between sampling points (ROMO & MIRACLE 1993), the average of algal biomass and abundance between sampling locations will be represented. Algae were counted with an estimated error of less than 6 % (LUND et al. 1958). The biovolume

of phytoplankton was calculated by direct measuring and later geometrical estimation according to ROTT (1981). As aforementioned, in 1991 a restoration plan started for sewage water diversion in the catchment area. Nowadays, the project still unfinished and sewage water removal is estimated in approximately 30%.

RESULTS

Since the first records in 1942 until 2000, a total of 26 cyanobacteria species have been described for the lake of the Albufera of Valencia. They can be subdivided in three categories: dominant, subdominant and infrequent cyanobacteria. Some of the morphological and phenological features of the species are described (Fig. 3).

Dominant cyanobacteria

The species presented in this section were dominant (more 50% of relative abundance or biovolume) in the phytoplankton of the lake in some seasonal periods during 1942 and 2000.

- *Planktothrix agardhii* (Gom.) Anagnostidis et Komárek. It was a dominant species from January to May for 1980-88, but for 1997-2000 represent less than 1% of relative biovolume and had only small punctual increases (June 1998, 6 % contribution to total phytoplankton biovolume). Mean trichome length during the study was of 180 μm with cells of 3.4 x 3.2 μm .

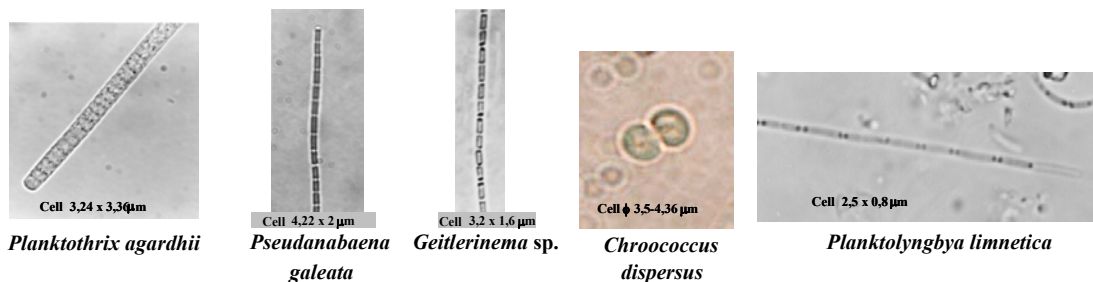
- *Pseudanabaena galeata* Böcher 1949. BLANCO (1974) described the presence of *Oscillatoria* sp. as an important species in the lake during June to February in the 1970s. Her morphological descriptions could be referred to both *Ps. galeata* or *Geitlerinema* sp. *Ps. galeata* was a dominant species for 1980-88, specially in November-December and June, with intermediate water stagnation and nutrient levels. But it became the predominant species for 1997-2000 with the maximum peaks in May. Remarks on its taxonomy and ecology can be found in ROMO (1994a, b) and ROMO et al. (1993a). The mean trichome length was of 81 μm with cells of 4.2 x 2 μm .

- *Geitlerinema* sp. This species was the third dominant oscillatorial for the period 1980-88 (ROMO & MIRACLE 1993), but it was almost absent during 1997-2000. It appeared in summer under prolonged water stagnation and depletion of phosphorus. Trichomes in average of 88 μm long with cells 3.5-1.6 μm .

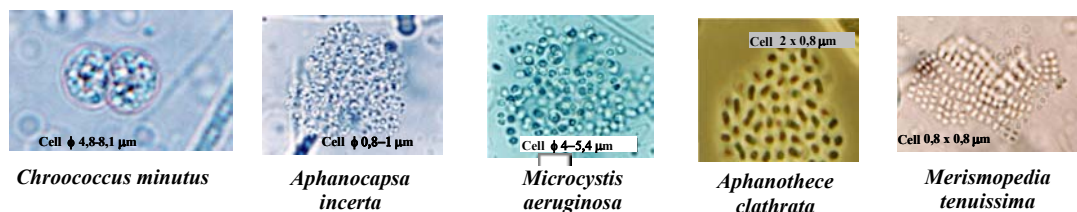
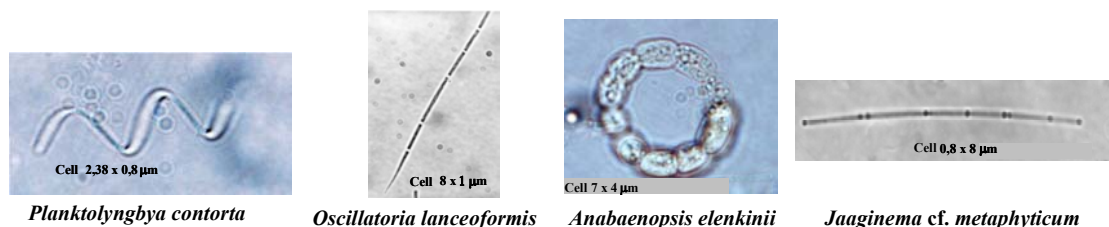
- *Planktolyngbya limnetica* Komárková-Legnerová et Cronberg 1999. This cyanobacteria has been referenced in the lake since 1942, although earlier

descriptions could correspond to other slender oscillatorial cyanobacteria. This species normally co-occurred in the Albufera with *Pl. contorta* since 1980. It peaked mostly during periods of prolonged water quiescence. The maximum populations were recorded in August 1987 (80% of the total algal density, 43% total biovolume).

DOMINANT CYANOBACTERIA



SUBDOMINANT CYANOBACTERIA



INFREQUENT CYANOBACTERIA

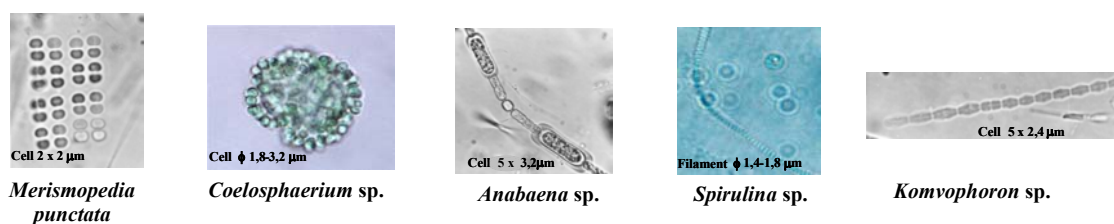


Fig. 3. Morphological characteristics of some relevant cyanobacteria from the lake Albufera of Valencia (Spain). Categories refereed in the text.

In the 1990s also peaked during summer-autumn, but the maximum populations recorded were ten-fold lower than in the 1980s (from 2 to 0.17×10^6 ind ml^{-1} , October 2000, 12 % of total algal abundance, 3 % of total algal biovolume). The mean trichome length was of 44 μm with cells of $2.5 \times 0.8 \mu\text{m}$.

- *Chroococcus dispersus* (Keissler) Lemmermann 1904. This species was together with *Ps. galeata* the most abundant cyanobacteria in the Albufera in the 1990s. Its maximum populations were in August 1999 (35 % and 62% of the total algal biovolume and abundance, respectively). It forms colonies of 2-30 cells, but normally found in the lake 2 cells per colony. Cells of 3.5-4.4 μm in diameter.

Subdominant cyanobacteria

This category comprises sometimes abundant but non-dominant cyanobacteria species (less 50% of relative abundance or biovolume) in the lake of the Albufera of Valencia, with high to moderate frequency of occurrence.

- *Chroococcus minutus* (Kützing) Nägeli 1849. It was first described in the lake in 1997. It occurred in late summer (August-September of 1997-2000), with maximum peak in August 1998 (10 % of the total phytoplankton biovolume). We observed solitary cells and also small colonies with 2-4 cells. Cells of 4.8-8.1 μm in diameter.

- *Anabaenopsis elenkinii* Miller. It is a frequently occurring species in the lake since 1980. This cyanobacteria had maximum populations during July-August of the last two study decades. It contributed in July 1985 with up 27% to total algal density and 19% of biovolume, and in July 2000 with 4 % of the total phytoplankton abundance and 14 % of biovolume. Their populations were related to warm water temperatures, water stability and low nitrogen concentrations. Mean trichome length of 62 μm with cells of $7 \times 4 \mu\text{m}$.

- *Aphanocapsa incerta* (Lemmermann) Cronberg et Komárek 1994. It was recorded during July-September for 1986-88 and September-December for 1997-2000. The maximum contribution of the population to the total phytoplankton biovolume was in December 1998, which amounted 36 % of total algae biovolume (12 % of total phytoplankton abundance). Colonies of 14 μm in average and cell size of 0.8-1 μm in diameter.

- *Aphanothece clathrata* W. et G.S. West 1906. This species normally appeared during the summer water stability, mainly in July-August for 1980-88 and 1997-2000. Its contribution to the algal biomass and abundance was normally lower than 25%, except in November 1980 (83% total biovolume, 5% in total abundance).

PARDO (1942) described the presence of *Aphanothece* sp. in the Albufera mostly during winter. Colonies about 18 μm with mean cell size of 2 x 0.8 μm .

- *Merismopedia tenuissima* Lemmermann 1898. It was found mainly in April and September-November, during 1980-88 and 1997-2000 (maximum populations in November 1998, which amounted 7 % of total phytoplankton biovolume). This cyanobacteria was also mentioned by PARDO (1942) during summer. Colonies of 23 μm long and cells of 0.8 x 0.8 μm .

- *Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing 1846. It was described as *Anacystis cyanea* (Kütz) Drouet et Daily, during summer-winter in the 1970s (BLANCO 1974). During 1980-88 appeared in July and November-December, and for 1997-2000 its greater presence was in October-November. Due to its size amounted up 65 % of total phytoplankton biovolume in some punctual months, but their population represented less 10 % in numbers during the 1980s. Similarly, in the 1990s contributed to 20 % of total phytoplankton biovolume but only 2 % of algal abundance. Colonies of 20 μm with cells of 4-5.4 μm in diameter.

- *Jaaginema* cf. *metaphyticum* Komárek. This oscillatorial cyanobacteria had maximum presence during July-October for 1980-80 and 1997-2000. Its presence in the lake could be originated from an exogenous input from the surrounding ricefields, although developed afterwards its own populations in the lake (ROMO & MIRACLE 1994b). It had an occurrence of 50% in total samples. Its populations contributed up 40% of the phytoplankton abundance in July 1983 and up 32 % abundance in August 2000. Mean trichome length was of 54 μm with cells of 8 x 0.8 μm .

- *Geitlerinema amphibium* (Ag. ex Gom.) Anagnostidis 1989. It developed in the lake mainly in September, especially during 1985-1988. It is also associated to the ricefield habitats surrounding the lake. Trichomes 220-41 μm long with cells 5-2.2 x 1.6-1.2 μm . An extense study on the taxonomy and ecology of this species in the lake is reported by ROMO et al. (1993b).

- *Oscillatoria lanceaeformis* Kolbe. Since 1980, is present mainly in May and during summer, but never above 3 % of total phytoplankton biovolume. Mean trichome length of 66 μm with cells of 8 x 1 μm .

- *Planktolyngbya contorta* (Lemmermann) Anagnostidis et Komárek. As aforementioned, it co-occurred with *Pl. limnetica* in the Albufera. It peaked mostly in July-October for 1980-88 and 1997-2000. In August 1999 it represented up 19 % of total phytoplankton biovolume. Mean trichome length of 27 μm with cells of 2.4 x 0.8 μm .

- *Cylindrospermopsis raciborskii* (Wol.) Seena. Raju. It was mainly found in July-October 1987 and 1988, amounting up 22 % of the algal biomass in October

1987. Thereafter, it was not recorded. Trichomes with mean length of 74 μm and cells of 7.2 x 2 μm .

- *Gomphosphaeria* sp. This cyanobacteria was only described in the lake by PARDO (1942) mainly during summer-autumn.

- *Chroococcus turgidus* (Kützing) Nägeli. Similarly to the previous one, the presence of this species was only referenced by PARDO (1942) during summer-autumn.

Infrequent cyanobacteria

The frequency of occurrence of these species and their contribution to the total abundance and biomass was low in the lake.

- *Anabaena* sp. Only observed sporadically in August 1999 amounting only 0.1 % of total phytoplankton biovolume. Trichomes with mean length of 154 μm and cells of 5 x 3.2 μm .

- *Anabaena* cf. *laxa* (Rabenhorst) A. Braun. Filaments only found sporadically during 1980-88. Filaments of 198 μm long in average and cells of 4.1 x 3.2 μm .

- *Coelosphaerium kuetzingianum* Nägeli 1849. It was observed in August 2000 when represented 5 % of total phytoplankton biovolume. Colonies with cells of 1.8-3.2 μm in diameter.

- *Gloeothece* sp. Referenced only in 1942 (PARDO 1942) appearing in the Albufera in January-February. There are not morphological data.

- *Komvophoron* sp. It was recorded during 1980-88 and in seven samples for the period 1997-2000, mainly in May 1999 (0.7 mg L⁻¹ that represented 0.2 % of total cyanobacteria biomass). Trichomes with cell size of 5 x 2.4 μm .

- *Merismopedia punctata* Meyen 1839. Since 1980 this cyanobacteria developed in the lake during September-November. Due to its small size, it had low contribution to the algal biovolume (less 0.3 %) and represented up 0.8 % of algal density. Colonies of 14 μm long with cell size of 2 x 2 μm .

- *Romeria* sp. It was sporadically found in 1988 (March, October and December) and 1997-2000 (May-July). The mean cell size was of 15 x 1.2 μm .

- *Spirulina* sp. It was observed in 1980-88 and in three samples for the period of 1997-2000. Mean cell size of 1.4-1.8 μm in diameter.

Table 1. Long-term changes in the phytoplankton of the lake Albufera of Valencia, from the first records in 1942 to 2000. Seasonal dominance of the main species and algal groups are showed.

| References | Spring March-May | Summer-Autumn June-December | Winter January-February |
|--|---|--|---|
| PARDO (1942) | Chlorophyta <i>Coelastrum</i> sp. <i>Pediastrum</i> sp. | Cyanobacteria <i>Chroococcus turgidus</i> <i>Gomphosphaeria</i> sp. <i>Merismopedia</i> sp. <i>Aphanocapsa</i> sp. <i>Lyngbya</i> sp. <i>Spirulina</i> sp. Dinophyta <i>Ceratium hirundinella</i> <i>Peridinium</i> sp. | Cyanobacteria <i>Aphanotece</i> sp. <i>Gloethece</i> sp. Bacillarophyta <i>Synedra ulna</i> <i>Nitzschia</i> spp. <i>Cyclotella</i> sp. <i>Navicula</i> sp. <i>Epithemia</i> sp. <i>Cymbella</i> sp. <i>Gomphonema</i> sp. <i>Pleurosigma</i> sp. <i>Amphipleura</i> sp. Chrysophyta <i>Dinobryon sertularis</i> Chlorophyta <i>Spyrogyra</i> sp. |
| BLANCO (1974) | Chlorophyta <i>Chlamydomonas</i> sp. <i>Scenedesmus quadricauda</i> <i>Pediastrum boryanum</i> Bacillarophyta <i>Synedra ulna</i> <i>Cyclotella</i> sp. <i>Campylodiscus clypeus</i> <i>Stephanodiscus astraea</i> <i>Asterionella formosa</i> <i>Diatoma</i> sp. | Cyanobacteria <i>Oscillatoria</i> sp. <i>Lyngbya limnetica</i> <i>Anacystis cyanea</i> | |
| ROMO (1991) | <i>Planktothrix agardhii</i> | Cyanobacteria <i>Geitlerinema</i> sp. <i>Pseudanabaena galeata</i> <i>Planktolyngbya subtilis</i> | <i>Planktothrix agardhii</i> |
| VILLENA & ROMO (this study) | <i>Pseudanabaena galeata</i> | Cyanobacteria <i>Chroococcus dispersus</i> <i>Pseudanabaena galeata</i> <i>Planktolyngbya contorta</i> <i>Jaaginema cf. methaphyticum</i> | <i>Pseudanabaena galeata</i> |

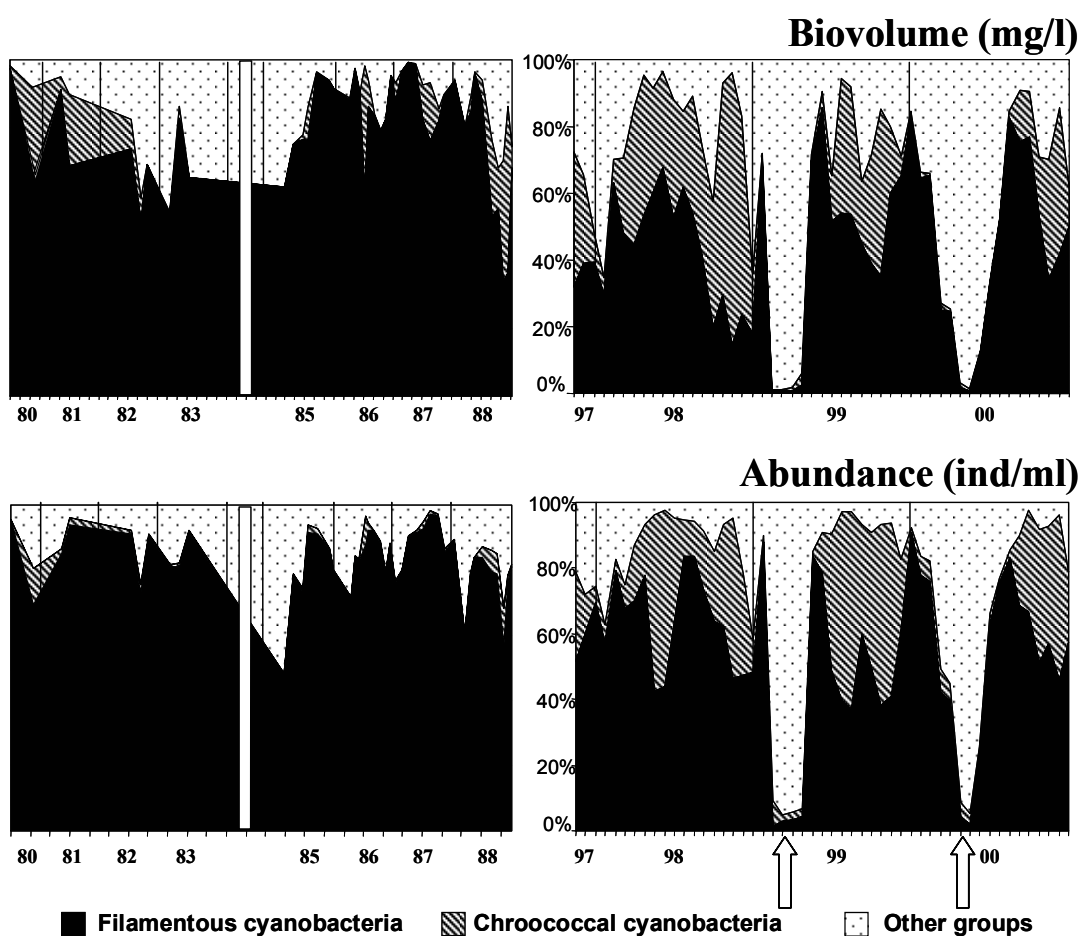


Fig. 4. Relative abundance (ind ml^{-1}) and biovolume (mgL^{-1}) of cyanobacteria in the lake of the Albufera of Valencia, for 1980-88 and 1997-2000. Percentage of filamentous and chroococcal species are represented differently to denote the increase of this latter group in recent years.

Ecology of cyanobacteria in the lake

The analysis from the long-term data of the Albufera reveals the presence of cyanobacteria in the lake since beginning of the 20th century (Table 1). During the first half of the century cyanobacteria were mostly represented by chroococals occurring mainly during summer and autumn. They coexisted seasonally with a diverse pool of other phytoplanktonic algae (Table 1), at the time when the lake was in a transparent state covered by submerged macrophytes. During 1960s and 1970s eutrophication turned the lake into a turbid state, which accelerated the lost of submerged vegetation and associated fauna, reduced planktonic species richness and in general the biotic biodiversity in the food web. Precise records on the phytoplankton of this period described the decrease of phytoplankton species

richness and the start of dominance of filamentous cyanobacteria during most part of the year (Table 1). During 1980s and 1990s cyanobacteria overwhelmed phytoplankton during the year, and the lake became in a hypertrophic turbid state without submerged macrophytes. We will further describe this period of cyanobacteria dominance to study in deep their ecology in the lake.

During 1980-1988 and 1997-2000, the percentage of cyanobacteria in the Albufera represented between 50-98 % of total algal biovolume and abundance, except during punctual periods of clear water phases after sewage water diversion. In these phases of water transparency (reaching the bottom of the lake) cyanobacteria contribution in the phytoplankton declined to 5 % and were replaced by centric diatoms and chlorophytes (Fig. 4). They took place mainly during January-March, coincidental with higher water renewal in the lake (Fig. 2). When cyanobacteria dominated Secchi disk depth was only of 15-25 cm, specially during their maxima peaks occurring with water quiescence (May-September, Figs. 2 and 4). Cyanobacteria species richness between both decades, the 1980s and 1990s, remained similar (23-21 species, respectively).

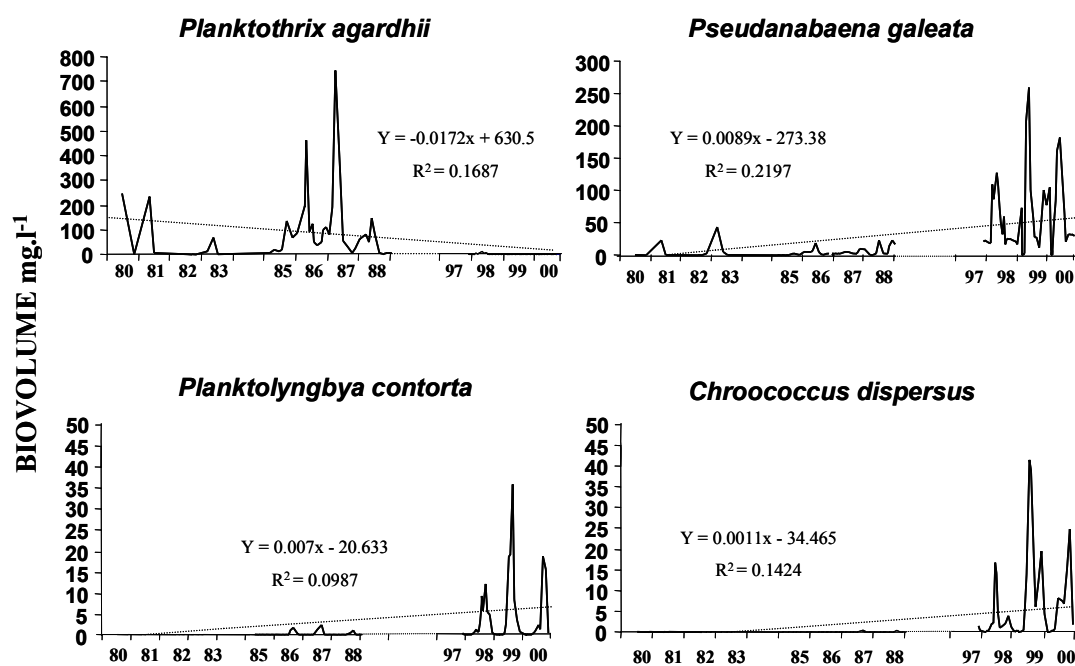


Fig. 5. Interannual changes of the dominant cyanobacteria species in the lake of the Albufera of Valencia, for 1980-88 and 1997-2000. Values for the linear regression of increase or decrease are showed.

Other symptom of water quality improvement after nutrient diversion is that chlorophyll *a* declined to half, from a mean of 318 $\mu\text{g L}^{-1}$ for 1985-88 to 163 $\mu\text{g L}^{-1}$ for 1995-2000. After nutrient diversion cyanobacteria composition also changed. Interannual dynamics of the dominant cyanobacteria showed a trend toward smaller and less oligophotic species (Fig. 5). Large filamentous cyanobacteria, mainly *Planktothrix agardhii*, was replaced by thinner oscillatoriales, such as *Pseudanabaena galeata* and *Planktolyngbya contorta*, and by chroococcal species, the main representant being *Chroococcus dispersus* (Fig. 5). In the 1980s, *Planktothrix agardhii* represented more than 50 % of the total algal biovolume, especially during April and May (1986 and 1987 reached between 460-740 mg L^{-1} of fresh weight and $2.6\text{-}3 \times 10^5$ ind L^{-1} , Fig. 5). Its population maxima were coincidental with the onset of water level stabilisation and high nutrient concentrations after ricefield fertilization. Thereafter its populations decreased ten-fold during summer and autumn, representing generally less than 25 % of the total algal abundance but up to 60 % of the total biovolume. The periodicity progressed towards *Geitlerinema* sp. in summer, with low water renewal rates and phosphate depletion, and then to *Ps. galeata* in November-December during the second period of water stability (Table 1). After the diversion of nutrients, *Ps. galeata* became the dominant cyanobacteria for the period 1997-2000 and replaced seasonally to *P. agardhii* in the lake. *Ps. galeata* amounted to 40-65 % of total phytoplankton biovolume from December to June with maximum peaks in May of 1999 (260 mg L^{-1} of fresh weight and 1.02×10^6 ind L^{-1} , Fig. 5). Afterwards, from July to November, *Ps. galeata* decreased its populations contributing with 13-36 % to the total algal biomass and 10-32 % to the algal abundance. In numbers *Chroococcus dispersus* was the most abundant cyanobacteria during these months, except in September where it co-dominated with *Planktolyngbya contorta*. Other relevant algae specially, between July and October, were *Jaaginema* cf. *methaphyticum* and *Pl. limnetica* (up to 14 % of total algal abundance), and in September and November *Aphanocapsa incerta*. The summer-autumn period was characterized by lower levels of available nutrients, but higher light intensities and reduced pressure of zooplankton grazing.

DISCUSSION

The Albufera of Valencia lake was in a mesotrophic state during the first half of the 20th century and due to eutrophication by the end 1960s, it rapidly turned into an eutrophic state with loss of submerged macrophytes and general biodiversity in the plankton, benthos and fish communities, that remains until nowadays. In recent years and after the diversion of sewage waters in 1991, there are some

symptoms of improvement in the lake water quality. Phytoplanktic chlorophyll *a* concentrations were reduced to half, although mean values ($163 \mu\text{g L}^{-1}$) still within a hypertrophic threshold (RYDING & RAST 1992). In addition, several intervals of clear water phases, which lasted until 5 weeks, occurred in recent years, where water transparency reached the bottom of the lake and cyanobacteria almost disappeared. This result seems to corroborate the bistability model proposed by SCHEFFER et al. (1993) in which two alternative equilibria states (turbid/clear phases) can be possible for shallow lakes. A reduction in nutrients in the Albufera lead to the system toward clear water phases and associated development of large Cladocera in the lake (OLTRA et al. 2001). These clear water phases are yet short and unstable, and prevent recovering of submerged macrophytes that could stabilize the clear water equilibria (MOSS et al. 1996b, JEPPESEN et al. 1998a). Although internal nutrient load by P remobilisation from the sediment have been not determined in the Albufera, this can may retard and counterbalance the positive effects of external load reduction in shallow lakes, even in flushed lakes like the Albufera (SAS 1989, JEPPESEN et al. 1991).

Restoration of the Albufera lake probably implies the idea of the reestablishment and coexistence of submerged macrophytes with cyanobacteria, such as happened at the beginning of the century. The study of long-term phytoplankton data from the Albufera shows that the presence of cyanobacteria in the plankton of this Mediterranean lake was relevant since former records and with a transparent vegetated state, and experimental studies in mesocosms suggest that in warmer shallow lakes cyanobacteria can be important components of the food web and dominate phytoplankton in both clear and turbid phases (ROMO et al. 2004). Long-term data set in the Albufera support empirically these results.

Nevertheless and in accordance with other studies (JEPPESEN et al. 1991, KÖHLER et al. 2000), the high biomass and permanent dominance of cyanobacteria in the Albufera in a turbid state during the past two decades seems partly due to high nutrients concentrations and light limitation, since shade-tolerant filamentous species outcompete other algal groups (REYNOLDS 1984; SCHEFFER et al. 1997). After nutrient diversion, we observed a replacement of cyanobacteria toward thinner filamentous species that required less nutrient concentrations but higher underwater light climate, such as e.g. *Ps. galeata* or *Pl. contorta* (ROMO 1994a, ROMO & MIRACLE 1994b). These species replaced the oligophotic strains of *P. agardhii* better adapted to low underwater light intensities and high P levels in shallow lakes (BERGER 1989, NICKLISCH et al. 1991). The maintenance of filamentous cyanobacteria in the Albufera could be also enhanced by its shallowness and wind exposed surface, that resuspended filaments from the sediment into the photic zone

and provided inocula to the plankton, similarly to that found in other large shallow lakes (BERGER & SWEERS 1988). In fact, during the periods of clear water phases in the springs of 1999 and 2000 (Fig. 4), mats of the dominant planktic filamentous cyanobacteria were observed and recorded from the sediment.

The period of hydrological stability in the lake also favours the presence of cyanobacteria. At the start of the year when ricefields are dried before preparing them for the next crop, high water renewal prompted the increase of other algal groups (specially centric diatoms and chlorophytes), but during the remaining periods of intermediate (November-December) or long water stability cyanobacteria overwhelmed the phytoplankton in the lake. Seasonally there was a shift toward smaller species during summer after prolonged periods of water quiescence. This result can be related to lower nutrient concentrations that lead to smaller sizes (GIBSON 1975, MEFFERT 1989, ROMO 1994b) and/or a top-down effect in which summer reduction of zooplankton grazing by an increase in fish predation (unpublished data) favoured edible algae, specially in the Albufera the dominance of small chroococcal cyanobacteria, such as *Chr. dispersus* and *Chr. minutus*. Some experimental results in a Mediterranean lake seems to support this effect of planktivorous fish on cyanobacteria selectivity (ROMO et al. 2004).

Summary

Since the first limnological records of the Albufera lake in the beginning of the 20th century, cyanobacteria were well represented in the phytoplankton. Eutrophication in 1960s and 1970s increased their presence, and from 1980 to 2000 overwhelmed the phytoplankton (Table 1). After nutrient diversion in 1991, algal biovolume was reduced to half, and some clear water periods shifted cyanobacteria dominance toward other algal groups. At the same time, it was observed an interannual replacement in the predominant cyanobacteria species, in which *Planktothrix agardhii*, a large oligophotic oscillatorial with high nutrient requirements, was replaced by smaller species, mainly *Pseudanabaena galeata* (Fig. 5). Prolonged water stability and nutrient depletion during rice growth in summer, enhanced the presence of smaller oscillatoriales, such as *Planktolyngbya contorta*, *Pl. limnetica* and *Jaaginema cf. metaphyticum*, while reduced zooplankton grazing by intense fish predation favoured small chroococals, such as *Chroococcus dispersus* and *Chr. minutus*. Restoration of the Albufera lake probably implies the idea of reestablishment and coexistence of submerged macrophytes with cyanobacteria in a clear water state, such as occurred in the lake at the beginning of the 20th century.

ACKNOWLEDGEMENTS

We want to thank to Juan Miguel Benavent, María Sahuquillo and the guards from the Park Natural the Albufera for their useful help during all these years sampling. We are also grateful to the *Consellería de Medio Ambiente de la Comunidad Valenciana* and the *Oficina Técnica Devesa-Albufera* for the facilities given and for supply physico and chemical data for the 1990s. This work was funded during 1997-2000 by a European Community project (Environment Project ENV4-CT97-0420).

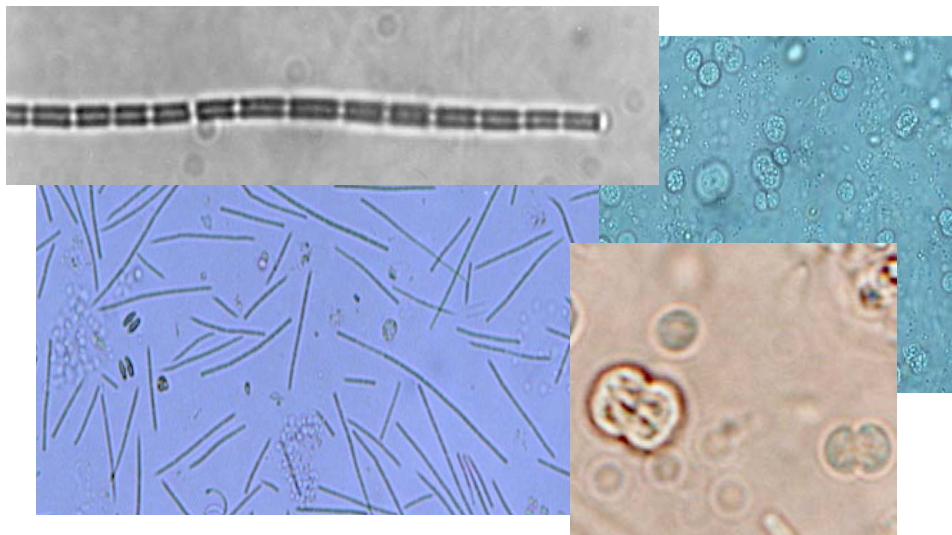
CAPÍTULO 4

PHYTOPLANKTON CHANGES IN A SHALLOW MEDITERRANEAN LAKE (ALBUFERA OF VALENCIA, SPAIN)

AFTER SEWAGE DIVERSION

Villena, M. J. & S. Romo. 2003

Hydrobiologia 506-509: 281-287



**PHYTOPLANKTON CHANGES IN A SHALLOW MEDITERRANEAN LAKE
(ALBUFERA OF VALENCIA, SPAIN) AFTER SEWAGE DIVERSION**

Villena, M.J. & Romo, S. (2003) Phytoplankton changes in a shallow Mediterranean lake (Albufera of Valencia, Spain) after sewage diversion. *Hydrobiologia* 506-509:281-287.

Enlace URL: <http://www.springerlink.com/content/q85407321v247m35/fulltext.pdf>

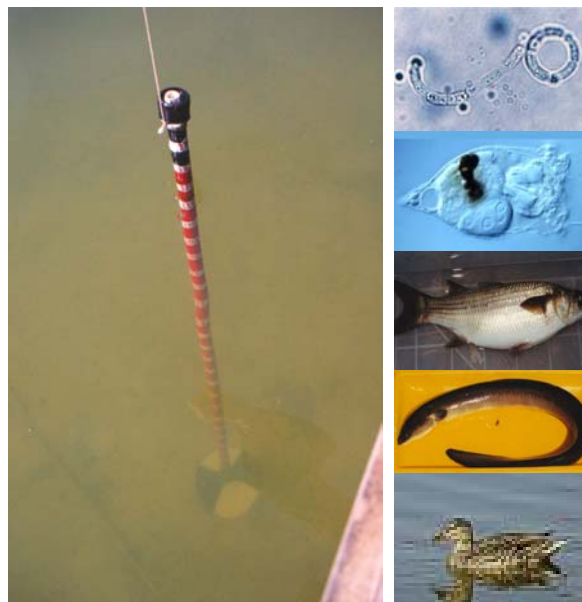
CAPÍTULO 5

RESPONSE OF A SHALLOW MEDITERRANEAN LAKE TO NUTRIENT DIVERSION: DOES IT FOLLOW SIMILAR PATTERNS AS IN NORTHERN SHALLOW LAKES?

Romo, S., M. J. Villena, M. Sahuquillo, J. M. Soria, M. Giménez, T.

Alfonso, E. Vicente & M. R. Miracle. 2005

Freshwater Biology 50: 1706-1717



**RESPONSE OF A SHALLOW MEDITERRANEAN LAKE TO NUTRIENT
DIVERSION: DOES IT FOLLOW SIMILAR PATTERNS AS IN NORTHERN
SHALLOW LAKES?**

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

Enlace URL:

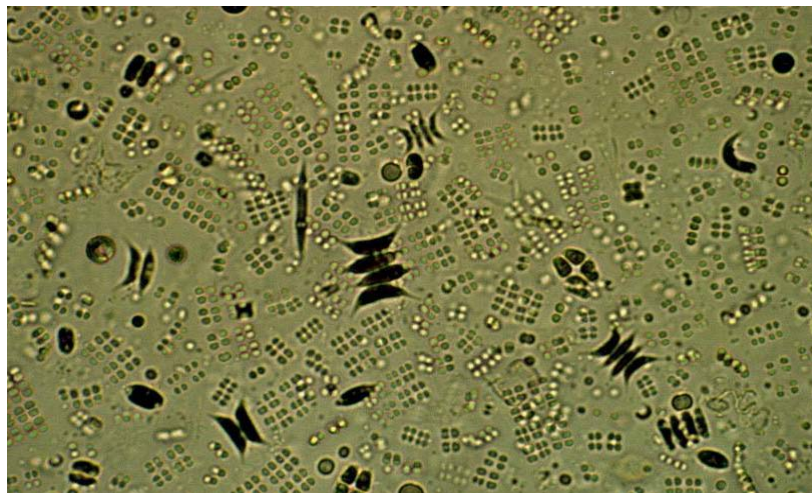
<http://ejournals.ebsco.com/direct.asp?ArticleID=4D838B4413184AA33F79>

CAPÍTULO 6

PHYTOPLANKTON STRATEGIES AND DIVERSITY UNDER DIFFERENT NUTRIENT LEVELS AND PLANKTIVOROUS FISH DENSITIES IN A SHALLOW MEDITERRANEAN LAKE

Romo, S. & M. J. Villena. 2005

Journal of Plankton Research 27 (12): 1273-1286.



**PHYTOPLANKTON STRATEGIES AND DIVERSITY UNDER DIFFERENT
NUTRIENT LEVELS AND PLANKTIVOROUS FISH DENSITIES IN A
SHALLOW MEDITERRANEAN LAKE**

Romo, S. & **M. J. Villena** (2005) Phytoplankton strategies and diversity under different nutrient levels and planktivorous fish densities in a shallow Mediterranean lake. *Journal of Plankton Research*, 27 (12): 1273-1286.

Enlace URL: <http://plankt.oxfordjournals.org/cgi/reprint/27/12/1273>

CAPÍTULO 7

EPIPHYTON, PHYTOPLANKTON AND MACROPHYTES ECOLOGY IN A SHALLOW LAKE UNDER *IN SITU* EXPERIMENTAL CONDITIONS

Romo, S., M. J. Villena & A. R. García. 2006

Aquatic Botany (enviado).



EPIPHYTON, PHYTOPLANKTON AND MACROPHYTES ECOLOGY IN A SHALLOW LAKE UNDER *IN SITU* EXPERIMENTAL CONDITIONS

ABSTRACT

The relationships of epiphyton, phytoplankton and macrophytes with nutrients (nitrogen and phosphorus) and planktivorous fish were studied in a shallow, characean, Mediterranean lake by means of two *in situ* mesocosms experiments. Diversity of planktonic and epiphytic algae significantly decreased with nutrient additions, and their chlorophyll *a* and total biovolume increased with fertilization, while macrophytes biomass declined. Biomass of submerged macrophytes was higher with total phosphorus lower than 0.05 mg L^{-1} , while at levels between 0.1 and 0.35 mg L^{-1} P epiphyton dominated and above this threshold did phytoplankton. Phosphorus levels above $0.1\text{-}0.2 \text{ mg L}^{-1}$ prevented the co-existence between charophytes, epiphyton and phytoplankton under the Mediterranean climate. The critical limit for characean disappearance is lower than that reported for shallow northern lakes. The reduction in submerged macrophytes was likely the result of phytoplankton and epiphyton growth that shaded macrophytes and probably also competed for inorganic carbon under the dominant alkaline conditions. In the 1998 experiment, growth and shading by phytoplankton caused a rapid decline of macrophytes at the highest nutrient levels (above 5 mg L^{-1} P and 10 mg L^{-1} P). The effect of fish densities on the biomass and composition of epiphyton, phytoplankton and submerged plants was almost negligible. Epiphyton and phytoplankton shared 85-88% of the species composition and most of them were tychoplanktonic. At initial conditions, algal composition from epiphyton and phytoplankton differed mainly in the percentage of diatoms in the epiphyton and dinophytes in the phytoplankton, but after nutrient additions, species composition became more similar in both, and chlorophytes and cyanobacteria dominated. Algal recruitment from the benthos was higher at nutrient levels of 0.6 mg L^{-1} N and 0.06 mg L^{-1} P, especially that of filamentous cyanobacteria. Biodiversity and ecology of epiphyton and phytoplankton were closely related in the presence of the submerged macrophytes and several factors are discussed to understand the ecology of shallow lakes in the Mediterranean zone.

INTRODUCTION

There are few studies combining phytoplankton, epiphyton and submerged macrophytes (see reviews by Sand-Jensen & Borum, 1991; Stevenson et al., 1996; Vadeboncoeur et al., 2002), which constitute some of the main primary producers coexisting in shallow lakes. The role of benthic primary producers on the ecology of shallow lakes has been mainly focussed on benthic algae associated to sediment or inert substrata more than on epiphytic algae living on submerged macrophytes (Stevenson et al., 1996; Jeppesen et al., 1998; Vadeboncoeur et al., 2002). Benthic and pelagic habitats have often been treated as discrete food webs with parallel but separate compartments of organisms. It has been suggested that the strength of the interactions between benthic and pelagic communities is strongly affected by lake size, and the direction of resource or energy flow between the two habitats is strongly influenced by nutrients (Sand-Jensen & Borum, 1991; Jeppesen et al., 1998; Vadeboncoeur et al., 2001). Benthic primary producers are more effective than phytoplankton at sequestering nutrient from the sediment, and conversely, phytoplankton may access and reduce light penetration and thus limiting periphyton and macrophytes (Sand-Jensen & Borum, 1991; Hansson, 1992). Epiphytic algae growing on submerged macrophytes utilize mainly the nutrient resources in the water column (Cattaneo & Kalff, 1980; Sand-Jensen & Borum, 1991, Williams et al., 2002), while sediment-associated algae may alternate between substrate and water as their nutrient source (Hansson, 1992).

In shallow lakes the importance of phytoplankton as main primary producer may shift to the benthic microalgae and submerged macrophytes, depending on several factors and establishing two alternative states (Scheffer et al., 1993). A high water quality in shallow lakes is associated, in general, with high benthic primary productivity of macrophytes and their related epiphytes (Moss et al., 1996b; Moss et al., 2003). Aquatic macrophytes may play a structuring role for food webs of shallow lakes, and maintaining water transparency by direct and indirect effects (Scheffer et al., 1993; Jeppesen et al., 1998; Hargeby et al., 2004). Submerged plants may reduce nutrient resuspension from the sediment (Barko & James, 1998) and compete for nutrients and other resources with phytoplankton and periphyton, increasing sinking losses of phytoplankton and influencing its algal size and biomass (Havens et al., 1996; Søndergaard & Moss, 1998; Cattaneo et al., 1998; Conde et al., 1999; Havens et al., 1999; Blindow et al., 2002). Phytoplankton in macrophyte beds are often dominated by small and motile forms, while algae with high sinking rates (e.g. diatoms and green algae) are less well represented (Balls et al., 1989; Romo et al., 1996; Søndergaard & Moss, 1998). Furthermore, the production of allelopathic

substances by plants may affect phytoplankton and periphyton (Wium-Andersen et al., 1982; Jaser, 1995; Gross, 2003; Mulderij et al., 2003), as well as higher trophic levels (Lauridsen & Lodge 1996; Burks et al., 2000).

Macrophytes provide refuges for zooplankton and habitats for invertebrates that may increase grazing on algae inside or around the edges of macrophyte beds (Timms & Moss, 1984; Lauridsen et al., 1996; Brönmark & Vermaat, 1998; Jones et al., 1998; Jones & Sayer, 2003). The degree of grazing on algae will be affected by the structure of grazer community, which in turn, is also determined by the size structure and composition of the fish community (Williams et al., 2002; Jones & Sayer, 2003). High abundance of fish may counteract the refuge effect on zooplankton in dense macrophyte beds and zooplankton may even be chased out from the macrophyte refuge by behavioural cascades within the fish community (Jeppesen et al., 1998; Romare & Hansson, 2003). Submerged macrophytes can also influence the structure of vertebrates, increasing, for instance, diversity of habitats and food resources (Mitchell & Perrow, 1998). Moreover, energetic links between pelagic and benthic food webs are relevant and stable isotope analyses have indicated that up to 50% of the carbon assimilated by fish can be originally fixed by periphyton (Hecky & Hesslein, 1995; Blumenshine et al., 1997). The relative importance of the above-mentioned factors may vary with climate, lake morphology, and plant composition and density among other factors (Moss et al., 1996b; Jeppesen et al., 1998; Scheffer, 1998; Mazzeo et al., 2003).

The traditional view that the phytoplankton community of aquatic systems is isolated from the benthic community is especially untenable in shallow lakes and littoral zones of deep lakes (Hansson, 1996a, b; Schweizer, 1997; Ståhl-Delbanco et al., 2003). Alternatively, the water column and the benthos can be regarded as a continuum of potential habitats for the organisms, especially for the algae (Boero et al., 1996). Recruitment of algae from the benthos, although less studied, may be an important factor for the ecology of algae in shallow lakes and littoral zones of deep lakes (Hansson et al., 1994; Hansson et al., 1996a; Ståhl-Delbanco et al., 2003; Verspagen et al., 2005). Some species and specially cyanobacteria can form resting stages at the sediment under unfavourable environmental conditions and can be hatched to the water phase at more favourable conditions, for instance, by an increase in nutrient levels in the water column. Further knowledge about these processes is crucial to understand the ecology of algae in shallow lakes and ascertain the mechanisms for initiating algal blooms and turbid states.

There are few studies dealing simultaneously with the ecology of phytoplankton, epiphyton and macrophytes, perhaps owing to their different methodological approaches (Sand-Jensen & Borum, 1991), and even more rare are

studies of these primary producers under *in situ* experimental conditions (Williams et al., 2002). Nutrients and predation can be driving factors affecting their biomass and composition in shallow lakes. The present investigation reports the different responses and the relationships between phytoplankton, epiphyton and submerged macrophytes in a shallow Mediterranean lake, under different nutrient levels and planktivorous fish densities during two years mesocosm experiments. The structure of phytoplankton and epiphyton communities will also be examined and compared on the view of the potential algal selectivity of habitats depending on the testing variables. Algal recruitment from the benthos to the water column, as well as how this was affected by nutrients and the presence of planktivorous fish was also determined.

MATERIAL AND METHODS

Study site

Two mesocosm experiments were carried out in a freshwater, shallow, 0.5 ha lake (Lake Xeresa) located in the wetland of Xeresa, 65 km south of Valencia on the east Spanish Mediterranean coast (39° 06' N, 0° 12' W). The lake is mainly fed by groundwater and rainfall. Minimum water levels occur during summer due to evaporation and water withdrawal for use in agriculture. Maximum depths are reached during autumn-winter as a result of short, but intense rainfalls. During the experiments in summer, water depth gradually fell in the lake and mesocosms from 80 to 58 cm during 1998 and from 78 to 26 cm during 1999. The lake is completely covered by submerged macrophytes, mainly *Chara hispida*, together with *Chara vulgaris* var. *vulgaris* and *Chara aspera* and the shores are surrounded by a belt of *Phragmites australis*.

Enclosure experiments

The experiments lasted six weeks during summers of 1998 (8 June to 14 July) and 1999 (14 June to 21 July). Thirty-six mesocosms were made from polyethylene film (125 µm wall thickness) supported at the top and bottom by circular plastic hoops, 1 m in diameter. The bottom hoops were buried in the sediment of the lake, giving polyethylene cylinders open to the atmosphere and to the lake bottom and its plant community. The top hoops of the mesocosms were supported by a frame of wood and plastic tubing.

In 1998, three fish-density (0, 4 and 20 g fresh mass m⁻²) and four nutrient-loading (N-P in mg L⁻¹: 0-0, 1-0.1, 5-0.5 and 10-1) treatments were applied. In the 1999 experiment, the fish-density treatments were the same as in 1998, and six nutrient treatments covering a narrower range were used (N-P in mg L⁻¹: 0-0, 0.3-0.03, 0.6-0.06, 0.9-0.09, 1.5-0.15, 3-0.3). Treatments were randomized in a block design. Nutrient loadings were designated N0 (control) to N3 in 1998 and N0 to N5 in 1999. Nutrient solutions were added as mixtures of sodium nitrate and potassium dihydrogen phosphate at weekly intervals. Before fish and nutrient additions, pre-existing fish were removed by electrofishing. The fish species used in the experiments was the mosquitofish, *Gambusia holbrooki*, which is an ovoviviparous visual predator on zooplankton, widely distributed in the lake, as well as in other Spanish shallow lakes (Blanco et al., 2003). In 1998, only male fish were stocked, while in 1999 males and females were used. During the experiments, the enclosures were visually checked twice a week and dead fish replaced, though this need for replacement was infrequent after the first week.

Samples from the mesocosms and an additional sample from the open lake were taken during the experiments. Sampling started a week before fish and nutrients were added to monitor initial conditions. Phytoplankton was sampled at a weekly interval. Planktonic samples were taken with a tube sampler integrating the water column. Phytoplankton samples were preserved *in situ* for later counting and biovolume calculated according to Rott (1981) and Wetzel & Likens (1991). Planktonic chlorophyll *a* was extracted from GF/F filtered samples into 90% ethanol and measured spectrophotometrically. Epiphyton and submerged macrophytes were sampled during both experiments at the pre-treatment week and at the end of the experiments. Three plants samples were randomly taken in each enclosure with a Kornijow's sampler. Epiphytic algae attached to submerged plants were detached by standardized shaking and an aliquot of the plant-free sample fixed for later analysis of epiphyton composition. Biovolume of epiphyton was calculated as described above for phytoplankton. A further aliquot was used for epiphytic chlorophyll *a* determination, following the same method as for phytoplankton chlorophyll *a*. After epiphyton was removed, plants were dried at 105°C and weighed. Species richness was calculated as number of species per sample. The Shannon-Wiener diversity index based on the species abundance of phytoplankton and epiphyton was calculated according to Shannon and Weaver (1963). Further information on water chemistry, zooplankton and top-down interactions during the experiments are reported in Romo et al. (2004). The study presented here constitutes an independent part of a pan-European study on the ecology of shallow lakes (Stephen et al., 2004).

Algal recruitment

In 1999, algal traps were set in the control (N0), intermediate (N2) and the highest nutrient level (N5) mesocosms in combination with the three fish densities, during the pre-treatment week and in the middle of the experiment (third week after fertilization). An additional algal trap was also located in the open lake nearby the mesocosms. The methods used for algae recruitment are reported in detail by Hansson (1996a) and Ståhl-Delbanco et al. (2003). The traps consisted of a plastic funnel, facing down, which is attached to a glass bottle. The openings were covered with mesh size of 400 μm to allow algae to move, but preventing large particles and predators entering the traps. Later analysis of the samples under the microscope showed its effectiveness. Before lowering the traps, they were filled with filtered lake water to minimize the risk of trapping organisms from the water column when lowering. Traps were left in the enclosures just above the macrophyte bed during approximately 48 h, and thereafter they were removed and the bottles content preserved *in situ* with Lugol's solution for later determination of algal composition.

Statistical methods

A one-way ANOVA analysis confirmed that there were no significant differences in the mesocosms in the pre-treatment week for epiphyton, phytoplankton and plant biomass and algal recruitment ($p > 0.05$). Data from the experiments were tested by an ANOVA and when significant differences were found a Student's t-test or Tukey's test were used to illuminate specific differences between treatments. Data were log-transformed when necessary for statistical normality and otherwise analysed by a non-parametric test. Spearman's and Pearson's correlations were used to determine the relationships between pairs of variables. To compare phytoplankton and epiphyton data which have different units, both variables were rescaled on a range of zero to one, after dividing by their respective maximum values across samples, and the obtained matrices analysed and compared by a Wilcoxon's test. Algal recruitment was analysed by a one-way ANOVA or Kruskal-Wallis's test.

RESULTS

Epiphyton, phytoplankton and macrophyte responses

Nutrient concentrations in the lake during the pre-treatment week were low and similar during the two experiments, but chlorophyll *a* and biovolume of the epiphyton and phytoplankton were higher in 1999 than in 1998 (Table 1). The contribution of cyanobacteria in the epiphyton and phytoplankton was also slightly higher in 1999 (Table 1). Initial biomasses of characeans were similar in both years (Table 1).

Table 1. Limnological initial lake conditions (pre-treatment week). Nomenclature nd= not data.

| | 1998 | | 1999 |
|--|-------|-------------------------------------|-------|
| Temperature (°C) | 26.1 | | 28.6 |
| pH | 8.9 | | 8.7 |
| Alkalinity (meq L ⁻¹) | 2.6 | | nd |
| Conductivity (µS cm ⁻¹) | 1467 | | 2260 |
| Total phosphorus (mg L ⁻¹) | 0.017 | | 0.022 |
| Ortophosphate (mg L ⁻¹) | 0.001 | | 0.001 |
| Nitrate (mg L ⁻¹) | 0.001 | | 0.002 |
| Ammonium (mg L ⁻¹) | 0.027 | | 0.008 |
| Phytoplankton | | | |
| Phytoplankton chlorophyll <i>a</i> (µg L ⁻¹) | 3.4 | | 11 |
| Phytoplankton biovolume (mm ³ L ⁻¹) | 0.8 | | 11 |
| Dominant species biovolume (%) | | | |
| <i>Cylindrospermum</i> cf. <i>muscicola</i> | 27 | <i>Pseudanabaena galeata</i> | 43 |
| <i>Peridinium umbonatum</i> | 20 | <i>Chroococcus minutus</i> | 16 |
| <i>Mougeotia</i> sp. | 19 | <i>Cy.</i> cf. <i>muscicola</i> | 12 |
| <i>Pseudanabaena galeata</i> | 5 | <i>Coelosphaerium kuetzingianum</i> | 7 |
| <i>Cryptomonas erosa</i> | 5 | <i>Cryptomonas erosa</i> | 5 |
| Phytoplankton algal diversity (bits ind ⁻¹) | 3.5 | | 3.9 |
| Species richness (taxa per sample) | 29 | | 30 |
| Epiphyton | | | |
| Epiphyton chlorophyll <i>a</i> (µg g ⁻¹ dry mass) | 23 | | 193 |
| Epiphyton biovolume (mm ³ g ⁻¹ dry mass) | 3 | | 191 |
| Dominant species biovolume (%) | | | |
| <i>Cylindrospermum</i> cf. <i>muscicola</i> | 50 | <i>Pseudanabaena galeata</i> | 32 |
| <i>Mougeotia</i> sp. | 9 | <i>Cy.</i> cf. <i>muscicola</i> | 25 |
| <i>Rhopadolia gibba</i> | 9 | <i>Chroococcus minutus</i> | 24 |
| <i>Pseudanabaena galeata</i> | 6 | <i>Planktolyngbya limnetica</i> | 5 |
| <i>Gomphonema</i> sp. | 4 | | |
| Algal diversity (bits ind ⁻¹) | 2.5 | | 3.5 |
| Species richness (taxa per sample) | 29 | | 34 |
| Macrophyte (g dry mass per sample) | 8.6 | | 7.1 |

A negative relationship was found between chlorophyll *a* of epiphyton and phytoplankton with macrophyte biomass in both experiments (Fig. 1). Nutrient levels enhanced biomass of epiphyton and phytoplankton, while reduced macrophyte biomass (Table 2). Submerged macrophytes regressed negatively with total phosphorus and biomass of characean was higher at total phosphorus levels lower than 0.05 mg L⁻¹; and levels above 0.1-0.2 mg P L⁻¹ prevented the co-existence between charophytes, epiphyton and phytoplankton (Fig. 2). In 1998, the rapid phytoplankton growth and the algal turbidity after the first week of fertilization at the N2 and N3 mesocosms caused the disappearance of macrophytes by the penultimate week of the experiment. In both experiments, epiphyton increased exponentially with phosphorus fertilization and grew at lower nutrient concentrations than phytoplankton that increased linearly (Fig. 2). In 1999, this pattern was also observed for nitrate (Fig. 3). Maximum epiphyton growth was attained with total phosphorus values between 0.1 and 0.35 mg L⁻¹ and with nitrate between 0.002 and 0.007 mg L⁻¹, above these levels, phytoplankton rate of increase was higher than that of epiphyton (Figs. 2 and 3).

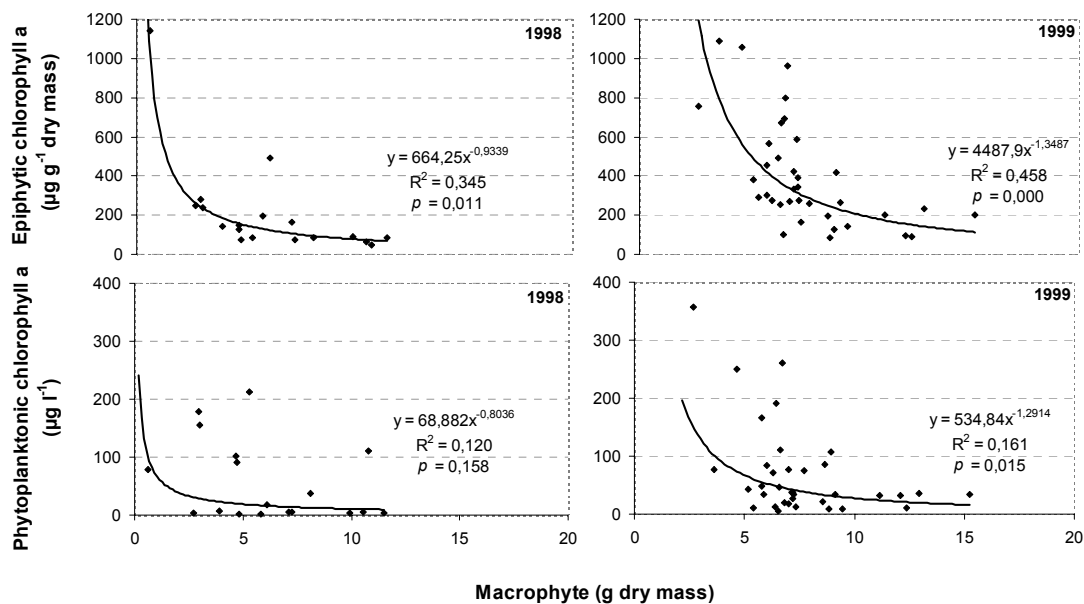


Fig. 1: Relationships between macrophyte biomass and epiphytic and phytoplanktonic chlorophyll *a* at the end of the mesocosm experiments in 1998 and 1999.

Table 2. Summary of statistics of the variables measured in the mesocosm experiments in 1998 and 1999 for the last week. Values for phytoplankton and epiphyton groups are biovolumes ($\text{mm}^3 \text{L}^{-1}$). Probabilities * $P < 0.05$ ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, n.s. = not significant. Arrows indicate a positive (\uparrow) or negative (\downarrow) response to the treatments.

| | 1998 | | | 1999 | | |
|-------------------------------------|------------------|------------------|------|------------------|----------------|------|
| | N | F | N*F | N | F | N*F |
| Phytoplankton | | | | | | |
| Algal chlorophyll <i>a</i> | *** \uparrow | * \downarrow | n.s. | *** \uparrow | n.s. | n.s. |
| Total Phytoplankton biovolume | n.s. | n.s. | n.s. | *** \uparrow | n.s. | n.s. |
| Total Phytoplankton abundance | ** \uparrow | n.s. | n.s. | *** \uparrow | *** \uparrow | n.s. |
| Cyanobacteria | *** \uparrow | n.s. | n.s. | *** \uparrow | n.s. | n.s. |
| Chroococcal Cyanobacteria | *** \uparrow | n.s. | n.s. | *** \uparrow | n.s. | n.s. |
| Filamentous Cyanobacteria | *** \uparrow | n.s. | n.s. | n.s. | * \downarrow | n.s. |
| Chlorophyceae | *** \uparrow | n.s. | n.s. | * \uparrow | n.s. | n.s. |
| Cryptophyceae | n.s. | n.s. | n.s. | n.s. | n.s. | n.s. |
| Bacillariophyceae | n.s. | n.s. | n.s. | n.s. | n.s. | n.s. |
| Dinophyceae | ** \downarrow | n.s. | n.s. | n.s. | n.s. | n.s. |
| Euglenophyceae | *** \downarrow | n.s. | n.s. | n.s. | n.s. | n.s. |
| Shannon-Wiener diversity | n.s. | n.s. | n.s. | *** \downarrow | n.s. | n.s. |
| Species richness | ** \downarrow | n.s. | n.s. | * \downarrow | n.s. | * |
| Epiphyton* | | | | | | |
| Algal chlorophyll <i>a</i> | n.s. | n.s. | n.s. | *** \uparrow | n.s. | n.s. |
| Total Epiphyton biovolume | n.s. | n.s. | n.s. | ** \uparrow | n.s. | n.s. |
| Total Epiphyton abundance | n.s. | n.s. | n.s. | ** \uparrow | n.s. | n.s. |
| Cyanobacteria | n.s. | n.s. | n.s. | ** \uparrow | n.s. | n.s. |
| Chroococcal Cyanobacteria | n.s. | n.s. | n.s. | ** \uparrow | n.s. | n.s. |
| Filamentous Cyanobacteria | *** \downarrow | *** \downarrow | ** | n.s. | n.s. | n.s. |
| Chlorophyceae | * \uparrow | n.s. | n.s. | * \uparrow | n.s. | n.s. |
| Cryptophyceae | * \downarrow | n.s. | n.s. | n.s. | n.s. | n.s. |
| Bacillariophyceae | n.s. | n.s. | n.s. | n.s. | n.s. | n.s. |
| Dinophyceae | n.s. | n.s. | n.s. | n.s. | n.s. | n.s. |
| Euglenophyceae | n.s. | n.s. | n.s. | n.s. | n.s. | n.s. |
| Shannon-Wiener diversity | ** \downarrow | n.s. | n.s. | *** \downarrow | n.s. | n.s. |
| Species richness | n.s. | n.s. | n.s. | n.s. | n.s. | n.s. |
| Macrophyte (g dry mass per sample)* | n.s. | n.s. | * | n.s. | n.s. | n.s. |

* N in 1998 only N0 and N1

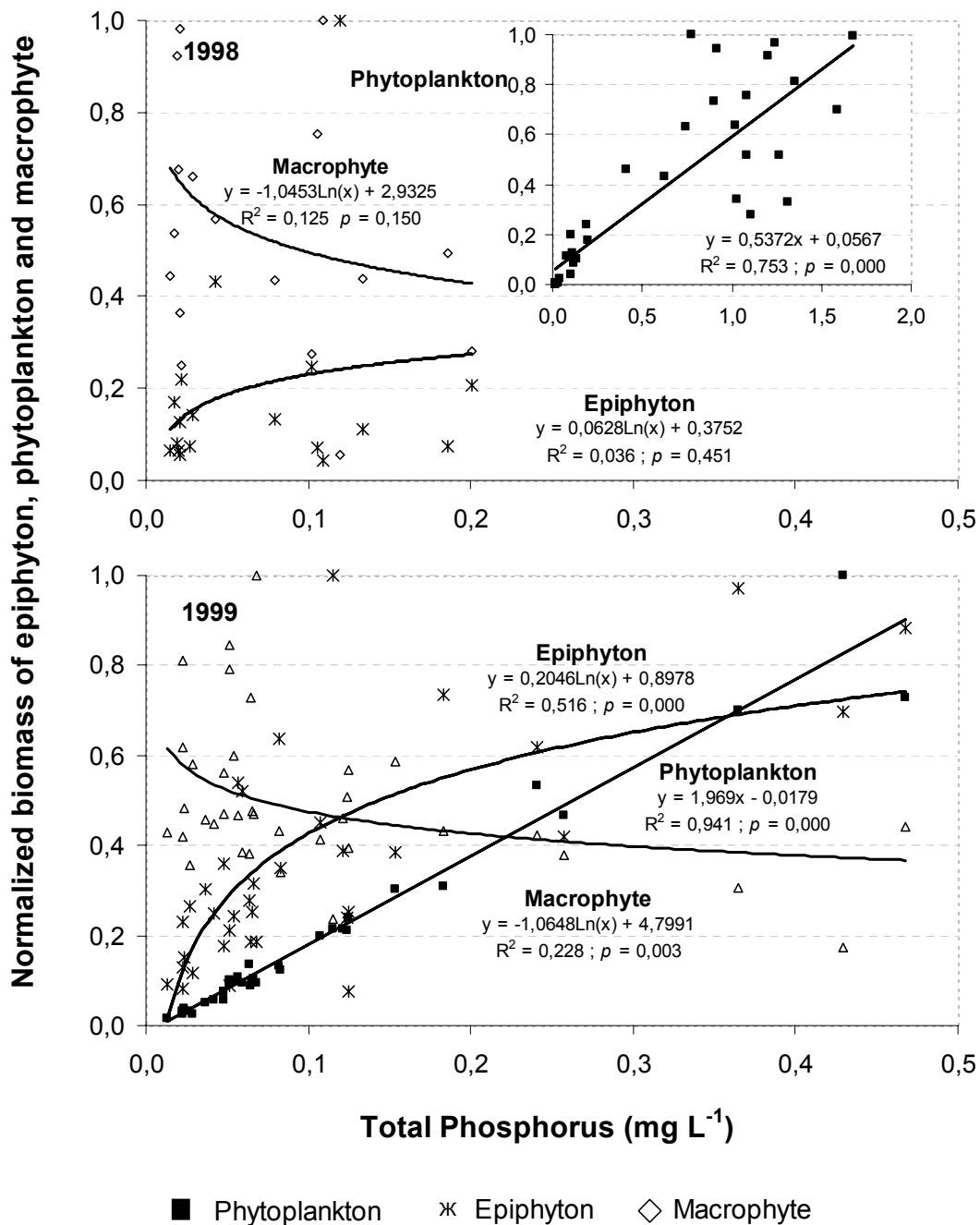


Fig. 2: Relationships between normalized biomass of epiphyton, phytoplankton and characean with total phosphorus at the end of the mesocosm experiments in 1998 and 1999. Data for 1998 correspond to nutrient treatments N0 and N1, because plants disappeared before ending the experiments at higher nutrient levels.

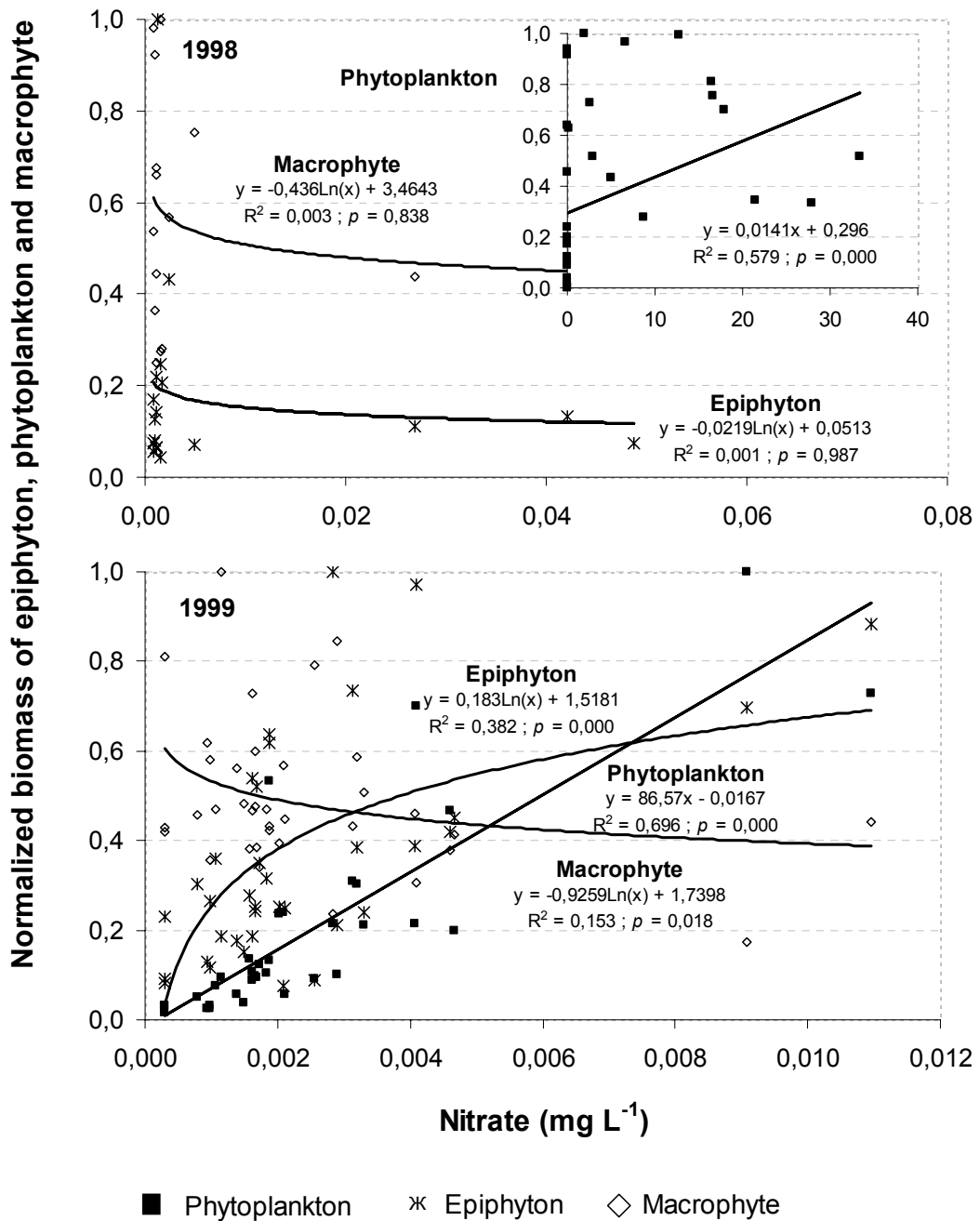


Fig. 3: Relationships between normalized biomass of epiphyton, phytoplankton and characean with nitrate at the end of the mesocosm experiments in 1998 and 1999. Data for 1998 correspond to nutrient treatments N0 and N1, because plants disappeared before ending the experiments at higher nutrient levels.

Total biovolume and abundance of epiphyton and phytoplankton also increased with nutrient additions (Table 2), especially the contribution of total cyanobacteria and chlorophytes (Table 2). Filamentous cyanobacteria, however, increased in the phytoplankton but decreased in the epiphyton in 1998 (Table 2). The biovolume of the other algal groups had not a significant response or decreased with increasing nutrients (cryptophytes in the epiphyton, and euglenophytes and dinophytes in the phytoplankton) (Table 2).

In the two experiments, fish effect was negligible except for filamentous cyanobacteria that were more abundant in the epiphyton and phytoplankton in the fishless mesocosms (Table 2). There was a negative relationship between fish densities and *Pseudanabaena galeata* Bösh populations in the epiphyton and phytoplankton (in 1998, epiphyton $F=11.78$, $p<0.011$; in 1999, phytoplankton $F=5.39$, $p<0.05$ and epiphyton $F=3.44$, $p=0.05$). In 1999, *Scenedesmus ecornis* (Ehr.) Chod. and *Merismopedia tenuissima* Lemm. were also more abundant in the mesocosms without fish (epiphyton $F=13.66$, $p<0.001$ and $F=4.13$, $p<0.05$ respectively, and *Sc. ecornis* in the phytoplankton $F=4.05$, $p<0.05$).

Comparative structures of epiphyton and phytoplankton

In 1998, from a total of 91 species recorded in the epiphyton and phytoplankton only 3% of the species were euplanktonic (*Peridinium umbonatum* Stein, *Cryptomonas erosa* Ehr. and *Rhodomonas minuta* Skuja), while 12% were only found in the epiphyton, mostly diatoms (*Achnanthes minutissima* Kütz., *Ephitemia* sp., *Gomphonema* sp., *Mastogloia smithii* Thwaites, *Navicula* sp1, *Navicula* sp2, *Nitzschia dissipata* Kütz., *Pinnularia tabelaria* Ehr., *Rhopalodia gibba* (Ehr.) O. Muller and *Gomphoneis olivacea* Hornemann) and a desmid (*Cosmarium trilobulatum* Rein.). Similar results were found in 1999, where from a total of 75 species recorded, there were the same euplanktonic and epiphytic species (except *Gomphoneis olivacea*). In both years, epiphyton and phytoplankton shared more than 85% of the species composition and most of them were tychoplanktonic. Shannon-Wiener diversity of the epiphyton and phytoplankton decreased with nutrients, while only species richness of phytoplankton declined with fertilization (Table 2).

The composition of epiphyton and phytoplankton differed more significantly during the pre-treatment week than at increasing nutrient levels (Table 3, Fig. 4). Cryptophytes and diatoms, which had more representative euplanktonic

and benthic species, respectively, were the main groups maintaining more differences after nutrient fertilization (Table 3).

Table 3. Comparative analysis between phytoplankton and epiphyton for normalized data (see material and methods for details). Probabilities * $P < 0.05$ ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, n.s. = not significant.

| | 1998 | | | 1999 | | | | | | |
|----------------------------|--------|--------|-----|--------|--------|-----|-----|-----|-----|-----|
| | Week 0 | Week 5 | | Week 0 | Week 5 | | | | | |
| | | N0 | N1 | | N0 | N1 | N2 | N3 | N4 | N5 |
| Algal chlorophyll <i>a</i> | *** | ** | n.s | *** | * | n.s | * | * | n.s | n.s |
| Total algal biovolume | *** | ** | * | *** | * | n.s | n.s | n.s | n.s | n.s |
| Cyanobacteria | *** | ** | * | *** | * | n.s | n.s | n.s | n.s | n.s |
| Chroococcal Cyanobacteria | *** | ** | * | *** | * | n.s | n.s | n.s | n.s | n.s |
| Filamentous Cyanobacteria | *** | ** | n.s | *** | n.s | n.s | * | * | n.s | n.s |
| Chlorophyceae | *** | ** | n.s | n.s | n.s | n.s | n.s | n.s | n.s | n.s |
| Cryptophyceae | *** | n.s | n.s | *** | n.s | * | * | * | ** | * |
| Bacillariophyceae | *** | ** | ** | *** | * | n.s | * | * | * | n.s |
| Dinophyceae | *** | * | n.s | *** | n.s | n.s | n.s | n.s | n.s | n.s |
| Euglenophyceae | *** | n.s | n.s | * | n.s | n.s | n.s | n.s | n.s | n.s |
| Shannon-Wiener diversity | *** | * | n.s | * | n.s | n.s | n.s | * | n.s | n.s |
| Species richness | n.s | * | ** | *** | n.s | n.s | * | n.s | n.s | * |

In 1998, abundance of epiphyton increased from 8 ± 1 to $137 \pm 44 \times 10^6$ individuals g^{-1} dry mass at N1 (Fig. 4). Some species were favoured by the nutrient addition (N1), such as the small chlorophyta *Scenedesmus ecornis* ($F=33.77$, $p < 0.001$, $n=18$) and the chroococcal cyanobacteria *Merismopedia tenuissima* ($F=30.14$, $p < 0.001$, $n=18$), which constituted 50% and 10%, respectively, of the total abundance, while *Cylindrospermum* cf. *musciicola* populations declined ($F=8.178$, $p < 0.01$, $n=18$). In this year, total abundance of epiphyton also increased in the lake and control mesocosms (from $8 \pm 1 \times 10^6$ to 27 ± 4 and 38×10^6 individuals g^{-1} dry mass, Fig. 4), but the dominant algae were pennate diatoms (mainly *Navicula*, *Rhopalodia*, *Gomphonema*) and filamentous cyanobacteria (mainly *Ps. galeata* and *Cylindrospermum* cf. *musciicola*) (Fig. 4). In 1999, however, in the lake and control mesocosms, the total epiphyton abundance decreased during the experiment (from a mean of 135 ± 6 to 48 ± 5 and 86×10^6 individuals g^{-1} dry mass),

with predominance of chroococcal and filamentous cyanobacteria (*Spirulina* sp. and *Planktolyngbya limnetica* Koma.-Legn.-Cron., Fig. 4). In 1999, the epiphyton and phytoplankton ended in the nutrient fertilized mesocosms with the dominance of chroococcal cyanobacteria (Fig. 4).

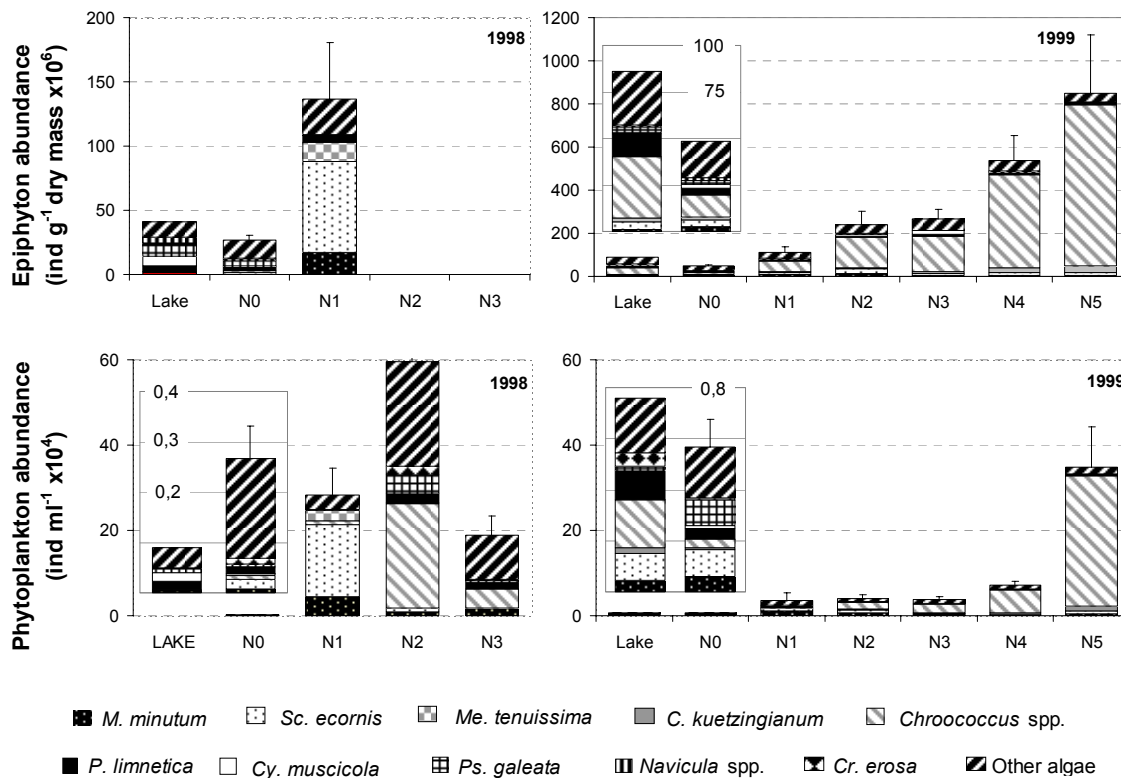


Fig. 4: Total epiphyton and phytoplankton abundance and those of the main species in the lake and mesocosms during experiments in 1998 and 1999. For nutrient concentration details see material and methods. Bars represent overall treatment mean values and standard errors for the last week. Notice the different y-scale for the open lake and the N0 mesocosms.

Algal recruitment

The total algal recruitment in the pre-treatment week during the 1999 experiment was in average of $14 \pm 2 \times 10^6$ individuals $m^{-2} d^{-1}$. The more abundant algae recruited were *Peridinium umbonatum* (mean 79% of the total algae recruited) and the filamentous cyanobacteria, *Pseudanabaena galeata* and *Cylindrospermum muscicola* (mean 10% and 6% of the total algae recruited, respectively). In the lake, recruitment was about 19×10^6 individuals $m^{-2} d^{-1}$ during the experiment, while in

the control mesocosms (N0) numbers of recruited algae doubled between the pre-treatment and the third week of the experiment (from 17 to 33 x 10⁶ individuals m⁻² d⁻¹), having similar species composition, but with different percentages (Fig. 5). Thus, in the lake, *P. umbonatum* represented 94% of total algae in the traps and the recruitment contributed with 37% to its planktonic populations, with lesser amounts recruited of *Chroococcus minutus* (4% of total algae) and *Cy. muscicola* (2% of total recruitment). In the control mesocosms, *P. umbonatum*, *Ch. minutus* and *Ps. galeata* represented 54%, 29% and 6% of total algae recruited, being the contribution of the recruitment to their phytoplanktonic populations of 11%, 0.04% and 0.23% respectively.

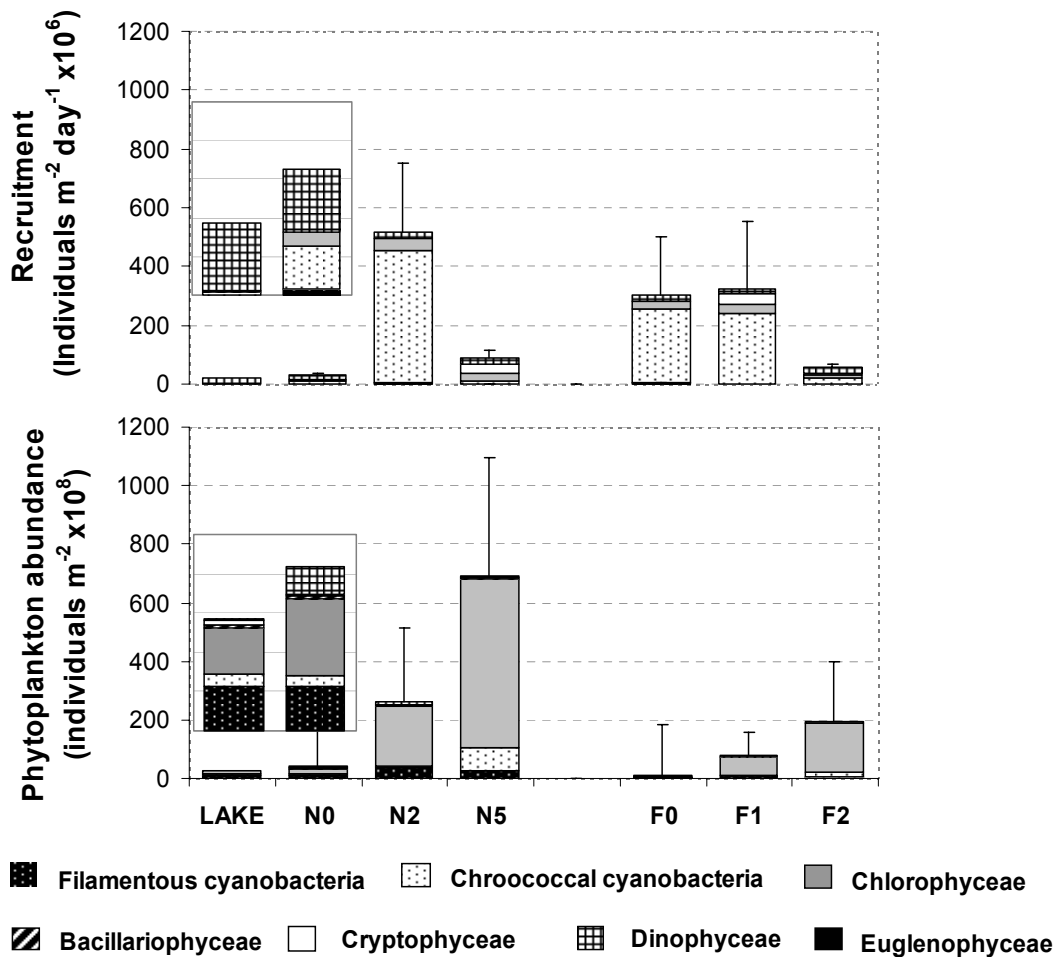


Fig. 5: Algal recruitment (upper) and phytoplankton abundance (lower) of the main algal groups in the open lake and in the N0, N1 and N5 mesocosms and fish treatments during the experiment in 1999. Bars represent overall treatment mean values and standard errors for the last week. Notice the different y-scale for the open lake and the N0 mesocosms.

Table 4. ANOVA summary of algal recruitment (individuals mesocosms⁻¹ d⁻¹) for the third week of the mesocosm experiment in 1999. Nutrient levels (N0, N2 and N5) and fish levels (F2, F1, F0) (see material and methods for details). Probabilities *P<0.05, **P<0.01, ***P<0.001, n.s.= not significant. Arrows indicate a significant response to intermediate nutrient levels (↑) or a negative response (↓).

| | N | F |
|---------------------------|------|------|
| Total recruitment | * ↑ | n.s |
| Cyanobacteria | * ↑ | n.s |
| Chroococcal Cyanobacteria | n.s | n.s |
| Filamentous Cyanobacteria | ** ↑ | ** ↓ |
| Chlorophyceae | n.s | n.s |
| Cryptophyceae | n.s | n.s |
| Bacillariophyceae | n.s | n.s |
| Dinophyceae | n.s | n.s |
| Euglenophyceae | n.s | n.s |

Maximum algal recruitment of about $516 \pm 232 \times 10^6$ individuals m⁻² d⁻¹ was attained at intermediate nutrient levels (N2: 0.6 mg L⁻¹ N and 0.06 mg L⁻¹ P), especially that of the filamentous cyanobacteria (mainly *Ps. galeata*) (Table 4, Fig. 6). The contribution of the recruitment to the planktonic populations of *Ps. galeata* was low (up to 0.2%). *Chroococcus minutus* amounted 61% of total numbers in the traps, although recruitment only contributed with less than 0.1% to its phytoplanktonic populations (Fig. 6). Other algae lesser recruited in the traps at N2 were the small chlorophyceae *M. minutum* and *M. contortum* (12% and 4% of total recruitment), with scarce contribution to its planktonic populations (2,2% and 0,9%, respectively) (Fig. 6). In the mesocosms, *P. umbonatum* and *C. kuetzingianum* were higher recruited at N5 and represented 30% and 1% of the total algae recruited respectively, while the contribution of the recruitment to its planktonic populations diminished of 2-11% for *P. umbonatum* and was of 0.1-0.2% for *C. kuetzingianum* (Fig. 6). Fish density only affected recruitment of filamentous cyanobacteria which was higher at the fishless mesocosms (Table 4 and Fig. 6).

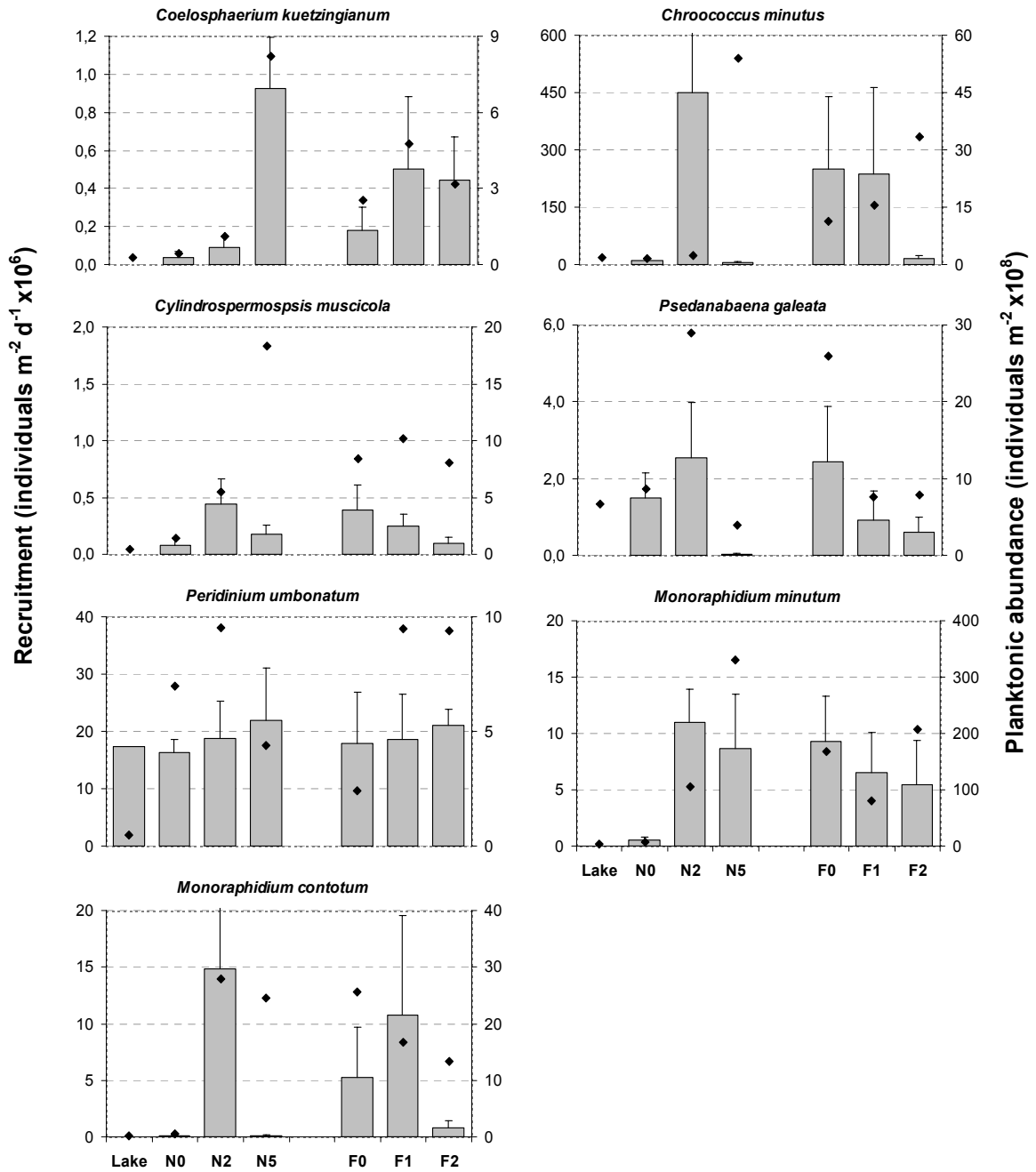


Fig. 6: Recruitment of the main algal species (bars) and their planktonic abundance (dark rhombs) in the open lake and in the N0, N1 and N5 mesocosms and fish treatments during the experiment in 1999. Bars represent overall treatment mean values and standard errors for the last week.

DISCUSSION

The hypothesis to explain the changes of periphyton, phytoplankton and submerged plants along a trophic gradient, postulates that phytoplankton and periphyton biomass increase in relation to the available nutrients in the water-column, but at a certain point periphyton and plants will decline because of phytoplankton shading at higher eutrophic conditions (Phillips et al., 1978; Sand-Jensen & Borum, 1991; Hansson, 1992). The nutrient thresholds for these changes are still for determining, however. This general pattern agrees with some of the observed results in our experiments and alternate dominance between primary producers was marked by different nutrient levels. Biomass of submerged macrophytes was higher with total phosphorus lower than 0.05 mg L^{-1} , while at levels between 0.1 and 0.35 mg L^{-1} epiphyton maximally developed and dominance shifted to phytoplankton above this threshold. Epiphyton growth was carried out at lower nutrient concentration than that of phytoplankton (Fig. 2). The results suggest that phosphorus levels above $0.1\text{-}0.2 \text{ mg L}^{-1}$ will prevent the co-existence between charophytes, epiphyton and phytoplankton under our climatic conditions (Fig. 3). These results can not be compared with others from the Mediterranean zone owing to the paucity of data, but critical phosphorus levels for characean decline were lower than reported for northern shallow lakes (Blindow, 1992; Van den Berg et al., 1998b, 1999). More data on nutrient thresholds delimiting the replacement between these primary producers will be desirable in order to understand their ecology in shallow lakes in different climatic areas.

It is likely that the reduction in submerged macrophytes in the experiments was the result of phytoplankton and epiphyton growth that shaded macrophytes and also probably competed for CO_2 under the dominant alkaline conditions (Phillips et al., 1978; Sand-Jensen & Borum, 1991). Blindow (1988, 1992) concluded that light is, in fact, the main limiting factor for charophytes in enriched turbid lakes. Moss (1981) using paleolimnological records from lakes where macrophytes had disappeared, suggested that epiphytic algae increased with nutrient additions, even before any changes in the abundance of phytoplankton were detectable. Phillips et al. (1978) argued that an increase in the phytoplankton crop is sometimes an after effect of macrophyte decline rather than its cause. In the 1999 experiment, epiphyton growth overwhelmed that of phytoplankton at intermediate nutrient levels (see Figs. 2 and 3), but in the 1998 experiment, growth and shading by phytoplankton at the highest nutrient levels (above $5 \text{ mg L}^{-1} \text{ P}$ and $10 \text{ mg L}^{-1} \text{ P}$) caused a rapid macrophytes and associated epiphytes decay. In contrast, in the lake water transparency with a dense macrophyte bed remained during the two experiments and

epiphyton biomass was not extensive, but always higher than that of phytoplankton under the low nutrient levels characteristic of the lake (Fig. 4, Table 1).

Nitrogen is a co-limiting factor together with phosphorus for development of vegetation in shallow lakes, and several studies have suggested that submerged plants will be restricted at high nitrogen as well as phosphorus nutrient levels (Moss, 1981, 2001; James et al, 2003; González-Sagrario et al., 2005). For Danish shallow lakes, high macrophyte coverage only seems to occur with summer mean levels of total nitrogen below $2 \text{ mg L}^{-1} \text{ N}$ and total phosphorus ranging between 0.03 and 1.2 mg L^{-1} . In our experiments, both phosphorus and nitrate correlated negatively to submerged macrophytes (Figs. 2 and 3) and the mesocosms with the highest nutrient additions and absence of plants (N2 and N3, in 1998) had nitrate water concentrations above 2 mg L^{-1} . Nevertheless, denitrification was presumably high in the lake and during the experiments, especially in 1999, as observed by the low nitrate values attained after nutrient additions.

The relative importance of phytoplankton and epiphyte shading for macrophyte light availability is variable and depending on water level (Sand-Jensen & Borum, 1991). This effect can modulate macrophyte abundance in shallow lakes with seasonal water level changes, such as occur in shallow Mediterranean lakes (Fernández-Aláez et al., 1999; Beklioglu et al., 2006a, b). It is expected that macrophytes could establish dominance more easily at lower latitude (Sand-Jensen & Borum, 1991), but from our results it seems that low water levels accomplished with eutrophic nutrient concentrations enhanced rapidly epiphytes and phytoplankton growth, preventing a long lasting of the submerged vegetation. Growth rates of phytoplankton and epiphyton with nutrients were higher when compared with that of northern shallow lakes (Stevenson et al., 1996; Scheffer, 1998; Jeppesen et al., 1998a), although further studies mainly in warm shallow lakes will be required for comparison. Furthermore, it is expected that algae and particulate matter accumulate in lakes with aquatic plants and reduced mixing conditions (Jones et al., 1996; Blindow et al., 2002) and especially in characean beds (Van den Berg et al., 1998b; Casanova et al., 2002), where light may be particularly limited for the new shoots (Blindow et al., 2002). Shading of the host macrophyte and light attenuation through dense periphyton biofilm is sometimes higher than in the water above the plant (Sand-Jensen & Borum, 1991). High summer temperatures, stagnancy, particles sedimentation and a rapid epiphyton and phytoplankton development can occur in shallow Mediterranean lakes, when nutrients concentrate and rapidly recycle at lowering water levels. Consequently, the conservation of vegetation and water transparency in these aquatic ecosystems can

be severely affected by nutrient loading and be modulated by climate change (Beklioglu et al., 2006a).

Phytoplankton and epiphyton in the study shared more than 85% of the species and species composition became more similar at increasing nutrient levels. The responses of phytoplankton and epiphyton diversity to the tested trophic gradient were similar, but differed respect to the species richness. Cyanobacteria widely developed in both communities, and especially filamentous cyanobacteria were significantly recruited into the traps at intermediate nutrient levels ($0.6 \text{ mg L}^{-1} \text{ N}$ and $0.06 \text{ mg L}^{-1} \text{ N}$). Moreover, in contrast with the patterns observed in some other algae with resting stages (Hansson 1996a, 2000), filamentous cyanobacteria were significantly recruited in the presence of macrozooplankton and absence of fish (Table 4). In some Florida shallow lakes species composition of the phytoplankton and benthos were also similar and mainly composed by filamentous cyanobacteria (Carrick et al., 1993, Havens et al., 1996). In the mesocosms, epiphytic populations of *Pseudanabaena galeata* diminished with nutrient fertilization and recruitment coincided with increases in the planktonic populations (Fig. 6). These results suggest that a rise of nutrient concentrations in the water may induce some species, especially filamentous cyanobacteria, to move from the benthos to the water column. Daily recruitment from the sediment of some other cyanobacteria (e.g. *Microcystis*) can contribute up to 53% to the planktonic populations (Trimbee & Harris, 1984; Barbiero & Welch, 1992; Hansson et al., 1994; Hansson, 1996a). Daily recruitment of total cyanobacteria in the mesocosms contributed up to 9% to the planktonic populations in the presence of submerged plants, but increased to 27% without vegetation (Villena & Romo, 2006). Studies regarding macrophyte surfaces as reserve or resting habitats for algae and cyanobacteria that can potentially form planktonic blooms are almost unreported. The recruitment of cyanobacteria from the epiphyton and benthos in our experiments supports a possible additional mechanism for explaining their dominance in the phytoplankton, especially in that of warm shallow lakes (Moustaka-Gouni, M., 1993; Havens et al., 1996; Scasso et al., 2001; Romero et al., 2002; Romo et al., 2005). In contrast with that found by Ståhl-Delbanco et al. (2003), the ratio DIN: TP (dissolved inorganic nitrogen to total phosphorus, by mass) was not related to the recruitment, and in general, we recorded low values of the ratio (DIN: TP<2).

The differences in recruitment among species, in combination with the fact that only some of the species present in the water column were found in the traps, especially motile algae, suggests that recruitment was mainly an active process. Although we found no a significant effect of the recruitment of *Peridinium umbonatum* with higher fish densities, there was observed a negative relationship of

its phytoplanktonic populations with large zooplankton (Romo & Villena, 2005). Dinoflagellates have been shown to behaviourally avoid zooplankton grazing (Hansson, 1996b). Reynolds et al. (2002) in the design of the functional groups of phytoplankton did not deal with tychoplanktonic entries from the benthos, although it should be further regarded to understand the ecology of algae in shallow lakes. The rate of species exchange between the benthos and plankton during the experiments was important and conditioned by the presence or absence of plants, light climate, grazing and nutrient gradient, although they need further investigations.

There was a scarce fish effect on the phytoplankton, epiphyton and macrophyte biomass and algal recruitment. Although macroinvertebrates can exert a strong top-down influence on benthic algae (Steinman, 1996), in our experiments the dominance of chironomids in the macroinvertebrate communities (Miracle et al., 2006) resulted in a negligible grazing effect on the epiphyton. It seems that although fish can affect the abundance of macroinvertebrates and zooplankton, and by top-down effects influence the biomass of epiphyton and phytoplankton, these processes seem minimal during the study. Furthermore, direct fish-induced macrophyte removal by ingestion or uprooting was not apparent from fish gut contents or visual inspection, but the percentage of microalgae on the diet of mosquitofish during the experiments was about 35% (Blanco et al., 2004). Planktivorous fish during the experiments, especially in 1999, acted mainly as a link between the benthic and pelagic food webs, by means of an active fish predation mainly on zoobenthos and zooplankton (Blanco et al., 2004). The model suggested by Vadeboncoeur et al. (2002, Fig. 3D) could be modified by considering one unique compartment for phytoplankton and epiphyton with close interactions between them, that could more easily explain food web links in shallow lakes, especially in the presence of submerged vegetation.

We conclude that the biomass development of macrophytes, epiphytes and phytoplankton were tightly linked through competition for light and nutrients. Our study also show that a considerable part of the epiphytic and planktonic algal communities were similar, suggesting an intense exchange of individuals between attached and planktonic life-forms. Algal recruitment was higher at intermediate nutrient levels. Planktivorous fish density effect on epiphyton, phytoplankton and plants was almost negligible during the experiments and fish acted mainly as a link between the benthic and pelagic food webs by means of predation mostly on zoobenthos and zooplankton. Alternate dominance between submerged plants, epiphyton and phytoplankton was marked by different nutrient levels. Critical phosphorus levels for characean decline were lower than reported for northern

shallow lakes. Further studies are needed to set nutrient thresholds for the replacement between these primary producers in shallow lakes, especially in the Mediterranean zone.

ACKNOWLEDGMENTS

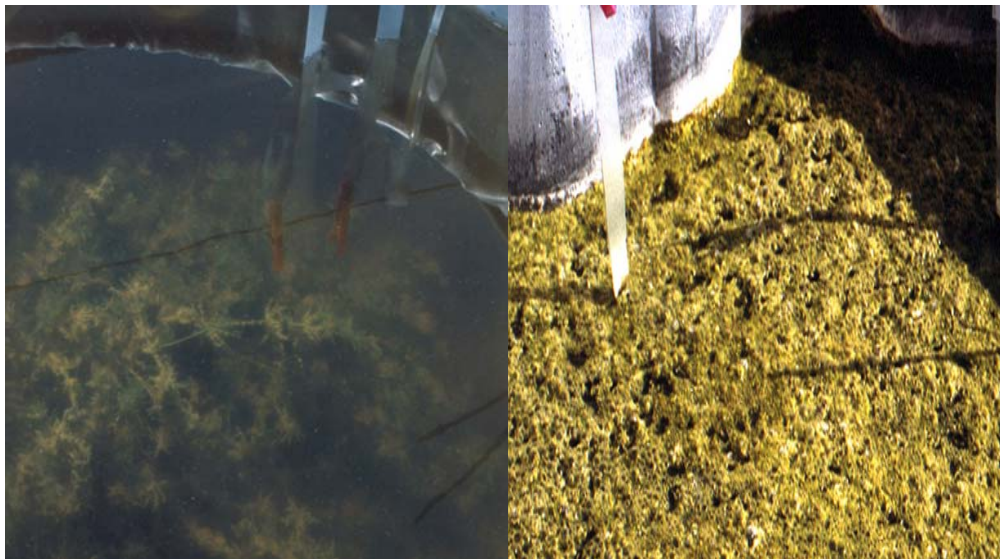
We thank our SWALE team for sharing sampling and laboratory work during the study. We are also especially grateful to Dr. Lars Anders-Hansson and Dr. Annika Ståhl-Delbanco for their inestimable advice and help on the algal recruitment and also to the former for his valuable comments on the manuscript; and to Susana Martínez for her collaboration during the study. This work was funded by a European Community project (SWALE, Environment Project ENV4-CT97-0420).

CAPÍTULO 8

EXPERIMENTAL APPROACH TO THE INFLUENCE OF SUBMERGED MACROPHYTES ON THE PHYTOPLANKTON ECOLOGY OF SHALLOW LAKES

Villena, M. J. & S. Romo. 2006

International Review of Hydrobiology (enviado).



EXPERIMENTAL APPROACH TO THE INFLUENCE OF SUBMERGED MACROPHYTES ON PHYTOPLANKTON ECOLOGY IN SHALLOW LAKES

ABSTRACT

The influence of submerged plants on phytoplankton ecology was studied by means of an *in situ* mesocosm experiment in a shallow Mediterranean lake. Different nutrient levels and planktivorous fish densities were tested in combination with the presence and absence of charophytes. Phytoplankton biomass increased in all the mesocosms in absence of submerged plants with a reduction of algal diversity and species richness and the dominance of cyanobacteria. Filamentous cyanobacteria (*Pseudanabaena galeata*, *Geitlerinema* sp., *Planktolyngbya limnetica*) dominated in the enclosures with more than 0.5 mg L⁻¹ P and 5 mg L⁻¹ N, while chroococcal cyanobacteria (*Merismopedia tenuissima*, *Chroococcus* spp.) did under lower nutrient levels. Presence of planktivorous fish enhanced the biovolume of chroococcal cyanobacteria. Algal recruitment from the sediment supported planktonic populations of the dominant cyanobacteria.

INTRODUCTION

The biestability hypothesis for shallow lakes postulates that at intermediate nutrient concentrations alternative dominance of macrophyte or phytoplankton can be possible, otherwise extreme ranges of nutrients will stabilize one of these states (SCHEFFER *et al.*, 1993). Submerged macrophytes in shallow lakes make possible some mechanisms that stabilize clear water states and increase connectivity and biodiversity of food webs in these ecosystems (PHILLIPS *et al.*, 1978; BLINDOW, 1992; JEPPESEN *et al.*, 1998a; SCHEFFER, 1998, BLINDOW *et al.*, 2002; HARGEBY *et al.*, 2004). The nutrient level is a key factor regulating the interactions for competition between macrophytes and phytoplankton and the underwater light climate (KAIRESALO, 1984; CATTANEO *et al.*, 1998; VAN DONK *et al.*, 1993; STEVENSON *et al.*, 1996; KUFEL & KUFEL, 2002). Nutrient enrichment normally leads to the loss of submerged macrophytes and dominance of phytoplankton with reduction of water transparency (SCHEFFER *et al.*, 1993; MOSS *et al.*, 1996b; JEPPESEN *et al.*, 1998a). Submerged plants are better competitors for nutrients than light due to their availability to uptake nutrients from the sediment (CARIGNAN, 1982; RATTRAY *et al.*, 1991); and in addition, depletion of nitrogen by

denitrification inside macrophyte beds can severely affect resource availability for phytoplankton (OZIMEK *et al.*, 1990; WEISNER *et al.*, 1994; SØNDERGAARD & MOSS, 1998).

The presence of the macrophytes may also influence phytoplankton growth by indirect mechanisms, for instance, by providing a substratum for epiphyton and plant-associated invertebrates, and a refuge for zooplankton and small fish that can increase predation on phytoplankton (TIMMS & MOSS, 1984; LAURIDSEN *et al.*, 1996). Epiphyton can also compete for water nutrients with phytoplankton (BRÖNMARK & VERMAAT, 1998; JONES *et al.*, 1998). Plant allelopathy is another mechanism influencing bistability states and food webs in shallow lakes (WIUM-ANDERSEN *et al.*, 1982; HOOTSMANS & BLINDOW, 1994; GROSS, 1999; JASSER, 1995; GROSS, 2003; MULDERIJ *et al.*, 2003). It can affect also to higher trophic levels (LAURIDSEN & LODGE 1996; BURKS *et al.*, 2000) and be selective for certain algal groups, such as cyanobacteria (PLANAS *et al.*, 1981; GROSS & SÜTFELD, 1994; GROSS, 2003). Stagnancy inside plant beds increases phytoplankton sedimentation and selects algal sizes and composition (BALLS *et al.*, 1989; JAMES & BARKO, 1991; SØNDERGAARD & MOSS, 1998). Submerged plants by reducing sediment resuspension can increase underwater light conditions, which by feedback enhances further growth and reproduction of macrophytes (BEST *et al.*, 2001). Extensive charophytes beds can avoid especially sediment resuspension (VAN DEN BERG *et al.*, 1998b; MEIJER, 2000), having comparatively a stronger positive effect on water transparency than other macrophyte species (VAN DONK & VAN DE BUND, 2002). The plants also restrict the bottom area available for benthivorous fish and thereby reduce bioturbation that may cause turbid conditions (MEIJER, 2000).

The absence of submerged plants will increase the recruitment of algae from the benthos, especially that of cyanobacteria (HANSSON *et al.*, 1994; HANSSON, 1996a; SCHWEIZER, 1997; WILLÉN & MATTSSON, 1997; STÄHL-DELBANCO *et al.*, 2003; VERSPAGEN *et al.*, 2005). The abundance of cyanobacteria in shallow lakes has been related, among other factors, to enriched nutrient levels, low zooplankton predation and oligophotic conditions (REYNOLDS, 1997). They are abundant in tropical, subtropical and shallow Mediterranean lakes, where they can dominate all the year round (HUSZAR *et al.*, 1998; SCASSO *et al.*, 2001; ROMO & MIRACLE, 1993; ROMO *et al.*, 2004).

The complex interactions among factors in shallow lakes hinder an easy identification of the mechanisms acting to stabilize a macrophyte or phytoplankton state. Presence of high densities of planktivore and benthivore fishes can indirectly reduce submerged plants by enhancing epiphytes and phytoplankton abundance (JEPPESEN *et al.*, 1998b, BRÖNMARK & WEISNER, 1992). MUYLEAERT *et al.* (2003)

comparing biestability states in several shallow Belgian lakes concluded that macrophyte presence and water transparency were more related to the fish community than to the nutrient levels. The relevance of top-down and bottom-up mechanism on the ecology of shallow lakes is variable and dependent also of lake features and climate (BENNDORF *et al.*, 2001, 2002; HARGEBY *et al.*, 2004; MOSS *et al.*, 2004; NORLIN *et al.*, 2005; BEKLIOGLU *et al.*, 2006a). The shift from clear to turbid conditions often is triggered by a mixture of internal processes and external forces (SCHEFFER *et al.*, 2001b).

The investigation reported in this paper was conducted to study the effect of presence and absence of submerged plants on the biomass and composition of phytoplankton under different nutrient levels and planktivorous fish population densities. The experimental approach will allow analysing the effect of the selected driving factors on the ecology of phytoplankton. How algal recruitment from the sediment affect phytoplankton composition and species dominance will be also studied.

MATERIAL AND METHODS

Study site

The mesocosm experiment was carried out in a freshwater, shallow, 0.5 ha lake (Lake Xeresa) located in the wetland of Xeresa, 65 km south of Valencia on the east Spanish Mediterranean coast (39° 06' N, 0° 12' W). The lake is mainly fed by groundwater and rainfall. Minimum water levels occur during summer due to evaporation and water withdrawal for use in agriculture. Maximum depths are reached during autumn-winter as a result of short, but intense rainfalls. During the experiment in summer of 1998, water depth gradually fell in the lake and mesocosms from 80 to 58 cm. The lake was completely covered by submerged macrophytes, mainly *Chara hispida*, together with *Chara vulgaris* var. *vulgaris* and *Chara aspera* and the shores were surrounded by a belt of *Phragmites australis*.

Enclosure experiments

The treatment experiment lasted nine weeks during summer of 1998 (8 June to 6 August). Submerged macrophytes were completely removed after the sixth week of the experiment and addition of different nutrient levels and planktivorous fish densities was maintained during the whole experiment to reproduce natural conditions. After treatments ceased, samples were collected monthly until November (13 weeks) to monitor changes of the variables and recovery of submerged plants in

the mesocosms. Thirty-six mesocosms were made from polyethylene film (125 μm wall thickness) supported at the top and bottom by circular plastic hoops, 1 m in diameter. The bottom hoops were buried in the sediment of the lake, giving polyethylene cylinders open to the atmosphere and to the lake bottom and its plant community. The top hoops of the mesocosms were supported by a frame of wood and plastic tubing. Experimental design was according to an international mesocosm protocol to study food webs on shallow lakes (see STEPHEN *et al.*, 2004).

Three fish-density (0, 4 and 20 g fresh mass m^{-2}) and four nutrient-loading (N-P in mg L^{-1} : 0-0, 1-0.1, 5-0.5 and 10-1) treatments were applied and each treatment was replicated three times. Treatments were randomized in a block design. Nutrient loadings were designated N0 (unfertilized) to N3 and fish densities F0 to F2. Nutrient solutions were added as mixtures of sodium nitrate and potassium dihydrogen phosphate at weekly intervals. Before fish and nutrient additions, pre-existing fish were removed by electrofishing. The fish species used in the experiments was the mosquitofish, *Gambusia holbrooki*, which is an ovoviviparous visual predator on zooplankton, widely distributed in the lake, as well as in other shallow Spanish lakes (BLANCO *et al.*, 2003). Only male fishes were stocked. During the experiment, the enclosures were visually checked twice a week and dead fish replaced, though this need for replacement was infrequent after the first week.

Samples from the mesocosms and an additional sample from the open lake were taken during the study. Sampling started a week before fish and nutrients were added to monitor initial conditions. Phytoplankton was sampled at a weekly interval during the treatments and samples were taken with a tube sampler integrating the water column. Phytoplankton samples were preserved *in situ* for later counting and biovolume calculated according to ROTT (1981) and WETZEL & LIKENS (1991). Species richness was calculated as number of taxa per sample. The Shannon-Wiener diversity index based on the species abundance was determined according to SHANNON & WEAVER (1963). The Greatest Axial Linear Dimension of a phytoplankton cell or colony (GALD, REYNOLDS, 1984), was measured for at least 25 individuals or colonies, and algae sorted into GALD larger or smaller than 50 μm . Results on zooplankton and top-down interactions during the experiment are reported in ROMO *et al.* (2004).

Algal recruitment

Algal traps were set in the unfertilized (N0) and the highest nutrient level (N3) mesocosms in combination with the highest and lowest fish densities (F0 and

F2), during the macrophyte-free period. The methods used for algae recruitment are reported in detail by HANSSON (1996a) and STÄHL-DELBANCO *et al.* (2003). The traps consisted of a plastic funnel, facing down, which is attached to a glass bottle. The openings were covered with a mesh size of 400 µm to allow algae to move, but preventing large particles and predators entering the traps. Later analysis of the samples under the microscope showed its effectiveness. Before lowering the traps, they were filled with filtered lake water to minimize the risk of trapping organisms from the water column when lowering. Traps were left in the enclosures just above the sediment during approximately 66 h and thereafter they were removed and the bottles content preserved *in situ* with Lugol's solution for later determination of algal composition.

Statistical methods

A one-way ANOVA analysis confirmed that there were no significant differences in the mesocosms in the pre-treatment week for phytoplankton and submerged plant biomass ($p > 0.05$). Time-weighted averages were calculated from time data series corresponding to the presence and absence of macrophytes, and a two-way ANOVA analysis or a Student's t-test was used depending on the number of factors analysed. Where significant differences were found in the ANOVA analysis, a Tukey's test was used to illuminate specific differences between treatments. To compare data from the open lake and untreated mesocosms and when comparative analyses were made between the presence and absence of submerged plants a Student's t-test was used. Data were log-transformed when necessary for statistical normality and otherwise analysed by a Kruskal-Wallis's or Wilcoxon's test. The abundance of recruitment from the sediment of a specific phytoplankton species in a certain week (t) was correlated with its population numbers in the water column in the following week ($t+1$), using a Pearson's correlation test.

RESULTS

Lake and untreated mesocosms

The initial limnological conditions in the pre-treatment week showed that nutrient levels were low and phytoplankton community was highly diverse (3.5 bits individuals⁻¹) and mainly composed by filamentous cyanobacteria (including N₂-fixing species) and flagellate algae (Table 1).

When comparing the open lake with the untreated mesocosms during the experiment under the presence of submerged macrophytes, they had similar values

and only total phosphorus and chlorophyll *a* were slightly higher in the untreated mesocosms (Table 2, Fig.1). Phytoplankton composition was also similar with only higher presence of small cyanobacteria and chlorophytes in the untreated mesocosms (Table 2, Fig.1). In the lake and untreated mesocosms filamentous cyanobacteria dominated (mainly *Cylindrospermum* cf. *musciicola* and *Pseudanabaena galeata* with 52-30% and 8-7% of the total biovolume, respectively), together with cryptophytes (*Cryptomonas erosa* 6-13%, respectively), dinophytes (*Peridinium umbonatum* 5-14%) and a pool of chlorophytes (16-19%) (Fig. 1).

Table 1. Limnological initial lake conditions (pre-treatment week) in the mesocosm experiment.

| | Lake |
|--|-------|
| Total phosphorus (mg L ⁻¹) | 0.017 |
| Ortophosphate (mg L ⁻¹) | 0.001 |
| Nitrate (mg L ⁻¹) | 0.001 |
| Ammonium (mg L ⁻¹) | 0.027 |
| DIN (mg L ⁻¹) | 0.028 |
| Total Suspended Solid (mg L ⁻¹) | 8.1 |
| Chlorophyll <i>a</i> (µg L ⁻¹) | 3.4 |
| Macrophyte (g dry mass per sample) | 8.6 |
| GALD biovolume < 50 µm | 0.3 |
| GALD biovolume > 50 µm | 0.5 |
| Algal diversity (bits individuals ⁻¹) | 3.5 |
| Species richness (taxa per sample) | 29 |
| Phytoplankton biovolume (mm ³ L ⁻¹) | 0.8 |
| Algal groups biovolume (%) | |
| Cyanobacteria | 37 |
| Chlorophyceae | 29 |
| Dinophyceae | 20 |
| Cryptophyceae | 7 |
| Dominant species biovolume (%) | |
| <i>Cylindrospermum</i> cf. <i>musciicola</i> | 27 |
| <i>Peridinium umbonatum</i> | 20 |
| <i>Mougeotia</i> sp. | 19 |
| <i>Pseudanabaena galeata</i> | 5 |
| <i>Cryptomonas erosa</i> | 5 |

Macrophytes removal in the untreated mesocosms, caused an significant increase of ammonium concentrations, chlorophyll *a* and numbers of chroococcal cyanobacteria and chlorophytes, with a significant decrease in diversity and species richness respect to the open lake (Table 2). In the lake, total biovolume was reduced and phytoplankton numbers slightly increased (Table 2, Fig. 1). In the lake, phytoplankton composition remained with dominance of filamentous cyanobacteria (*Ps. galeata*, *Geitlerinema* sp. and *Cy. cf. muscicola*, amounting 33% of total biovolume) and codominance of chlorophyceae and cryptophyceae (31% and 19% of total biovolume, respectively) (Fig. 1). In the N0 mesocosms, however, filamentous cyanobacteria were replaced by small chroococcal cyanobacteria that represented 40% of total biovolume (mostly *Merismopedia tenuissima*), together with chlorophytes (30% of total biovolume) and cryptophytes (*Cryptomonas erosa*, 11% of total biovolume) (Fig. 1). Other algae were also favoured by the loss of plants (*Chroococcus* spp., *Scenedesmus ecornis* and *Rhodomonas minuta*), while some larger species, such as *Mougeotia* sp., *Peridinium umbonatum* and *Euglena* sp., decreased in absence of macrophytes (Table 3).

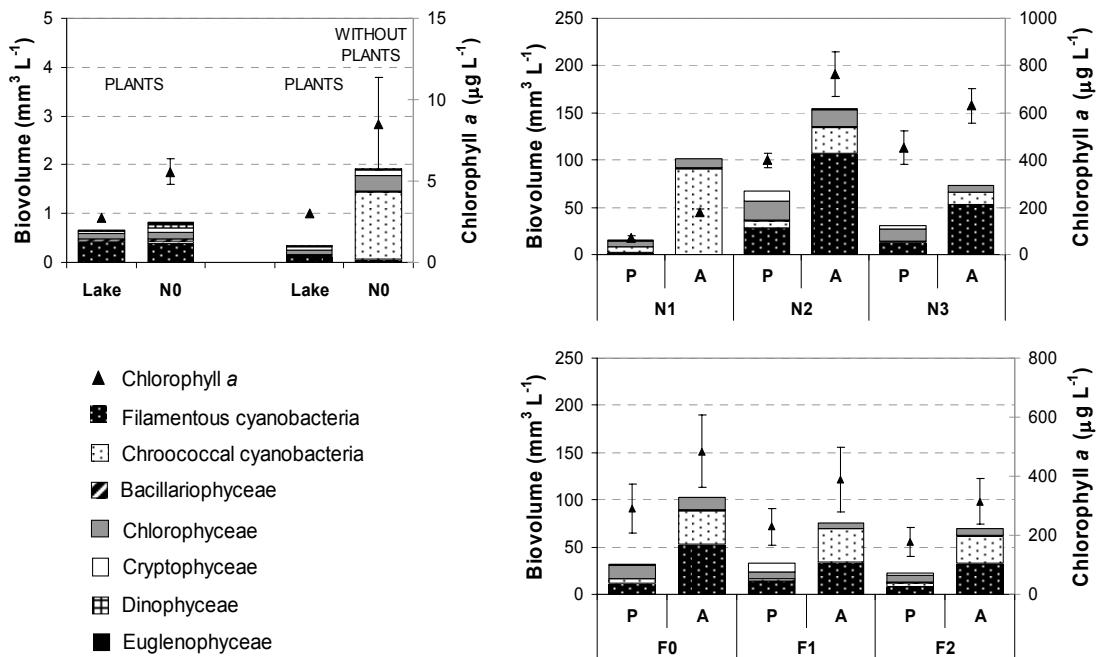


Figure 1: Phytoplankton chlorophyll *a* (triangle) and biovolume of the main phytoplankton groups (bars) in the open lake and the mesocosms with different nutrient and fish additions, for the periods of presence (P) and absence (A) of submerged macrophytes. Values are weighted average \pm standard error.

Table 2. Limnological data for the open lake and untreated mesocosms (N0, mean \pm standard error) when they are compared in presence and absence of submerged plants. Probabilities * $p < 0.05$ ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, n.s. = not significant. Arrows indicate a positive (\uparrow) or negative (\downarrow) response to the treatments.

| | Presence of plants | | | | Absence of plants | | | |
|--|--------------------|---------------------|------|------------|-------------------|-------------------|------|--------------|
| | Lake | N0 | P | Sig | Lake* | N0 | P | Sig |
| Total phosphorus (mg L ⁻¹) | 0.015 | 0.024 \pm 0.001 | ** | \uparrow | 0.012 | 0.025 \pm 0.002 | * | \uparrow |
| Orthophosphate (mg L ⁻¹) | 0.004 | 0.002 \pm 0.001 | n.s. | | 0.002 | 0.003 \pm 0.001 | n.s. | |
| Nitrate (mg L ⁻¹) | 0.0008 | 0.0008 \pm 0.0001 | n.s. | | 0.0006 | 0.010 \pm 0.002 | n.s. | |
| Ammonium (mg L ⁻¹) | 0.05 | 0.09 \pm 0.02 | n.s. | | 0.02 | 0.6 \pm 0.1 | ** | \uparrow |
| DIN (mg L ⁻¹) | 0.05 | 0.09 \pm 0.02 | n.s. | | 0.02 | 0.6 \pm 0.1 | ** | \uparrow |
| Total Suspended Solid (mg L ⁻¹) | 12 | 10.8 \pm 0.8 | n.s. | | 2 | 6.8 \pm 1 | n.s. | |
| Chlorophyll <i>a</i> (μ g L ⁻¹) | 2.7 | 5.6 \pm 0.8 | * | \uparrow | 3 | 8.5 \pm 2.8 | * | \uparrow |
| Phytoplankton biovolume (mm ³ L ⁻¹) | 0.66 | 0.81 \pm 0.17 | n.s. | | 0.35 | 1.93 \pm 0.82 | n.s. | |
| Total Cyanobacteria | 0.43 | 0.44 \pm 0.16 | n.s. | | 0.13 | 1.43 \pm 0.80 | n.s. | |
| <i>Filamentous Cyanobacteria</i> | 0.43 | 0.40 \pm 0.15 | n.s. | | 0.12 | 0.07 \pm 0.02 | n.s. | |
| <i>Chroococcal Cyanobacteria</i> | 0.01 | 0.04 \pm 0.01 | ** | \uparrow | 0.01 | 1.36 \pm 0.80 | n.s. | |
| Chlorophyceae | 0.11 | 0.14 \pm 0.02 | n.s. | | 0.11 | 0.33 \pm 0.11 | n.s. | |
| Cryptophyceae | 0.04 | 0.09 \pm 0.04 | n.s. | | 0.07 | 0.10 \pm 0.01 | n.s. | |
| Bacillariophyceae | 0.05 | 0.04 \pm 0.02 | n.s. | | 0.02 | 0.03 \pm 0.02 | n.s. | |
| Dinophyceae | 0.03 | 0.08 \pm 0.01 | * | \uparrow | 0.02 | 0.03 \pm 0.01 | n.s. | |
| Euglenophyceae | 0 | 0.02 \pm 0.01 | * | \uparrow | 0.01 | 0.01 \pm 0.01 | n.s. | |
| Phytoplankton abundance (ind mL ⁻¹) | 872 | 2600 \pm 432 | ** | \uparrow | 1360 | 8710 \pm 2396 | ** | \uparrow |
| Total Cyanobacteria | 590 | 787 \pm 186 | n.s. | | 484 | 3030 \pm 1569 | n.s. | |
| <i>Filamentous Cyanobacteria</i> | 585 | 669 \pm 177 | n.s. | | 441 | 176 \pm 43 | n.s. | |
| <i>Chroococcal Cyanobacteria</i> | 5 | 118 \pm 27 | ** | \uparrow | 42 | 2854 \pm 1562 | n.s. | |
| Chlorophyceae | 184 | 1634 \pm 394 | * | \uparrow | 766 | 5437 \pm 1469 | * | \uparrow |
| Cryptophyceae | 35 | 87 \pm 19 | n.s. | | 60 | 167 \pm 50 | n.s. | |
| Bacillariophyceae | 45 | 40 \pm 13 | n.s. | | 40 | 60 \pm 15 | n.s. | |
| Dinophyceae | 19 | 48 \pm 7 | * | \uparrow | 10 | 15 \pm 6 | n.s. | |
| Euglenophyceae | 0 | 5 \pm 1 | n.s. | | 0 | 1 \pm 1 | n.s. | |
| GALD biovolume < 50 μ m | 0.15 | 0.37 \pm 0.03 | *** | \uparrow | 0.18 | 1.85 \pm 0.82 | n.s. | |
| GALD biovolume > 50 μ m | 0.51 | 0.44 \pm 0.17 | n.s. | | 0.17 | 0.08 \pm 0.02 | n.s. | |
| Shannon-Wiener diversity (bits individuals ⁻¹) | 2.84 | 2.58 \pm 0.49 | n.s. | | 3.41 | 2.44 \pm 0.18 | * | \downarrow |
| Species richness (taxa per sample) | 21 | 18 \pm 0.4 | n.s. | | 25 | 18 \pm 0.6 | * | \downarrow |

* Lake with plants

Fertilized mesocosms

At the end of the plant period, macrophyte biomass in the N0 (7.1 ± 1 g of dry mass per sample) and N1 (5.2 ± 1 g of dry mass per sample) mesocosms, were similar than in the open lake (6.4 g of dry mass per sample). In the higher nutrient mesocosms (N2 and N3), however, plants completely disappeared a week before the planned plant removal.

As expected, there was a positive correlation between phytoplankton chlorophyll *a*, biovolume and abundance in presence and absence of plants ($p < 0.001$). Phytoplankton chlorophyll *a*, total algal biovolume and abundance were significantly related to nutrient additions (ANOVA, $p < 0.001$) and this effect was remarked in the absence of submerged macrophytes (Fig. 1, Table 4). Phytoplanktonic chlorophyll *a* correlated positively with nitrate, total phosphorus and total suspended solids with and without plants (TP: $R^2 = 0.753$ and $R^2 = 0.757$; Nitrate: $R^2 = 0.579$ and $R^2 = 0.219$; TSS: $R^2 = 0.469$ and $R^2 = 0.686$; $p < 0.001$). Chlorophyll *a* correlated with ammonium in presence of plants ($R^2 = 0.356$, $p < 0.001$), but did negatively in their absence ($R^2 = 0.058$, $r = -0.241$, $p < 0.01$).

Total cyanobacteria and chlorophyceae biovolume increased significantly with nutrient levels in absence of macrophytes, while other groups, such as dinophytes and euglenophytes decreased (Table 4). Filamentous cyanobacteria predominated at higher nutrient levels, while chroococcal cyanobacteria did at N1 (Table 3, Fig. 1). In fact, algae with $GALD < 50 \mu\text{m}$, were favoured at N1 both in presence and absence of plants, while larger algae ($GALD > 50 \mu\text{m}$, mostly Oscillatoriales) did at higher nutrient additions (Table 3). Diversity and species richness had an inverse pattern with nutrient levels in the plant-free period, with lower diversities ($< 1.7 \text{ bits ind}^{-1}$) and number of species (mean 11 species) at N2 and N3 (Tables 3 and 4).

Different responses were observed in the phytoplankton composition before and after plant removal (Fig. 1). In the N1 mesocosms with plants, small chlorophytes predominated (*Scenedesmus ecornis*, 28% of total biovolume), together with cyanobacteria (*M. tenuissima*, 16% and *Cy. cf. muscicola*, 10% of total biovolume) and cryptophytes (*C. erosa*, 8%) (Fig.1). After removing plants, several species decreased significantly and *M. tenuissima* amounted up to 64% of total biovolume (Table 3, Fig. 1). In the N2 and N3 mesocosms, the species dominating the plant period were *Geitlerinema* sp. and *Ps. galeata* (with 26-33% and 10-3% of total biovolume, respectively) together with *Sc. dimorphus* and *Sc. obliquus* (12-14% and 9-6% of total biovolume, respectively), while plant absence increased the presence of *Pseudanabaena galeata*, *Chroococcus* spp. and *Planktolyngbya*

limnetica (40-25%, 18-28% and 9-14% of total biovolume, respectively) (Fig.1, Table 3).

Table 3. Changes of the study variables when comparing data for the periods with presence and absence of submerged macrophytes in each of the nutrient level mesocosms. Values for phytoplankton groups and main species are biovolumes. Probabilities * $p < 0.05$ ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, n.s. = not significant. Arrows indicate a positive (↑) or negative (↓) response to the treatment.

| Dependent variables | Nutrient levels | | | |
|--|-----------------|-------|-------|------|
| | N0 | N1 | N2 | N3 |
| Planktonic algal chlorophyll <i>a</i> | n.s | *** ↑ | ** ↑ | ** ↑ |
| Total phytoplankton | n.s | ** ↑ | * ↑ | * ↑ |
| Total Cyanobacteria | n.s | ** ↑ | * ↑ | * ↑ |
| Chroococcal Cyanobacteria | n.s | ** ↑ | n.s | * ↑ |
| <i>Chroococcus</i> spp. | ** ↑ | n.s | n.s | * ↑ |
| <i>Merismopedia tenuissima</i> | n.s | * ↑ | n.s | n.s |
| Filamentous Cyanobacteria | n.s | * ↓ | * ↑ | * ↑ |
| <i>Planktolyngbya limnetica</i> | n.s | n.s | * ↑ | * ↑ |
| <i>Cylindrospermum muscicola</i> | n.s | * ↓ | n.s | n.s |
| <i>Geitlerinema</i> sp. | n.s | * ↓ | n.s | n.s |
| <i>Pseudanabaena galeata</i> | n.s | n.s | * ↑ | * ↑ |
| Total Chlorophyceae | n.s | n.s | n.s | n.s |
| <i>Chlorella minutissima</i> | n.s | n.s | * ↓ | ** ↓ |
| <i>Keriochlamys styriaca</i> | n.s | n.s | n.s | n.s |
| <i>Monoraphidium contortum</i> | n.s | * ↓ | * ↓ | * ↓ |
| <i>Monoraphidium minutum</i> | n.s | n.s | n.s | * ↓ |
| <i>Mougeotia</i> sp. | * ↓ | n.s | n.s | n.s |
| <i>Scenedesmus dimorphus</i> | n.s | n.s | n.s | n.s |
| <i>Scenedesmus ecornis</i> | * ↑ | n.s | n.s | n.s |
| <i>Scenedesmus obliquus</i> | n.s | n.s | * ↑ | n.s |
| <i>Scenedesmus quadricauda</i> | n.s | n.s | n.s | n.s |
| Total Cryptophyceae | n.s | * ↓ | * ↓ | n.s |
| <i>Cryptomonas erosa</i> | n.s | * ↓ | * ↓ | * ↓ |
| <i>Rhodomonas minuta</i> | * ↑ | n.s | n.s | n.s |
| Total Bacillariophyceae | n.s | n.s | n.s | n.s |
| <i>Cyclotella meneghiniana</i> | n.s | n.s | n.s | n.s |
| Total Dinophyceae | ** ↓ | n.s | ** ↓ | ** ↓ |
| <i>Peridinium umbonatum</i> | ** ↓ | n.s | ** ↓ | ** ↓ |
| Total Euglenophyceae | * ↓ | * ↓ | n.s | n.s |
| <i>Euglena</i> sp. | * ↓ | * ↓ | n.s | * ↓ |
| GALD biovolume < 50 μm | n.s | ** ↑ | n.s | n.s |
| GALD biovolume > 50 μm | n.s | * ↓ | * ↑ | * ↑ |
| Shannon-Wiener diversity (bits individuals ⁻¹) | n.s | * ↓ | ** ↓ | n.s |
| Species richness (taxa per sample) | n.s | *** ↓ | *** ↓ | ** ↓ |

Table 4. Summary of statistics for the study variables during the plant-free period, in the mesocosms with different nutrient and planktivorous fish levels. Values for phytoplankton groups and species are biovolumes. Probabilities * $p < 0.05$ ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, n.s. = not significant. Arrows indicate a positive (↑) or negative (↓) response to the treatments.

| | N | After | | |
|--|------|-------|------|------|
| | | F | | N*F |
| Planktonic algal chlorophyll <i>a</i> | *** | ↑ | n.s. | n.s. |
| Total phytoplankton | *** | ↑ | n.s. | n.s. |
| Total Cyanobacteria | ** | ↑ | n.s. | n.s. |
| Chroococcal Cyanobacteria | *** | ↑ | * | ↑ |
| <i>Chroococcus</i> spp. | *** | ↑ | * | ↑ |
| <i>Merismopedia tenuissima</i> | *** | ↑ | n.s. | n.s. |
| Filamentous Cyanobacteria | *** | ↑ | n.s. | n.s. |
| <i>Planktolyngbya limnetica</i> | *** | ↑ | n.s. | n.s. |
| <i>Cylindrospermum muscicola</i> | n.s. | | * | ↑ |
| <i>Geitlerinema</i> sp. | ** | ↑ | n.s. | n.s. |
| <i>Pseudanabaena galeata</i> | *** | ↑ | n.s. | n.s. |
| Total Chlorophyceae | ** | ↑ | n.s. | n.s. |
| <i>Chlorella minutissima</i> | ** | ↑ | n.s. | n.s. |
| <i>Keriochlamys styriaca</i> | n.s. | | n.s. | n.s. |
| <i>Monoraphidium contortum</i> | ** | ↑ | n.s. | n.s. |
| <i>Monoraphidium minutum</i> | ** | ↑ | n.s. | * |
| <i>Mougeotia</i> sp. | n.s. | | n.s. | n.s. |
| <i>Scenedesmus dimorphus</i> | ** | ↑ | n.s. | n.s. |
| <i>Scenedesmus ecornis</i> | ** | ↑ | n.s. | n.s. |
| <i>Scenedesmus obliquus</i> | *** | ↑ | n.s. | n.s. |
| <i>Scenedesmus quadricauda</i> | *** | ↑ | n.s. | n.s. |
| Total Cryptophyceae | n.s. | | n.s. | n.s. |
| <i>Cryptomonas erosa</i> | n.s. | | n.s. | n.s. |
| <i>Rhodomonas minuta</i> | n.s. | | n.s. | n.s. |
| Total Bacillariophyceae | n.s. | | n.s. | n.s. |
| <i>Cyclotella meneghiniana</i> | n.s. | | n.s. | n.s. |
| Total Dinophyceae | ** | ↓ | n.s. | n.s. |
| <i>Peridinium umbonatum</i> | ** | ↓ | n.s. | n.s. |
| Total Euglenophyceae | ** | ↓ | n.s. | n.s. |
| <i>Euglena</i> sp. | ** | ↓ | n.s. | n.s. |
| GALD biovolume < 50 mm | *** | ↑ | n.s. | n.s. |
| GALD biovolume > 50 mm | n.s. | | n.s. | n.s. |
| Shannon-Wiener diversity (bits individuals ⁻¹) | ** | ↓ | n.s. | n.s. |
| Species richness (taxa per sample) | *** | ↓ | n.s. | * |

Planktivorous fish only affected the biovolume of cryptophytes in presence of plants (ANOVA, $p < 0.01$), whereas in their absence a positive response was observed for the biovolume and abundance of *Chroococcus* spp. and *Cy. cf.*

muscicola (Table 4). Larger algae (mostly *Ps. galeata* and *Pl. limnetica*) increased in the fishless mesocosms after plant removal ($p < 0.05$), whereas smaller algae (mainly *Chroococcus* spp., $p < 0.05$) increased significantly at the highest fish density (20 g fresh mass m^{-2}) (Fig. 1). Diversity and species richness were negatively related to an increase in fish stocks but only in presence of plants ($p < 0.05$) (Table 4).

Algal recruitment from the sediment

Total algal recruitment from the sediment increased with nutrient levels, while fish effect was almost negligible (Table 5). The algae recruited in the N3 mesocosms were twenty-five times higher than in N0 (Fig. 2). Recruitment of cyanobacteria was significant with higher nutrient levels and a positive correlation was observed between the dominant cyanobacteria species recruited and their phytoplanktonic population numbers (Table 5).

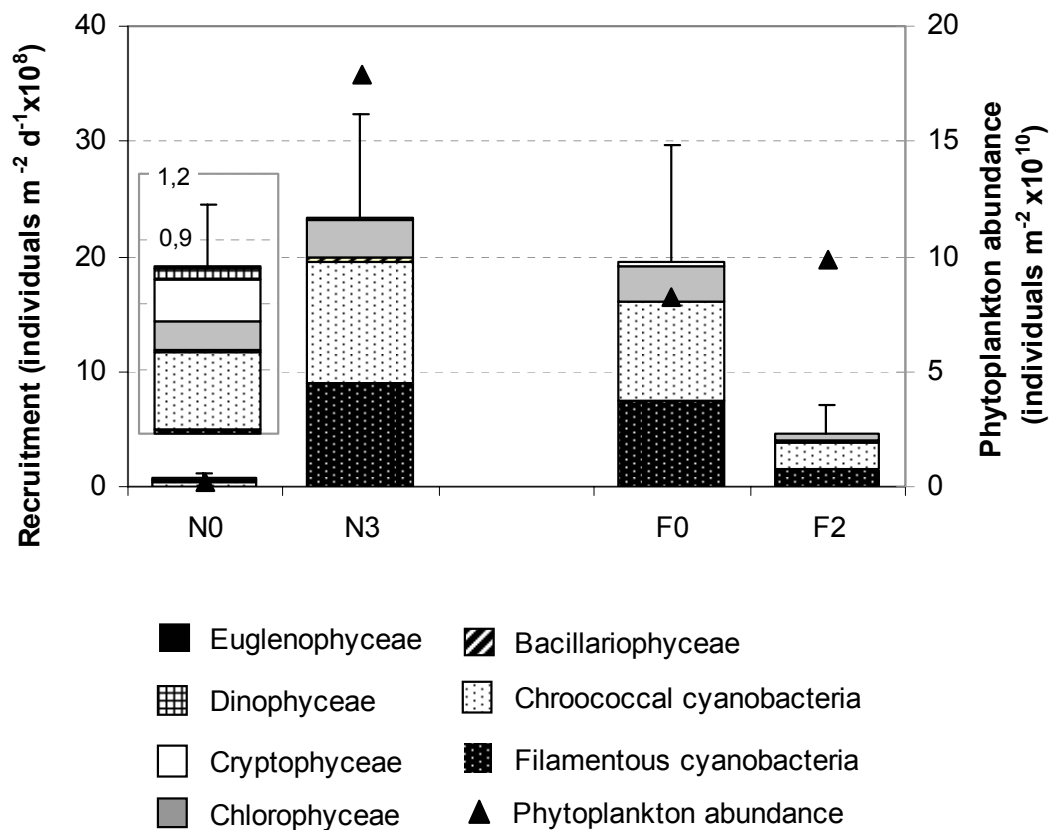


Figure 2: Algal recruitment from the sediment of the different algae groups (bars) and phytoplankton abundance (triangles) at the untreated (N0) and the highest nutrient loading (N3) mesocosms, as well as at the fishless (F0) and the highest fish density (F2) mesocosms. Bars are weighted average \pm standard error.

Table 5. Summary of statistics for the sediment recruitment of the main algal groups and species under different nutrient and fish treatments. Last column corresponds to the correlation between the abundance of the species in the water column in a week (individuals.mesocosm⁻¹) and the recruitment numbers of that species in the previous week (individuals.mesocosms⁻¹ day⁻¹). Probabilities * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, n.s. = not significant. Arrows indicate a positive (↑) or negative (↓) response to the treatments.

| | Nutrient | | Fish | Correlation | |
|---------------------------------|----------|---|------|-------------|-----|
| Total algal recruitment | * | ↑ | n.s | | |
| Total Cyanobacteria | * | ↑ | n.s | | |
| Chroococcal Cyanobacteria | n.s | | n.s | | |
| <i>Chroococcus</i> spp. | ** | ↑ | n.s | ** | |
| <i>Merismopedia tenuissima</i> | n.s | | n.s | n.s | |
| Filamentous Cyanobacteria | * | ↑ | n.s | | |
| <i>Planktolyngbya limnetica</i> | n.s | | n.s | *** | |
| <i>Geitlerinema</i> sp. | n.s | | n.s | ** | |
| <i>Pseudanabaena galeata</i> | * | ↑ | n.s | *** | |
| Total Chlorophyceae | n.s | | n.s | | |
| <i>Chlorella minutissima</i> | n.s | | n.s | n.s | |
| <i>Monoraphidium contortum</i> | n.s | | * | ↑ | n.s |
| <i>Monoraphidium minutum</i> | * | ↑ | n.s | ** | |
| <i>Scenedesmus dimorphus</i> | ** | ↑ | n.s | * | |
| <i>Scenedesmus ecornis</i> | n.s | | n.s | * | |
| <i>Scenedesmus obliquus</i> | *** | ↑ | n.s | n.s | |
| <i>Scenedesmus quadricauda</i> | * | ↑ | n.s | ** | |
| Total Cryptophyceae | n.s | | n.s | | |
| <i>Cryptomonas erosa</i> | n.s | | n.s | n.s | |
| <i>Rhodomonas minuta</i> | n.s | | n.s | n.s | |
| Total Bacillariophyceae | n.s | | n.s | | |
| Total Dinophyceae | n.s | | n.s | | |
| <i>Peridinium umbonatum</i> | n.s | | n.s | n.s | |
| Total Euglenophyceae | n.s | | n.s | | |

Algal recruitment in the N0 mesocosms was mainly composed by a pool of small algae with predominance of cyanobacteria (*Chroococcus* spp. 35%, *Peridinium umbonatum* 11%, *Rhodomonas minuta* 9%, *Chlorella minutissima* 7%, *Scenedesmus ecornis* 7%, *M. minutum* 4% and *Ps. galeata* 1.5% of total algal recruited). Numbers of individuals recruited from the sediment represented 61% of the planktonic populations of *P. umbonatum* and 25%, 18% and 12% of those of *R.*

minuta, *Chroococcus* spp. and *Ps. galeata*, respectively. At the N3 treatment, filamentous cyanobacteria (*Planktolyngbya limnetica*, *Ps. galeata* and *Geitlerinema* sp., with 23%, 14% and 4% of total algal recruited, respectively), *Chroococcus* spp. and a pool of chlorophytes (28% and 13% of total algal recruited, respectively) were the main recruited species (Table 5 and Fig. 2). The contribution of individuals to their planktonic populations was higher for *Pl. limnetica* (28%), *Chroococcus* spp. (14%) and *Merismopedia tenuissima* (6%).

Changes of the variables and recovery of submerged plants after the treatments.

During September-November 1998, after 13 weeks of finishing the treatments in the mesocosms, chlorophyll *a* and phytoplankton biovolume were still increasing in the N3 mesocosms, reaching values four times higher than at the end of the experiment (mean chlorophyll *a* from 403 ± 131 to $1541 \pm 327 \mu\text{g L}^{-1}$ and biovolume from 44 ± 24 to $188 \pm 37 \text{mm}^3 \text{L}^{-1}$), but in N1 and N2 these variables decreased (Figs. 1 and 3). These variables almost unchanged in the open lake (4 to $6 \mu\text{g Chl } a \text{ L}^{-1}$ and 0.3 to $1.1 \text{mm}^3 \text{L}^{-1}$), but increased in the N0 mesocosms (5 ± 2 to $20 \pm 5 \mu\text{g Chl } a \text{ L}^{-1}$ and 1.1 ± 0.7 to $8 \pm 0.4 \text{mm}^3 \text{L}^{-1}$, respectively). Nutrient concentrations decreased in the enclosures when fertilization ceased, but total phosphorus was maintained high in N3 (mean of 1.7 ± 0.3 in August and $1.3 \pm 0.1 \text{mg L}^{-1}$ in September-November). Nitrate concentrations were depleted in all the mesocosms, especially in N2 and N3 (Fig. 3). In all the enclosures, a positive correlation was found between chlorophyll *a* with total phosphorus ($R^2=0.897$, $p<0.001$) and nitrate ($R^2=0.854$, $p<0.001$).

In the open lake with a bed of characean, diatoms rose their contribution in the phytoplankton (mainly *Rhopadolia gibba* 37-40% of total biovolume), as well as that of filamentous cyanobacteria (*Ps. galeata* 12-35% of total biovolume) (Fig. 3), while N0 mesocosms continued showing dominance of small algae, but *M. tenuissima* was replaced by *Coelosphaerium kuetzingianum* (53-55% of total biovolume) (Fig. 3). The composition in the N1 and N2 mesocosms almost unchanged with *M. tenuissima* predominating in N1 (52-64% of total biovolume) and *Ps. galeata* and *Chroococcus* spp. in N2 (20-43% and 39-50% of total biovolume, respectively). In the N3 enclosures, however, filamentous cyanobacteria were replaced by small chlorophytes (mostly *Chlorella* sp. 35-79% of total biovolume) (Fig. 3).

After 13 weeks since the treatments, submerged macrophytes only started to grow in the N0 mesocosms, but a bed of characean covering 100% of the lake bottom was observed early in winter and during the next summer.

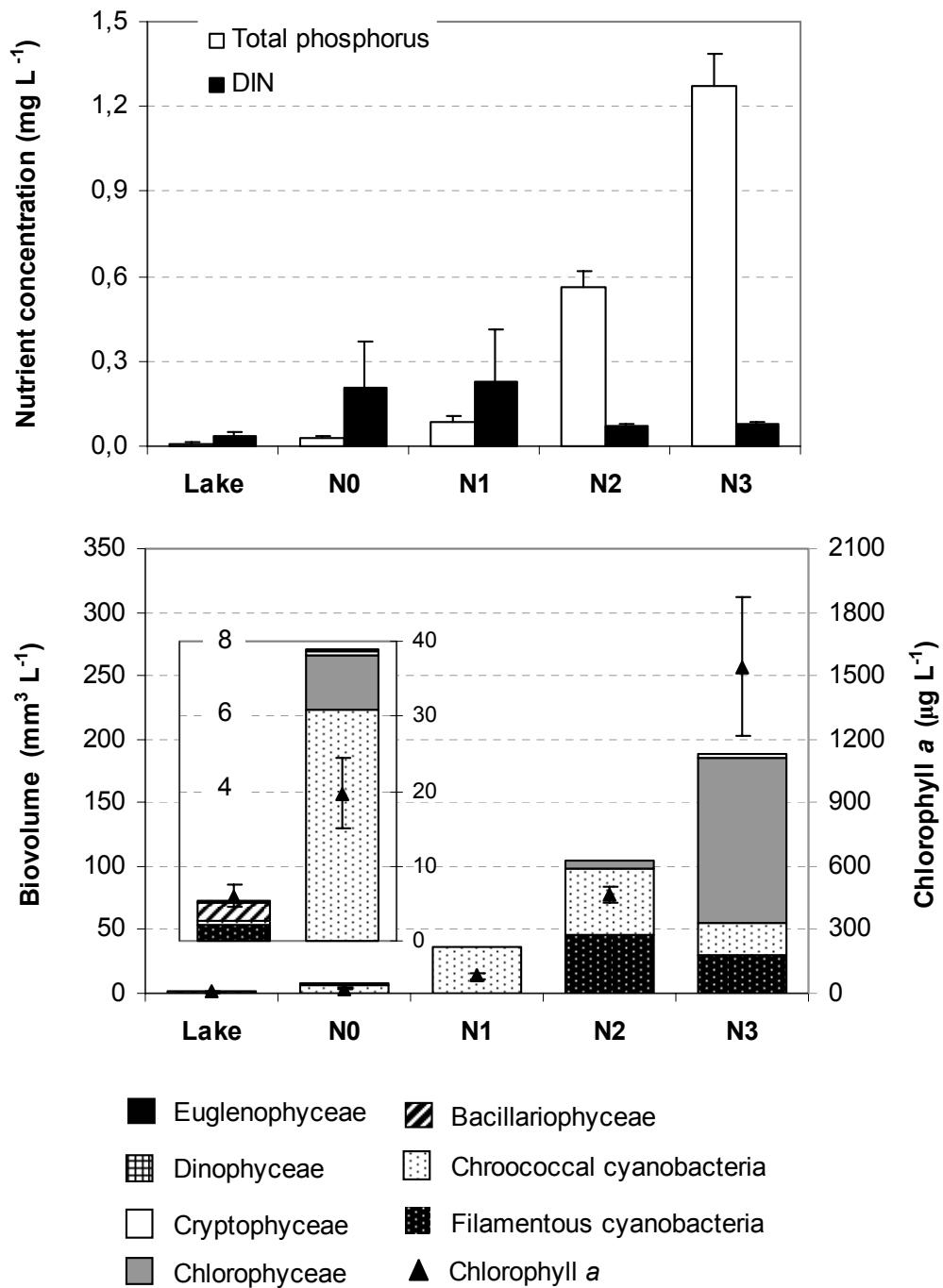


Figure 3: Values of water nutrient levels (upper graph) and phytoplankton chlorophyll a (triangle) and biovolume (bars) of main algal groups (lower graph), in the open lake and the mesocosms after 13 weeks of ceasing treatments. Nutrient concentrations of total phosphorus and dissolved inorganic nitrogen (DIN). Values are mean from September to November \pm standard error.

DISCUSSION

Phytoplankton biomass increased in all the mesocosms in absence of submerged plants with a reduction of algal diversity and species richness and the dominance of cyanobacteria. Several mechanisms have been pointed out for macrophyte control on phytoplankton biomass (MOSS *et al.*, 1996; SCHEFFER, 1998; JEPPESEN *et al.*, 1999) and nutrient levels were determinant to explain the ecology of phytoplankton during the study. The relationship between presence of charophytes and lower chlorophyll *a* concentrations and higher transparency has been observed in several shallow lakes (BLINDOW *et al.*, 2002; TAKAMURA *et al.*, 2003). Characean presence was untenable at the higher nutrient concentrations (above 5 mg L⁻¹ N and 0.5 mg L⁻¹ P), where phytoplankton severely produced a turbid state and excluded them by shading. VAN DEN BERG *et al.* (1998b) indicated that there are two critical phosphorus levels limiting the presence of charophytes in shallow lakes, a level of 0.3 mg L⁻¹ that may cause their loss and 0.1 mg L⁻¹ that may prompt their return. The critical threshold for losing charophytes was overtaken in the higher fertilized mesocosms, but charophytes only returned and started to colonize the bottom of the mesocosms under lower phosphorus levels than above referenced (September-November, range 0.02-0.04 mg L⁻¹). The recovery of submerged macrophytes and restoration of tropical, subtropical and Mediterranean shallow lakes is still scarcely documented (see for review JEPPESEN *et al.*, 2005b; BEKLIOGLU *et al.*, 2006a), but the role of aquatic plants in these aquatic ecosystems can be crucial for maintaining their ecological quality and its loss highly sensitive to nutrient eutrophication.

MOSS (2001) concluded that the loss of submerged macrophytes in eutrophic shallow lakes may be also the result of high nitrogen concentrations. In our experiment, a positive correlation between chlorophyll *a* and both, phosphorus and nitrate, was observed in presence and absence of plants, while ammonium correlated positively in presence of plants and did negatively in their absence. High denitrification seems to occur both in the presence and absence of plants during the experiment, because of the rapid primary producers uptake and the depletion of inorganic nitrogen in the mesocosms (see Fig. 3). High denitrification is presumable to increase with higher nutrient loadings and with warmer temperatures (WEISNER *et al.*, 1994; MOSS, 2001). According to GONZÁLEZ *et al.* (2005), the shift toward a turbid state with low plant coverage in a mesocosm experiment carried out in Denmark, only occurred with total nitrogen higher than 2 mg L⁻¹ and phosphorus higher than 0.13-0.2 mg L⁻¹. In agreement, during our experiment the turbid N2 and N3 mesocosms had nitrate concentrations exceeding 2 mg L⁻¹ and phosphorus levels above 0.6 mg L⁻¹, while at the N1 mesocosms lower nutrient levels (<0.4 mg L⁻¹

DIN and 0.12 mg L^{-1} TP) probably allowed the presence of submerged macrophytes with similar biomasses than in the lake.

The lake and untreated mesocosms during the vegetated phase had similar dynamics for the study variables but clearly differed after plant removal. In contrast, to that found by VAN DONK & VAN DE BUND (2002), nutrient concentrations together with phytoplankton biomass increased in the untreated mesocosms without submerged plants, probably due to nutrient release from the sediment (Table 2). Nutrient release from the sediment, especially that of phosphorus, supported algal growth even 13 weeks later after finishing fertilization, especially in those enclosures with higher nutrient loadings (Fig. 3). Dominance of small chlorophytes at the N3 mesocosms, when internal nutrient recycling was high agrees with that described for hypertrophic shallow Danish lakes by JENSEN *et al.* (1994). Our data also agree with the critical ratio of total phosphorus to algal chlorophyll *a* of 3:1 that separates submerged macrophyte dominated lakes from algal dominated deep and shallow lakes (DOKULIL & TEUBNER, 2003). The explained correlation between total phosphorus and chlorophyll *a* observed in our experiment ($R^2= 0.75$ and $R^2= 0.76$, with presence and absence of plants, respectively) had similar values than that described in some temperate shallow lakes and was greater than that observed for some tropical and subtropical lakes ($R^2= 0.42$, HUSZAR *et al.*, 2006).

Algal diversity and species richness was higher in the lesser enriched mesocosms and with presence of submerged plants (Tables 3 and 4). According to SØNDERGAARD & MOSS, (1998), flagellate and motile algae were enhanced by the presence of macrophytes. JASSER (1995) argued that phytoplankton community in presence of submerged macrophytes should have lesser amount of cyanobacteria and higher presence of chlorophytes and small algae, because of the selective effect of allelopathic substances against cyanobacteria. This seems not the case in our study, even though the presence of potential macrophytes producers of allelopathic substances, such as characeans (MULDERIJ *et al.*, 2003). In contrast to BEKLIOGLU & MOSS (1996), exposure to sediment in the plant-free phase significantly changed the composition and biomass of phytoplankton, and recruitment from the sediment of the main dominant cyanobacteria acted as additional mechanism for their success in the plankton and the decrease in algal diversity. The number of species recruited from the sediment was higher in absence of macrophytes than when they were present (55 against 33 of total recruited species). The algal recruitment was clearly dependent of nutrient levels. Total recruitment of cyanobacteria from the sediment was about 100-fold higher than that reported by STÅHL-DELBANCO *et al.* (2003) under similar experimental conditions. Contribution of the recruitment to the planktonic populations of the dominant cyanobacteria was also higher to that

reported for other cyanobacteria (STÅHL-DELBANCO *et al.*, 2003; VERSPAGEN *et al.*, 2005).

In contrast with other studies (BEKLIOGLU & MOSS, 1996; JEPPESEN *et al.*, 1999; JEPPESEN *et al.*, 2000b; VANDER ZANDER & VADEBONCOEUR, 2002; LAU & LANE, 2002), planktivorous fish densities had a lesser effect than nutrients on phytoplankton ecology. In presence of plants, higher fish crops affected negatively algal diversity and species richness, but not effect on these variables was observed without macrophytes. SCHRIVER *et al.* (1995) observed in an enclosure experiment that presence of macrophytes and absence of planktonic cladocerans enhanced the dominance of large cyanobacteria (mainly *Planktothrix*, *Limnothrix*, *Microcystis*, and *Aphanothece*) and dinoflagellates, while in absence of plants and cladocerans, phytoplankton shifted to small diatoms and chlorophytes. Higher fish densities, both in presence and absence of plants, favoured mainly to small chroococcal cyanobacteria (*Chroococcus* spp. and *Merismopedia tenuissima*), while filamentous cyanobacteria were significantly enhanced in the fishless mesocosms devoid of submerged plants (Fig.1). The zooplankton to phytoplankton ratio decreased an order of magnitude in absence of plants (from 0.15 to 0.02), with a significant effect of fish predation in the removal of the macrozooplankton, both in presence and absence of plants (R. MIRACLE personal communication; ROMO *et al.*, 2004).

Concluding remarks are that submerged plants severely affect phytoplankton ecology and nutrient dynamics. Absence of charophytes significantly increased phytoplankton biomass in all the mesocosms and nutrient release from the sediment (e.g. phosphorus). Nutrient loading was an important driving factor for these processes and for determining the selective dominance of phytoplankton species and its composition. Recruitment of cyanobacteria from the sediment (both chroococcal and filamentous species) significantly supported their planktonic populations and affected phytoplankton diversity, especially at increasing nutrient levels. Planktivorous fish densities had an almost negligible effect on phytoplankton biomass, but affected significantly size-selection of the dominant cyanobacteria. The potential restoration of shallow Mediterranean lakes, when they lost submerged macrophytes, can be certainly delayed by the rapid response of phytoplankton to nutrient concentrations and the success of cyanobacteria. Conservation of submerged macrophytes in these systems seems crucial to maintain their ecological quality, but further studies about their ecology are needed.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank our SWALE team for sharing sampling and laboratory work during the study. We are also especially grateful to Dr. Lars Anders-Hansson and Dr. Annika Ståhl-Delbanco for their advice and supervision on algae recruitment; and to Susana Martínez for her inestimable collaboration during part of this study. This work was funded by a European Community project (SWALE, Environment Project ENV4-CT97-0420).

CAPÍTULO 9

DISCUSIÓN GENERAL

DISCUSIÓN GENERAL

Ecología de los productores primarios (fitoplancton, epifiton y macrófitos) en los lagos someros mediterráneos.

La teoría de la cascada trófica tiene en cuenta tanto el control *top-down* (depredación) como el control *bottom-up* (recursos para los productores primarios como los nutrientes y la luz), como mecanismos estructuradores de los ecosistemas acuáticos (Carpenter et al., 1985). En los sistemas tropicales y subtropicales el ciclo térmico anual, la dinámica del reciclado de nutrientes y la estructura trófica de la comunidad parecen ser factores que favorecen el control *bottom-up* sobre el *top-down* (Lazzaro et al., 2003; Rejas et al., 2005). Según nuestros resultados, los lagos que hemos utilizado durante el estudio estarían más próximos a la ecología de los lagos someros tropicales y subtropicales que a la de los lagos someros del norte y centro de Europa. El efecto de control del zooplancton sobre el fitoplancton condicionado, en parte, por la densidad de peces planctívoros fue secundario al efecto de los nutrientes afectando más a la composición y estructura de la comunidad fitoplanctónica que a la biomasa del fitoplancton (capítulos 6, 7 y 8). Los resultados pusieron de manifiesto que la concentración de nutrientes tuvo un efecto significativo en el aumento de la clorofila *a* y de la biomasa algal tanto fitoplanctónica como del epifiton, mientras que fue negativo para la biomasa de los macrófitos sumergidos (capítulo 7). Un aumento de la concentración de nutrientes favoreció el crecimiento de la biomasa del epifiton y del fitoplancton hasta un nivel en el que el fitoplancton limitó la luz para los productores bentónicos (tanto para el epifiton como para el macrófito) (Fig. 9.1).

Los macrófitos sumergidos desempeñan un papel estructurador y estabilizador en la ecología de los lagos someros (Scheffer et al., 1993; Jeppesen et al., 1998a). La relación de las plantas con la transparencia del agua es especialmente reconocida en el grupo de las carófitas, su desaparición en lagos someros como consecuencia de la eutrofización provoca el aumento drástico de la turbidez (Scheffer et al., 1993; Van den Berg et al., 1998a y b; Blindow et al., 2002). En los lagos someros mediterráneos algunos macrófitos sumergidos pueden persistir durante todo el año, como es el caso del grupo de las carófitas que forman praderas permanentes de colonización temprana en los lagos someros y temporales (Sánchez et al., 1999; Fernández-Aláez et al., 2002). Al igual que en los experimentos de Fernández-Aláez et al., (2004), encontramos densas praderas de macrófitos que significativamente aumentaron la transparencia del agua pero solo a niveles bajos e

intermedios de nutrientes (Capítulos 6, 7 y Romo et al., 2004). A niveles altos de nutrientes, las plantas eran excluidas en nuestros mesocosmos principalmente por restricción de la luz debida al crecimiento del fitoplancton.

Las relaciones estudiadas entre el fitoplancton, el epifiton y las plantas sumergidas muestran que los macrófitos sumergidos estudiados, compuestos principalmente por caráceas, fueron más abundantes por debajo de valores de fósforo de $0,05 \text{ mg L}^{-1}$ (Fig. 9.1). A valores entre $0,1$ y $0,35 \text{ mg L}^{-1}$ de fósforo, el epifiton tuvo su incremento máximo y su tasa de crecimiento fue mayor que la del fitoplancton (capítulo 7), con una respuesta más rápida del epifiton a un aumento inicial de la carga de nutrientes en el agua, tal como habían postulado algunos autores (Moss, 1981; Sand-Jensen & Borum, 1991). A niveles superiores de $0,35 \text{ mg L}^{-1}$ de fósforo la tasa de incremento del fitoplancton fue mayor que la del epifiton, probablemente por un efecto de limitación de la luz, que acentuó la reducción de la biomasa de los macrófitos sumergidos. Valores mayores de $0,1-0,2 \text{ mg L}^{-1}$ de fósforo dificultaron la coexistencia entre la presencia de caráceas, epifiton y fitoplancton, bajo el régimen hídrico y climático de la zona mediterránea estudiada (capítulo 7).

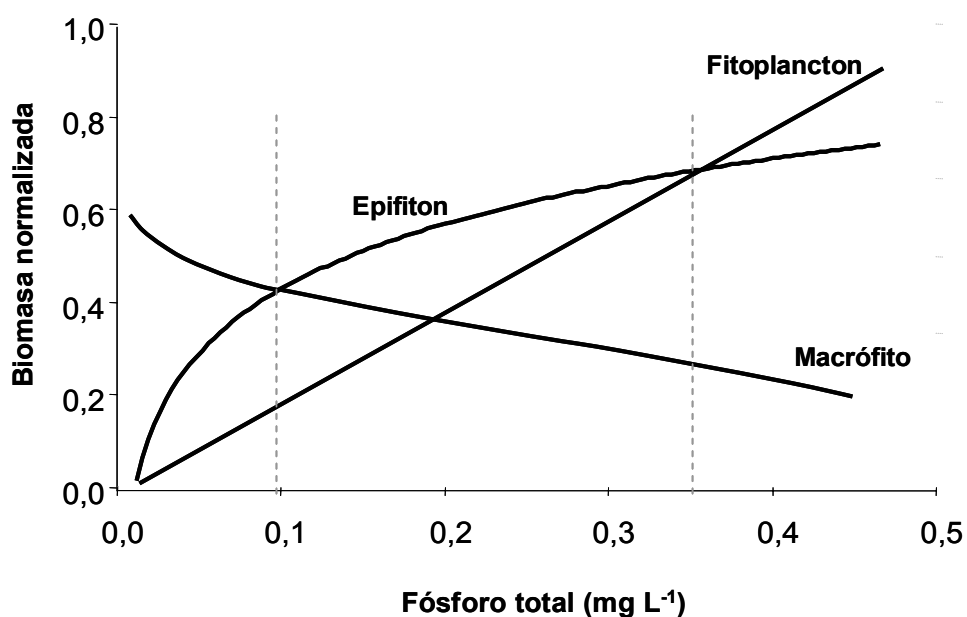


Figura 9.1. Relación entre la biomasa del epifiton, del fitoplancton y del macrófito sumergido (caráceas) respecto a un gradiente de fósforo total. Modelo modificado a partir del obtenido en el capítulo 7.

Se ha descrito un nivel de transparencia del disco de Secchi de 0,4 m como nivel crítico para la desaparición de las poblaciones de carófitas en lagos someros holandeses (Van den Berg et al., 1998b y 1999). También se ha relacionado la presencia/ausencia de las carófitas con la concentración de fósforo total, proponiéndose un nivel de 0,3 mg L⁻¹ de fósforo total para su desaparición y de 0,1 mg L⁻¹ de fósforo total para su reestablecimiento en los lagos someros holandeses (Van den Berg et al., 1998b). En la Albufera de Valencia densas praderas de macrófitos, principalmente *Chara*, *Potamogeton* y *Myriophyllum*, cubrían el fondo del lago hasta comienzo de los años 1960 (Gil Corell & Martínez, 1972), pero su desaparición como consecuencia de la eutrofización y del rápido crecimiento algal, redujeron la transparencia del disco de Secchi a tan solo 0,15-0,3 m (capítulos 4 y 5). Los niveles de fósforo en los que se encontraba el lago cuando los macrófitos desaparecieron no han quedado fielmente documentados, pero datos al comienzo de los años 1970 (Dafauce, 1975), ponen de manifiesto niveles de fósforo superiores a 0,3 mg L⁻¹, los cuales están por encima del umbral propuesto por Van den Berg (1998b y 1999) para la desaparición de las carófitas y de los niveles observados en este estudio. Los valores umbrales de fósforo que se sugieren para la recuperación y mantenimiento de la vegetación subacuática en la zona mediterránea estarían por debajo de 0,05 mg L⁻¹ de fósforo según nuestros resultados y las observaciones experimentales y de campo en un conjunto de lagos someros de la Comunidad Valenciana (Romo et al., 2004; Romo & Miracle, comunicación personal). Cargas de nutrientes superiores a 0,1 mg L⁻¹ de fósforo fueron suficientes para producir en pocas semanas fases turbias en los mesocosmos (Romo et al., 2004). Se necesitan, sin embargo, más estudios complementarios para poder generalizar y determinar cuales son las concentraciones de nutrientes, y las cargas externas de los mismos, que son determinantes para producir los cambios de fase entre estados de turbidez y presencia de macrófitos sumergidos en los lagos someros mediterráneos. Estos estudios también son necesarios para los lagos someros tropicales y subtropicales (Jeppessen et al., 2003; 2005b).

La competencia por los recursos, como los nutrientes y la luz, la producción de sustancias alelopáticas, y el efecto de refugio que las plantas acuáticas proporcionan al zooplancton, son algunos de los factores que actúan en la interacción entre la presencia de las plantas y la comunidad fitoplanctónica (Jasser, 1995; Schriver et al., 1995; Søndergaard & Moss, 1998; Gross, 1999). En nuestros experimentos, durante el periodo de ausencia de plantas, hemos observado un aumento drástico de la biomasa fitoplanctónica relacionado con el nivel de nutrientes, y un descenso de la diversidad algal y de la riqueza de especies (capítulo 8). Además, la desaparición de los macrófitos favoreció la liberación de nutrientes

desde el sedimento (principalmente de fósforo), perpetuando biomasa algal elevada y condiciones de turbidez durante un periodo largo de tiempo incluso después de cesar la carga externa de nutrientes (capítulo 8). El reclutamiento de las algas desde el sedimento se ha descrito especialmente para las cianobacterias (Hansson et al., 1994; Hansson, 1996a; Willén & Mattsson, 1997; Ståhl-Delbanco et al., 2003; Verspagen et al., 2005). En el estudio experimental hemos podido comprobar que en ausencia de plantas, el reclutamiento algal se incrementó con los niveles de nutrientes y que las especies con mayores tasas de reclutamiento pertenecían principalmente al grupo de las cianobacterias (tanto croococales como filamentosas). El reclutamiento significativo de las cianobacterias desde el sedimento se correlacionó y sirvió para potenciar las poblaciones planctónicas de las especies dominantes.

Los resultados mostraron que existe una estrecha relación entre el epifiton y el fitoplancton, compartiendo en su composición más de un 85% de las especies que en su mayoría fueron micoplanctónicas (capítulo 7). El aumento de nutrientes homogenizó la composición del fitoplancton y del epifiton, incrementando principalmente la presencia y el número en estas comunidades de las cianofíceas y clorofíceas (Tabla 3, capítulo 7). Además, el patrón de la diversidad en ambas comunidades respondió negativamente al gradiente trófico (Tabla 2, capítulo 7). De acuerdo con las teorías de Tilman (1982) valores altos de diversidad tenderían a aparecer cuando varios recursos fuesen limitantes, aunque parece más probable que la coexistencia de las especies microalgales sea favorecida más por concentraciones bajas de nutrientes que por su limitación (Reynolds, 1997). Por otro lado, existen algunas evidencias de que la diversidad fitoplanctónica en los lagos someros tiende a disminuir con el aumento de la concentración de nutrientes, aunque son escasos los datos empíricos y experimentales que lo corroboran (Scheffer, 1998; Huszar et al., 1998; Jeppesen et al., 2000a). Nuestros resultados mostraron valores máximos de diversidad fitoplanctónica en el lago y en los mesocosmos control, con un descenso de la diversidad por debajo de 2,5 bits individuos⁻¹ a concentraciones de nutrientes por encima de 0,1 mg L⁻¹ P y 1 mg L⁻¹ de N (Fig. 2, capítulo 6). Contrariamente a lo que Jeppesen et al. (2000a) observaban en lagos someros daneses, la diversidad fitoplanctónica no presentó una respuesta unimodal frente al gradiente de nutrientes estudiado. En algunos lagos someros brasileños, Huszar et al. (1998) observaron un descenso en la diversidad y riqueza de especies a lo largo de un gradiente trófico, lo que estaría más de acuerdo con nuestros resultados y de nuevo aproximaría la ecología de los lagos someros mediterráneos estudiados a los tropicales y subtropicales. La presencia de densidades altas de peces provocó además un efecto negativo sobre la diversidad y la riqueza de especies fitoplanctónicas (capítulos 6 y

8). Según Leibold (1999) la depredación por el zooplancton puede causar una respuesta unimodal de la diversidad fitoplanctónica, mientras que otros autores argumentan que la presión de depredación ejercida por el zooplancton puede incrementar la diversidad algal (Proulx et al., 1996). A la vista de nuestros resultados parece que una comunidad zooplanctónica diversa favoreció a su vez una composición fitoplanctónica diversa (capítulo 6). En este sentido, puede que el estudio conjunto de la diversidad de especies y la de tamaños enriquezca las interpretaciones sobre las interacciones entre el fitoplancton y el zooplancton (Brucet et al., 2006).

Las especies dominantes en el fitoplancton y en el epifiton al final del experimento estaban representadas al inicio, lo que confirma la importancia de la flora inicial como inóculo para las poblaciones posteriores (capítulos 6, 7). Algunos autores hablan de la “memoria de la comunidad” para referirse al conjunto completo de especies fitoplanctónicas, en el que se encuentran especies con mayor o menor grado de potencialidad para desarrollarse según varíen las condiciones ambientales (Padisák, 1993). Connell (1978) en su hipótesis de las perturbaciones intermedias (IDH) predecía que los máximos de diversidad deberían alcanzarse durante periodos de no estabilidad e intensidades y frecuencias de perturbación alejados de los extremos. Las oscilaciones observadas en la diversidad según el gradiente de nutrientes de forma experimental en los mesocosmos indican que la composición y la diversidad fue menos resistente al cambio conforme aumentaban los nutrientes, produciéndose un mayor reemplazamiento de especies a niveles más altos de nutrientes (Fig. 2, capítulo 6). Esto puede estar indicando una mayor tasa de cambio en el fitoplancton para adaptarse a las nuevas condiciones ambientales. Así pues, conforme los nutrientes imponían niveles selectivos para las especies, condicionando incluso otras variables como por ejemplo la luz, la comunidad fitoplanctónica devenía menos diversa y más predecible. Según algunos autores (Chorus & Schlag, 1993; Rojo & Álvarez-Cobelas, 2003) continuas perturbaciones pueden ser interpretadas como condiciones de estabilidad que podrían condicionar la sucesión del fitoplancton hacia una determinada asociación de especies, como ocurre en los lagos polimícticos y eutróficos (Romo & Miracle, 1995). En el caso del lago de la Albufera de Valencia, contrariamente a lo que cabría esperar por ser un lago eutrófico, la diversidad fitoplanctónica media anual se mantuvo en niveles relativamente altos para su estado trófico (2,4 bits individuos⁻¹, Tabla 1, capítulo 4). Los mayores valores de diversidad tienen lugar en los periodos de apertura de compuertas en los meses post-estivales y a principios de año. Los cambios hidrológicos en esta época conllevan una entrada alóctona de especies desde los

arrozales y acequias (Romo, 1997), que hace aumentar la diversidad en el lago (Romo & Miracle, 1995).

El estudio de la comunidad fitoplanctónica a través de los grupos funcionales (Reynolds et al., 2002), demuestra que aportan información complementaria y valiosa a la obtenida de los grupos filogenéticos para entender la ecología del fitoplancton en los lagos someros (capítulo 6). El estudio de los efectos de los nutrientes y los peces planctívoros sobre la comunidad fitoplanctónica y los grupos funcionales nos ha llevado a proponer varias modificaciones a las características de los grupos funcionales originalmente descritos por Reynolds et al. (2002) (capítulo 6). El grupo de las clorofíceas, por ejemplo, presenta diversas estrategias frente a la depredación del zooplancton. Pérez-Martínez & Cruz-Pizarro (1995), en un experimento con mesocosmos en un embalse, vieron que dentro de este grupo algal, las especies con cubiertas protectoras (como *Oocystis*), presentaban un aumento de su biomasa en presencia de zooplancton. En nuestros experimentos también hemos observado esta diversidad de estrategias incluso dentro de algunos grupos funcionales, como es el caso de la asociación J (*Scenedesmus*), que presentó mayor abundancia en ausencia de peces y presencia de macrozooplancton y sin embargo *Sc. ecornis* (especie más pequeña) se desarrolló mejor en presencia de microzooplanton (Tabla IV, capítulo 6). Nuestros datos experimentales sugieren modificaciones para algunos grupos funcionales como L₀, K, X₁ y J (capítulo 6), en base a su tolerancia a la concentración de nutrientes y a la depredación del zooplancton en presencia de peces planctívoros. También es interesante abordar el estudio de las comunidades epifíticas a través de la aproximación funcional en los lagos someros, dada la estrecha relación encontrada entre esta comunidad y el fitoplancton (capítulo 7). Los grupos funcionales parecen ser robustos a la presencia de macrófitos y al intercambio e interrelación entre las poblaciones de algas bentónicas (sedimento y epifiton) y planctónicas. La modificación de caracteres de ciertos grupos funcionales y la visión de un espacio continuo y heterogéneo (multihabitats) entre el bentos y el plancton en los lagos someros, puede ayudar a mejorar el conocimiento del fitoplancton que caracteriza a estos sistemas.

Cianobacterias en los lagos someros mediterráneos

Como ya se mencionó en el capítulo de introducción, las cianobacterias son un grupo algal ampliamente estudiado debido a su gran distribución en los sistemas acuáticos. Generalmente, su presencia en los lagos templados se relaciona con estados de deficiencia de nitrógeno (caso de las fijadoras de nitrógeno) y en un extremo opuesto de rango de nutrientes, también con lagos eutróficos (Reynolds,

1997). Por su tolerancia a la temperatura son más abundantes en sistemas tropicales y subtropicales (Komárek, 1985; Pollingher & Berman, 1991; Talling & Lemoalle 1998). Durante el estudio hemos constatado su presencia en un amplio rango de niveles de nutrientes, dominando la comunidad fitoplanctónica tanto en fase turbia como en fase de transparencia y en presencia de macrófitos (capítulos 3, 7 y 8). Estos datos experimentales se corroboran con los observados en otros lagos de la zona mediterránea, como por ejemplo las lagunas del humedal de Xeresa y Cap de Terme (Villena & Romo, 2001) y de Prat de Cabanes (datos sin publicar). En el lago de la Albufera de Valencia, el registro histórico revela también la importante presencia de cianobacterias en el fitoplancton a principios del siglo XX, durante el periodo de presencia en el lago de densas praderas de plantas sumergidas (Tabla 1, capítulo 3). La capacidad que poseen algunas especies dentro de las cianobacterias para producir toxinas ha sido una de las razones por las que ha aumentado el número de estudios recientemente sobre este grupo algal (Chorus & Bartram, 1999; Vasconcelos, 1999; Aboal et al., 2002). Se ha estimado que el 25-95 % de los *blooms* de cianobacterias son tóxicos (Sivonen et al., 1990; Pearson, 1994). En el lago de la Albufera de Valencia, aunque hay una presencia continua y una biomasa alta de cianobacterias, entre ellas algunas especies potencialmente productoras de toxinas (por ej. *Planktothrix agardhii*, *Microcystis aeruginosa*, *Cylindrospermum raciborski*), los niveles detectados de microcistinas han sido bajos (Bradt & Villena, 2002). Algunos estudios en curso tienen como objetivo la detección de otros tipos de cianotoxinas.

La masiva dominancia y permanencia de las cianofíceas en el lago de la Albufera, se ha relacionado principalmente con la eutrofización, las condiciones oligofóticas existentes, los procesos de estabilización y retroalimentación de sus poblaciones por su resuspensión dentro de la columna de agua, debida a la polimixis del lago y a su reclutamiento desde el sedimento, así como con la escasa depredación por parte del microzooplancton dominante en el lago de la Albufera (capítulos 3, 4 y 5). La reducción en la entrada de nutrientes al lago, con la consiguiente reducción de fósforo, provocó cambios en la composición específica del fitoplancton, como la sustitución de la cianobacteria oscilatoria *Planktothrix agardhii* por otras especies con menor requerimiento nutricional, como *Pseudanabaena galeata*, *Planktolyngbya contorta* y sobre todo croococales (capítulos 3 y 4). La aparición de algas de menor tamaño y principalmente de croococales asociadas a menores concentraciones de nutrientes es un resultado que también hemos observado experimentalmente en los mesocosmos (capítulos 6, 7 y 8). Cabe destacar que esta tendencia de coexistencia o alternancia entre croococales y oscilatorias está muy poco estudiada, aunque ha sido descrita en dinámicas

temporales del fitoplancton de algunos lagos someros tropicales y subtropicales (Huszar et al., 2000; Melo & Huszar, 2000; Scasso et al., 2001) y del mediterráneo (Chomérat et al., 2005).

Las cianobacterias oscilatorias y las croococales parecen tener diferentes requerimientos respecto a las formas que utilizan de nitrógeno inorgánico. Blomqvist et al. (1994) presentaron un estudio en el que algunas cianobacterias croococales (*M. tenuissima*, *Microcystis* spp. y *Synechococcus* sp.) mostraban una más alta competitividad por el nitrógeno en forma de amonio que por los nitratos. En nuestros experimentos también parece haberse dado una selectividad hacia diferentes formas de nitrógeno inorgánico entre las cianobacterias, dado que se observó la presencia de croococales con cocientes de nitrato:amonio menores de 2 mientras que las oscilatorias dominaron con cocientes mayores (capítulo 6). La presencia de oscilatorias con tricomas más estrechos aparecerían con valores de cociente intermedios. En el caso del lago de la Albufera de Valencia, se observó una mayor presencia de cianobacterias croococales y filamentosas delgadas en los años 1990 (tras el desvío de nutrientes) respecto a la década de 1980 y principalmente en los meses de verano coincidiendo con cocientes de nitrato:amonio que pasaron de 20-28 a 0,13-1,16 respectivamente (capítulo 4). Todo ello, pone en evidencia, que son necesarios más estudios para discernir sobre la afinidad y selectividad específica de las cianobacterias por las formas de nitrógeno.

Según el modelo teórico propuesto por Gragnani et al. (1999), la sustitución o reemplazamiento entre las oscilatorias y otro grupo algal (principalmente clorofíceas), puede variar dependiendo de la depredación selectiva y del requerimiento por los nutrientes, proponiendo la dominancia de las oscilatorias en el caso combinado de altas densidades de peces y carga de nutrientes. Este modelo engloba y modifica, en parte, el modelo de competencia de las cianobacterias y otras algas por la luz y los nutrientes propuesto anteriormente por Scheffer et al. (1997), según el cual a concentraciones de fósforo total inferiores a $0,08 \text{ mg L}^{-1}$ las oscilatorias no dominarían en el fitoplancton (Fig. 9.2a). A partir de nuestros resultados parece que los sistemas estudiados no se ajustan a estos modelos. Las cianobacterias dominaron en un amplio rango de nutrientes en los lagos mediterráneos estudiados con una selección de especies que abarcó desde cianobacterias fijadoras de nitrógeno a oscilatorias. La única especie nostocal durante el estudio (*Cylindrospermum* cf. *muscicola*) se desarrolló preferentemente cuando las concentraciones de fósforo total fueron menores de $0,15 \text{ mg L}^{-1}$, y las de nitrógeno inorgánico fueron bajas (amonio $<0,2 \text{ mg L}^{-1}$ y nitrato $<0,02 \text{ mg L}^{-1}$), niveles de nitrógeno que favorecen a las cianobacterias fijadoras de nitrógeno (Reynolds, 1997).

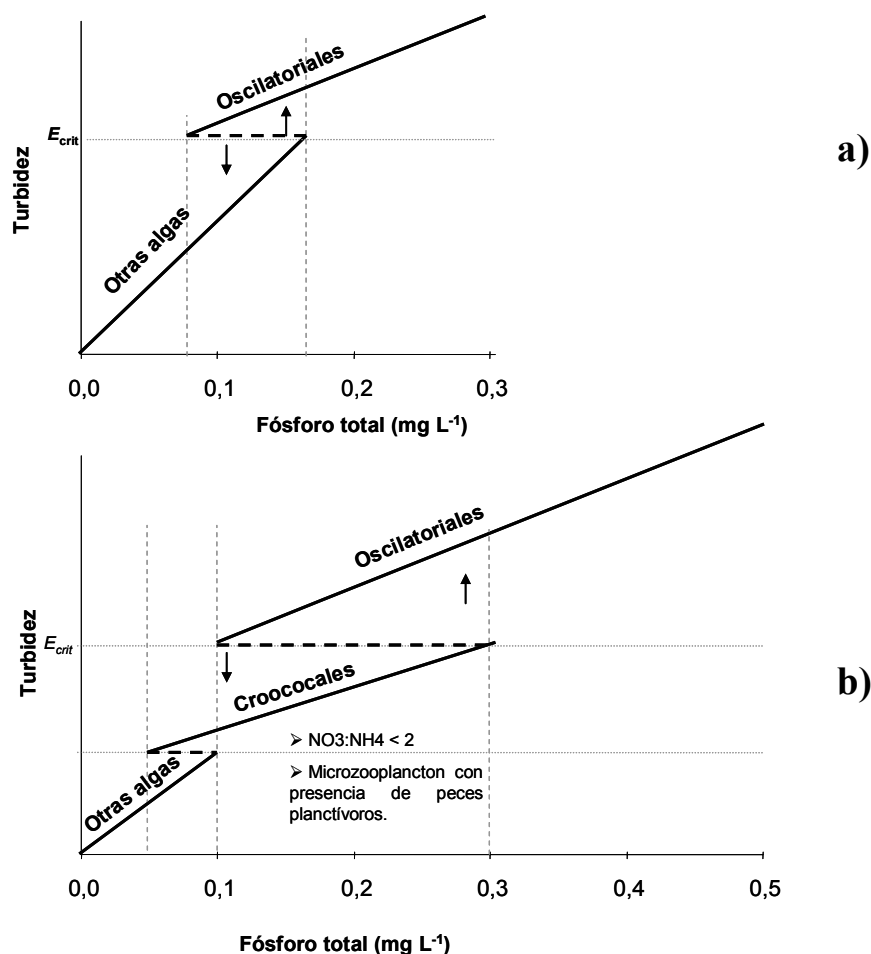


Figura 9.2. a) Modelo de Scheffer et al. (1997). B) Modelo de sustitución de las cianobacterias croococales por oscilatoriales en un gradiente de fósforo y turbidez. Efecto del cociente nitrato:amonio y de la depredación ejercida por los peces planctívoros de acuerdo con nuestros resultados.

Experimentalmente hemos encontrado que a niveles de fósforo total menores de $0,3 \text{ mg L}^{-1}$, junto con condiciones de estabilidad de la columna de agua y baja presión de depredación del zooplancton, se produce una sustitución de las oscilatoriales por las cianobacterias croococales de pequeño tamaño (*Chroococcus* spp., *Coelosphaerium kuetzingianum*) (Fig. 9.2-b). De forma similar en el lago de la Albufera de Valencia, se ha observado la misma tendencia de reemplazamiento entre estos dos subgrupos de cianobacterias bajo las mismas condiciones bióticas y abióticas. La presencia de una alta biomasa piscícola (principalmente bentívora y zooplanctívora) y una escasa presión de depredación del zooplancton durante los meses de verano, junto con

concentraciones más bajas de nutrientes, y estabilidad hidrológica del lago durante el cultivo del arroz, son algunos de los factores que determinaron el éxito de las croococales de pequeño tamaño en el lago (capítulo 4). Esta misma tendencia de aparición de croococales en los meses de verano en sustitución de las especies oscilatorias se ha observado también en una laguna costera, somera e hipertrófica del sur de Francia, en la que las cianobacterias croococales aumentaban en la comunidad fitoplanctónica, mientras especies oscilatorias (*P. agardhii* y Pseudanabaenaceas) predominaban durante el resto del año (Chomérat et al., 2005). La sustitución de las croococales por oscilatorias (figura 9.2-b) también estuvo regulada por la intensidad de depredación del zooplancton. Las densidades de peces planctívoros mediante su selección por depredación del macrozooplancton, propició el incremento de las poblaciones de pequeñas croococales (capítulos 6 y 8). En el modelo de Gragnani et al. (1999) las oscilatorias se veían favorecidas por altas densidades de peces planctívoros, contrariamente a nuestros resultados donde fueron favorecidas por la ausencia de peces y presencia de macrozooplancton (capítulos 6 y 8). Durante nuestros experimentos la comunidad del zooplancton estuvo dominada por copépodos y rotíferos, mientras que la contribución de los cladóceros (principalmente *Ceriodaphnia*) fue muy baja y restringida a los mesocosmos sin peces (Romo et al., 2004). Según Cyr & Curtis (1999) las comunidades dominadas por copépodos depredan sobre algas con tamaños hasta 45 μm , mientras que las comunidades dominadas por *Ceriodaphnia* se alimentan de algas más pequeñas (<16 μm) lo que explicaría la presión de depredación sobre las croococales y otras algas con este rango de tamaños. Este efecto selectivo por depredación del zooplancton se constató tanto en presencia como en ausencia de plantas sumergidas (capítulo 8).

Las cianobacterias croococales proliferaron bajo condiciones de estabilidad hidrológica, condiciones observadas de forma experimental en los mesocosmos (capítulos 6 y 8), y en el lago de la Albufera tanto en su actual estado turbio, durante los periodos de baja renovación de agua en verano, como en su periodo pristino con macrófitos sumergidos (capítulo 3, Tabla 1). Otro factor que parece favorecer la dominancia de las cianobacterias, principalmente de las oscilatorias, frente a otras algas es su capacidad para migrar desde el sedimento a la columna de agua (Hansson et al., 1994; Ståhl-Delbanco et al., 2003; Verspagen et al., 2005). Las tasas de reclutamiento desde el sedimento y desde el epifiton afectaron positivamente a las poblaciones planctónicas de cianobacterias (capítulos 7 y 8). Tanto en presencia como en ausencia de plantas el reclutamiento se vio favorecido por la fertilización con nutrientes, mientras que las densidades de peces influyeron positivamente sobre el reclutamiento de *Chroococcus* spp. (capítulo 8).

Recuperación por desvío de nutrientes del lago de la Albufera de Valencia

Las técnicas para la recuperación de los lagos someros establecen un primer paso que es la reducción de la entrada de nutrientes al sistema (Moss, 1998). Los estudios realizados sobre oligotrofización, principalmente en lagos someros del centro y norte de Europa, muestran la existencia de un nivel umbral para la reducción de la concentración de fósforo total en el lago de 0,1-0,05 mg L⁻¹, por debajo del cuál se produciría una mejora en el estado trófico del lago y la recolonización de las plantas subacuáticas (Jeppesen et al., 2003; Jeppesen et al., 2005a). En el caso del lago de la Albufera de Valencia, tras nueve años de reducción de un 30% en la carga de nutrientes, la concentración del fósforo total solo disminuyó hasta niveles de 0,34 mg L⁻¹ (capítulo 5). Esta reducción de fósforo resulta insuficiente para que se produzca una mejora de la calidad en el lago, sobrepasando además el valor marcado por Jeppesen et al. (2003) o el valor de fósforo total ≤0.05 mg L⁻¹ sugerido para lagos someros mediterráneos (Romo et al., 2004). El lago de la Albufera de Valencia, sin embargo, respondió al desvío de nutrientes con la disminución de su clorofila algal a casi la mitad (capítulos 3, 4 y 5).

La respuesta del fitoplancton a la reducción en la entrada externa de nutrientes se ve parcialmente compensada por la liberación de la carga interna de nutrientes desde el sedimento y que aumenta con la temperatura (Søndergaard et al., 2001). Mientras que en los lagos someros daneses se observó que el reciclaje interno de nutrientes desde el sedimento favoreció a clorofíceas pequeñas y de crecimiento rápido (Jensen et al., 1994), en los lagos estudiados fueron las pequeñas cianobacterias croococales las que predominaron (capítulos 3 y 5). Según Sas (1989) la reducción de las concentraciones de fósforo en el agua afectaría primero a la biomasa algal y posteriormente a la estructura de la comunidad fitoplanctónica. En el caso del lago de la Albufera de Valencia hemos encontrado que tanto la biomasa algal como la estructura de la comunidad fitoplanctónica se ha modificado tras el desvío de nutrientes con la dominancia en general de algas de menor tamaño (GALD <50µm) (capítulos 3, 4 y 5). En concordancia, en otros lagos someros bajo oligotrofización se ha visto también una tendencia significativa hacia la reducción del tamaño de las algas e incluso de las cianobacterias (Wojciechowski et al, 1988; Stoyneva, 1998; Köhler et al., 2000). Olsén & Willén (1980) y Gaedke (1992) observaron que los cambios en la biomasa del fitoplancton debidos a la reducción de nutrientes, afectó primero a las especies del fitoplancton de mayor tamaño, mientras que la biomasa de las algas más pequeñas permaneció invariable.

Hemos encontrado evidencias de que los lagos someros mediterráneos también pueden presentar una alternancia entre un estado de transparencia dominado

por macrófitos y un estado de turbidez dominado por el fitoplancton, condicionado principalmente por los niveles de nutrientes, aunque los niveles críticos de nutrientes varían respecto a lo descrito en lagos someros del norte y centro de Europa (Moss et al., 2004; Romo et al., 2004). En el caso de la Albufera de Valencia, la reducción en la entrada de nutrientes propició el declive de las poblaciones de *Planktothrix agardhii* y la aparición de dos fases claras con una duración máxima de hasta 5 semanas (entre los meses de Febrero y Marzo de 1999 y 2000), durante las cuales se alcanzó una transparencia del agua que llegaba al fondo (capítulo 5). La reducción de las poblaciones de esta oscilatoria ha sido también descrita en otros lagos en proceso de recuperación por oligotrofización en el norte de Europa (Scheffer et al., 1997; Köhler et al., 2005) y también en lagos subtropicales (Scasso et al., 2001). La sustitución de esta oscilatoria por especies de menor tamaño y potencialmente comestibles por el zooplancton, favoreció la aparición de grandes cladóceros (*Daphnia magna*) durante las fases claras del lago. Los periodos de fases claras, debidas al efecto de filtración del zooplancton se producen en los lagos templados generalmente entre abril y agosto (Scheffer et al., 2001a; Jeppesen et al., 2005a), mientras que en el lago de la Albufera fueron observadas más tempranamente, entre febrero y marzo (capítulo 3). La aparición temprana de las fases claras en el lago de la Albufera de Valencia parece responder a varios factores: el mantenimiento de las temperaturas del agua en invierno dentro de un rango óptimo de crecimiento para *Daphnia magna* (media de invierno 10-12°C, Fig. 1 Introducción); la alta tasa de renovación del agua y de las poblaciones algales producida por el vaciado de los arrozales entre enero y marzo; y la reducción de las poblaciones de peces por el aumento de la pesca comercial en esta época (Blanco & Romo, 2006). Durante las fases claras, la comunidad fitoplanctónica estuvo dominada principalmente por diatomeas centrales y clorofíceas (capítulo 4). Algunos estudios apoyan la idea de que la reducción de la biomasa fitoplanctónica y de las cianobacterias puede verse potenciada con una tasa alta de renovación del agua (Bailey-Watts et al. 1990; Jagtman et al., 1992; Meijer & Hosper, 1997; Köhler et al., 2000). Nuestros resultados están de acuerdo con el modelo de Reynolds (1992), según el cual las oscilatorias pueden dominar en los lagos someros polimícticos y eutróficos, pero alternando con diatomeas centrales si las tasas de renovación hidrológicas se incrementan.

A pesar de la reducción de nutrientes las cianobacterias han permanecido como dominantes en el lago de la Albufera (capítulos 3, 4 y 5), respuesta que también ha sido observada para algunos lagos someros subtropicales (Scasso et al., 2001; Coveney et al., 2005). La presencia de cianobacterias filamentosas dominando la comunidad fitoplanctónica, dificulta la aparición de las fases claras debido a la

reducida tasa de filtración del zooplancton sobre estas algas (Lammens et al., 1990; McQueen et al., 1986). Además, el estado de turbidez es estabilizado por una alta biomasa de peces bentívoros y zooplanctívoros (Hosper, 1997), por lo que el uso de medidas complementarias a la reducción de nutrientes, como la biomanipulación de las comunidades de peces, son necesarias para reducir la biomasa fitoplanctónica y el reestablecimiento de las comunidades vegetales sumergidas en muchos lagos someros (Shapiro et al., 1975; Hosper & Jagtman, 1990; Moss et al., 1996b; Meijer et al., 1999). En lagos tropicales y subtropicales, sin embargo, los efectos de cascada trófica son más difíciles de que se produzcan que en los lagos templados (Jeppesen et al., 2005). Los escasos ejemplos de biomanipulación en algunos lagos tropicales, después de reducir la carga de nutrientes, ponen de manifiesto que ambas medidas pueden resultar incluso insuficientes para alcanzar el estado de transparencia deseado o la recuperación de la presencia de los macrófitos sumergidos (Scasso et al., 2001; Beklioglu et al., 2003; Jeppesen et al., 2005b). En los lagos someros mediterráneos del litoral español se observa actualmente una considerable reducción de la presencia de los macrófitos sumergidos (Cantoal & Alboal, 2001; Quintana & Marí, 2004).

La rápida colonización de las plantas es crucial para establecer un estado de aguas transparentes y esta colonización depende en gran medida del banco de semillas que persista en el sedimento (Van den Berg et al., 2001). Las carófitas pueden colonizar lagos pequeños rápidamente, mientras que la completa colonización de lagos de gran extensión puede retrasarse, no llegar a producirse o abarcar solo algunas zonas litorales. En los casos de los lagos someros holandeses, Veluwemeer (3300 Ha) y Wolderwijd (2700 Ha), con un tamaño similar al lago de la Albufera, se necesitaron más de 8 años para que el 60% del área del lago fuese colonizada por macrófitos sumergidos, principalmente carófitas. Esto fue en parte debido a una limitación de luz dentro de la columna de agua por la turbidez causada por la resuspensión del sedimento debida al viento, además de por la falta de propágulos de las plantas. Estas experiencias sugieren la introducción de propágulos para estimular y aumentar la velocidad de colonización de las carófitas en los lagos extensos y someros (Van den Berg et al., 2001), aunque su recuperación sigue siendo más compleja que la de los lagos de menor tamaño (Moss et al., 1996; Jeppesen et al., 1998, 2005).

En el lago de la Albufera de Valencia, la vegetación sumergida en la actualidad se reduce a pequeñas zonas cerca de la desembocadura de las acequias, principalmente por la zona sur del lago. Algunas experiencias para la recuperación de las plantas mediante limnocorales, ponen de manifiesto que tanto las condiciones de turbidez del agua, como los efectos de depredación por los peces y las aves, así

como el uso de herbicidas en el cultivo de arroz, inhiben el establecimiento y la expansión de la vegetación sumergida (J. M. Benavent, comunicación personal).

Hace casi medio siglo desde que las plantas sumergidas disminuyeran hasta desaparecer en el lago de la Albufera, y se perpetuara hasta nuestros días su actual estado turbio. Esto justifica la puesta a punto de planes de recuperación coherentes que estén basados en el conocimiento científico y que conduzcan a su correcta gestión y conservación. Los resultados del presente trabajo han intentado sumarse a los mismos para conseguir estos objetivos. Los criterios que apoyan la conservación y recuperación de sus valores ecológicos, protegidos por la Directiva Marco del Agua, deberían predominar sobre los intereses de desarrollo insostenible que han condicionado al lago de la Albufera de Valencia durante el último medio siglo.

Existen escasas experiencias de recuperación en los lagos someros mediterráneos (Beklioglu et al., 2003; Quintana & Martí, 2004; Romo et al., 2005) y los resultados revelan que son necesarios más estudios para entender su ecología y diseñar planes efectivos de gestión para su conservación (Beklioglu et al., 2006b). Similar situación es extensible a los lagos someros tropicales y subtropicales (Jeppesen et al., 2005b).

CAPÍTULO 10

CONCLUSIONES

CONCLUSIONES

Del estudio y conjunto de los resultados y discusiones realizadas en el presente trabajo de Tesis Doctoral, cabe señalar las siguientes conclusiones:

1. Algunos de los postulados y teorías ecológicas descritas principalmente para los lagos someros y templados de la zona norte y centro de Europa, tienen una validez parcial para los lagos someros de la zona mediterránea. Así pues, encontramos que los niveles críticos de nutrientes, tanto para la desaparición como para la recuperación de los macrófitos sumergidos (caráceas), adoptaron valores umbrales menores que los descritos para los lagos someros templados del norte, con valores por debajo de $0,5 \text{ mg L}^{-1}$ de N y $0,05 \text{ mg L}^{-1}$ P.
2. Se han encontrado ciertas similitudes en la estructura trófica y la ecología de los lagos someros mediterráneos estudiados con los lagos tropicales y subtropicales.
3. El desvío de nutrientes en el lago de la Albufera fue insuficiente para conseguir un cambio de estado estable. Sin embargo, la reducción de fósforo total ($0,3 \text{ mg L}^{-1}$) condujo a una reducción de casi a la mitad de la biomasa algal y a la aparición de varias fases claras con dominancia de cladóceros y transparencia total en la columna de agua. Se produjo también un aumento de la proporción de cianobacterias croococales frente a la de oscilatorias.
4. En los estudios experimentales con mesocosmos *in situ*, las concentraciones de nutrientes influyeron más que la densidad de peces planctívoros sobre la biomasa del fitoplancton, del epifiton y la de los macrófitos sumergidos.
5. El efecto de depredación de los peces y del zooplancton afectó principalmente a la estructura y diversidad de las comunidades algales y al reciclado interno de fósforo.
6. Las relaciones entre la ecología del fitoplancton, epifiton y macrófitos sumergidos estuvieron influenciadas por la competencia por la luz y los nutrientes. Un aumento de las concentraciones de nutrientes favoreció el incremento de la biomasa del fitoplancton y del epifiton, y un descenso en la biomasa de las carófitas.

7. El desarrollo del epifiton fue exponencial en relación a la adición de nutrientes y su tasa de incremento fue mayor a la del fitoplancton por debajo de $0,35 \text{ mg L}^{-1}$ de fósforo. Valores mayores de $0,1-0,2 \text{ mg L}^{-1}$ de fósforo dificultaron la coexistencia entre la presencia de caráceas, epifiton y fitoplancton.
8. La ausencia de los macrófitos sumergidos favoreció la liberación de nutrientes desde el sedimento (principalmente fósforo) perpetuando biomasa algales elevadas y el estado de turbidez.
9. Las cianobacterias dominaron bajo un amplio rango de concentraciones de nutrientes. La densidad de peces planctívoros y la depredación debida al zooplancton tuvieron un papel selectivo de su tamaño (pequeñas cianobacterias crococales o filamentosas).
10. Los modelos de sustitución de cianobacterias con respecto a otros grupos algales, propuestos por Gragnani et al. (1999) y Scheffer et al. (1997), para un gradiente de fósforo y turbidez, y que tienen en cuenta la depredación por parte del zooplancton, no se cumplen para los lagos someros estudiados.
11. Se propone un modelo alternativo que explica la alternancia observada de dominancia entre cianobacterias crococales y oscilatorias, en base a sus requerimientos de nutrientes, luz, sensibilidad a la depredación por el zooplancton y condiciones de estabilidad de la columna de agua.
12. Las comunidades del fitoplancton y epifiton estuvieron estrechamente vinculadas, con tasas altas de intercambio de especies. Su composición tendió a homogeneizarse al aumentar la concentración de nutrientes.
13. Las tasas de reclutamiento de las algas desde el sedimento desprovisto de macrófitos sumergidos fueron mayores que desde el epifiton, y estuvieron directamente relacionadas con las concentraciones de nutrientes.
14. El reclutamiento de las cianobacterias desde el sedimento o desde el epifiton fue un factor importante que retroalimentó y estabilizó las poblaciones y dominancia de las cianobacterias en el fitoplancton.

15. La diversidad de las comunidades algales se redujo frente a un incremento de las concentraciones de nutrientes y peces planctívoros, especialmente en ausencia de plantas sumergidas.
16. Una mayor diversidad del fitoplancton ($>2,5$ bits individuos⁻¹) se obtuvo bajo concentraciones de nutrientes por debajo de $0,1 \text{ mg L}^{-1}$ P y 1 mg L^{-1} de N y con una mayor diversidad estructural del zooplancton.
17. Los grupos funcionales propuestos para el fitoplancton por Reynolds et al. (2002), ofrecen una valiosa y complementaria información para entender la ecología del fitoplancton en los lagos someros de la zona mediterránea. La influencia de la concentración de nutrientes y de las interacciones tróficas debidas a la depredación del zooplancton mediada por la densidad de peces planctívoros, definió ciertas modificaciones para algunos de los grupos funcionales originalmente descritos.
18. Los grupos funcionales parecen ser robustos a la presencia de macrófitos sumergidos y al intercambio e interrelación entre las poblaciones de algas bentónicas (epipelon y epifiton) y planctónicas. La modificación de caracteres de ciertos grupos funcionales y la visión de un espacio continuo y heterogéneo (multihábitats) entre el bentos y plancton en los lagos someros, puede ayudar a mejorar el conocimiento del fitoplancton que caracteriza a estos sistemas.
19. Los resultados obtenidos ponen de manifiesto que los lagos someros mediterráneos pueden tener una rápida respuesta a la eutrofización y estabilización de un estado turbio a menores concentraciones de nutrientes que las estudiadas en otras zonas climáticas. Su recuperación y conservación implica una reducción importante de la carga externa de nutrientes y la adopción de medidas complementarias que potencien un control interno de la carga de nutrientes dentro de la red trófica para recuperar su calidad ecológica y biodiversidad.

RESUMEN

El presente trabajo aborda la ecología de los productores primarios en varios lagos someros mediterráneos. Los resultados obtenidos de dos estudios experimentales en mesocosmos *in situ* con enriquecimiento de nutrientes y distintas densidades de peces planctívoros, junto a un estudio de las redes tróficas y el fitoplancton en el lago de la Albufera de Valencia (una laguna hipertrófica y somera) muestran que: 1) Algunos de los postulados y teorías ecológicas descritas principalmente para los lagos someros y templados de la zona norte y centro de Europa, tienen una validez parcial para los lagos someros de la zona mediterránea. Así pues, encontramos que los niveles críticos de nutrientes, tanto para la desaparición como para la recuperación de los macrófitos sumergidos (caráceas), adoptaron valores umbrales menores que los descritos para los lagos someros del norte, con niveles por debajo de $0,5 \text{ mg L}^{-1}$ de N y $0,05 \text{ mg L}^{-1}$ P. 2) Se han encontrado ciertas similitudes en la estructura trófica y la ecología de los lagos someros mediterráneos estudiados con los lagos tropicales y subtropicales. 3) El desvío de nutrientes en el lago de la Albufera fue insuficiente para conseguir un cambio de estado estable. Sin embargo, la reducción de fósforo total ($0,3 \text{ mg L}^{-1}$) condujo a una reducción de casi a la mitad de la biomasa algal y a la aparición de varias fases claras con dominancia de cladóceros y transparencia total en la columna de agua. Se produjo también un aumento de la proporción de cianobacterias croococales frente a la de oscilatorias. 4) En los estudios experimentales con mesocosmos *in situ*, las concentraciones de nutrientes influyeron más que la densidad de peces planctívoros sobre la biomasa del fitoplancton, del epifiton y la de los macrófitos sumergidos. 5) El efecto de depredación de los peces y del zooplancton afectó principalmente a la estructura y diversidad de las comunidades algales y al reciclado interno de fósforo. 6) Las relaciones entre la ecología del fitoplancton, epifiton y macrófitos sumergidos estuvieron influenciadas por la competencia por la luz y los nutrientes. Un aumento de las concentraciones de nutrientes favoreció el incremento de la biomasa del fitoplancton y del epifiton, y un descenso en la biomasa de las carófitas. 7) El desarrollo del epifiton fue exponencial en relación a la adición de nutrientes y su tasa de incremento fue mayor a la del fitoplancton por debajo de $0,35 \text{ mg L}^{-1}$ de fósforo. Valores mayores de $0,1-0,2 \text{ mg L}^{-1}$ de fósforo dificultaron la coexistencia entre la presencia de caráceas, epifiton y fitoplancton. 8) La ausencia de los macrófitos sumergidos favoreció la liberación de nutrientes desde el sedimento (principalmente fósforo) perpetuando biombras algales elevadas y el estado de turbidez. 9) Las cianobacterias dominaron bajo un

amplio rango de concentraciones de nutrientes. La densidad de peces planctívoros y la depredación debida al zooplancton tuvieron un papel selectivo de su tamaño (pequeñas cianobacterias croococales o filamentosas). 10) Los modelos de sustitución de cianobacterias con respecto a otros grupos algales, propuestos por Gragnani et al. (1999) y Scheffer et al. (1997), para un gradiente de fósforo y turbidez, y que tienen en cuenta la depredación por parte del zooplancton, no se cumplen para los lagos someros estudiados. 11) Se propone un modelo alternativo que explica la alternancia observada de dominancia entre cianobacterias croococales y oscilatorias, en base a sus requerimientos de nutrientes, luz, sensibilidad a la depredación por el zooplancton y condiciones de estabilidad de la columna de agua. 12) Las comunidades del fitoplancton y epifiton estuvieron estrechamente vinculadas, con tasas altas de intercambio de especies. Su composición tendió a homogeneizarse al aumentar en la concentración de nutrientes. 13) Las tasas de reclutamiento de las algas desde el sedimento desprovisto de macrófitos sumergidos fueron mayores que desde el epifiton, y estuvieron directamente relacionadas con las concentraciones de nutrientes. 14) El reclutamiento de las cianobacterias desde el sedimento o desde el epifiton fue un factor importante que retroalimentó y estabilizó las poblaciones y dominancia de las cianobacterias en el fitoplancton. 15) La diversidad de las comunidades algales se redujo frente a un incremento de las concentraciones de nutrientes y peces planctívoros, especialmente en ausencia de plantas sumergidas. 16) Una mayor diversidad del fitoplancton ($>2,5$ bits individuos⁻¹) se obtuvo bajo concentraciones de nutrientes por debajo de $0,1 \text{ mg L}^{-1} \text{ P}$ y 1 mg L^{-1} de N y con una mayor diversidad estructural del zooplancton. 17) Los grupos funcionales propuestos para el fitoplancton por Reynolds et al. (2002), ofrecen una valiosa y complementaria información para entender la ecología del fitoplancton en los lagos someros de la zona mediterránea. La influencia de la concentración de nutrientes y de las interacciones tróficas debidas a la depredación del zooplancton mediada por la densidad de peces planctívoros, definió ciertas modificaciones para algunos de los grupos funcionales originalmente descritos. 18) Los grupos funcionales parecen ser robustos a la presencia de macrófitos sumergidos y al intercambio e interrelación entre las poblaciones de algas bentónicas (epipelon y epifiton) y planctónicas. La modificación de caracteres de ciertos grupos funcionales y la visión de un espacio continuo y heterogéneo (multihábitats) entre el bentos y plancton en los lagos someros, puede ayudar a mejorar el conocimiento del fitoplancton que caracteriza a estos sistemas. 19) Los resultados obtenidos ponen de manifiesto que los lagos someros mediterráneos pueden tener una rápida respuesta a la eutrofización y estabilización de un estado turbio a menores concentraciones de nutrientes que las estudiadas en otras zonas climáticas. Su recuperación y

conservación implica una reducción importante de la carga externa de nutrientes y la adopción de medidas complementarias que potencien un control interno de la carga de nutrientes dentro de la red trófica para recuperar su calidad ecológica y biodiversidad.

ABSTRACT

The present work study the ecology of primary producers in some shallow Mediterranean lakes. The results from two *in situ* mesocosms experiments with additions of different nutrient concentrations and planktivorous fish densities, together with the results and conclusions of a study on the food webs and ecology of phytoplankton in the Albufera Lake (a shallow hypertrophic lake), showed the following conclusions: 1) Some of the hypothesis and theories described for shallow temperate lakes in the north and center of Europe can be only partly used for shallow Mediterranean lakes. Critical lower nutrient levels were observed, both for the disappearance and recovery of submerged macrophytes (characean), with levels below 0.5 mg L⁻¹ of N and 0.05 mg L⁻¹ P, than that reported for northern temperate shallow lakes. 2) The studied shallow Mediterranean lakes had similarities on the ecology and food web structure with that described for tropical and subtropical shallow lakes. 3) Nutrient diversion in the Albufera Lake did not shift the present turbid state. The decrease of total phosphorus (0.3 mg L⁻¹) reduced to half phytoplankton chlorophyll *a* and produced some short-term clear water phases dominated by large cladocers and high water transparency. There was also an increase in the percentage of chroococcal cyanobacteria respect of that of filamentous cyanobacteria. 4) The *in situ* mesocosm experiments showed that nutrient concentrations influenced more than densities of planktivorous fish the phytoplankton, epiphyton and submerged macrophyte biomass. 5) The cascade effect of fish and zooplankton predation affected mainly to phytoplankton structure and internal phosphorus recycling. 6) The relationships between the phytoplankton, epiphyton and submerged macrophytes were mainly determined by light and nutrient levels. Higher nutrient levels increased phytoplankton and epiphyton biomass, but decreased characean biomass. 7) Epiphyton had an exponential growth at increasing nutrient levels, with higher rates of increase than phytoplankton at phosphorus levels lower than 0.35 mg L⁻¹. Phosphorus values of 0.1-0.2 mg L⁻¹ prevented the coexistence between characean, epiphyton and phytoplankton. 8) Absence of submerged macrophytes favoured nutrient release from the sediment (especially phosphorus) stabilizing high phytoplankton biomasses and turbid states. 9) Cyanobacteria dominated in a wide range of trophic levels. Planktivorous fish and zooplankton affected size selection of cyanobacteria (chroococcal or filamentous). 10) The models for dominance of cyanobacteria over other algal groups, proposed by Gragnani et al. (1999) and Scheffer et al. (1997), for a phosphorus and turbidity

gradient, which also consider zooplankton predation, were not useful to explain the patterns observed in the studied lakes. 11) An alternative model is proposed to explain the dominance and replacement between chroococcal and filamentous cyanobacteria, based on their requirements for nutrients, light, sensitivity to predation by zooplankton and water stagnancy. 12) Phytoplankton and epiphyton communities were closely related and had a high rate of species exchange. Species composition of both communities became more similar at increasing nutrient levels. 13) Rate of algae recruitment from the sediment was higher than recruitment from the epiphyton and both were related to nutrient levels. 14) Recruitment of cyanobacteria from the sediment and the epiphyton was an important factor for the dominance of cyanobacteria in the phytoplankton. 15) Diversity of algal communities was reduced at increasing nutrient levels and planktivorous fish densities, especially in absence of submerged plants. 16) Higher phytoplankton diversities (>2.5 bits individuals⁻¹) were observed under nutrient concentrations below 0.1 mg L^{-1} P and 1 mg L^{-1} of N and a more diverse zooplankton composition and structure. 17) The functional groups proposed for the phytoplankton by Reynolds et al. (2002), gave useful and complementary information to understand phytoplankton ecology of shallow Mediterranean lakes. The influence of nutrient concentrations and the predation effect of zooplankton, determined by planktivorous fish densities, suggested several changes to characterize some of the functional groups. 18) The functional groups seem consistent to the presence of submerged plants and the exchange of species between the benthic algae (epipelon and epiphyton) and the phytoplankton. Changes of the features for some of the functional groups, together with a view of the benthos and plankton as a continuous and heterogeneous (multihabitats) space in shallow lakes can help to improve the knowledge of tychoplankton that characterize these ecosystems. 19) Our results pointed out that the studied shallow Mediterranean lakes had a rapid response to eutrophication, stabilizing a turbid state with lower nutrient levels that in other climatic zones. Their restoration and conservation implies a severe reduction of the external nutrient loading and the use of complementary measures to enhance the internal nutrient control within the food web, for recovering their ecological quality and biodiversity.

BIBLIOGRAFÍA

- Aboal, M., M. A. Puig, P. Mateo & E. Perona, 2002. Implications of cyanophyte toxicity on biological monitoring of calcareous streams in north-east Spain. *J. Appl. Phycol.*, 14: 49-56.
- Agustí, S., C. M. Duarte & D. E. Canfield, 1990. Phytoplankton abundance in Florida lakes: Evidence for the frequent lack of nutrient limitation. *Limnol. Oceanogr.*, 35: 181-188.
- Albertano, P. & M. Hernández-Mariné, 2001. Algae in habitats with reduced and extreme radiation. *Nova Hedwigia*, 123: 225-227.
- Alfonso, M. T & M. R. Miracle, 1987. Estudio comparativo del zooplancton en tres ullales del Parque Natural de la Albufera de Valencia. *Limnetica*, 3:263-272.
- Alfonso, M. T. & M. R. Miracle, 1990. Distribución espacial de las comunidades zooplanctónicas de la Albufera de Valencia. *Scientia gerundensis*, 16 (2): 11-25.
- Alonso, J. J., 1982. Hidrología de la Albufera. En: Jornadas sobre la problemática de la Albufera. Diputación Provincial de Valencia, Valencia, 23-38 pp.
- APHA, 1992. Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater, 18th edition. American Public Health Association. Washington D.C.
- Arévalo, C., 1916. Introducción al estudio de los Cladóceros del plancton de la Albufera de Valencia. *Anales del Instituto General y Técnico de Valencia*, vol. I. Trab. Lab. Hidrob. Esp. 1.
- Arévalo, C., 1917. Algunos rotíferos planctónicos de la Albufera de Valencia. *Anales del Instituto General y Técnico de Valencia*, vol. II. Trab. Lab. Hidrob. Esp. 4.
- Arévalo, C., 1924. Los métodos de la investigación planctónica. *Anales del Instituto General y Técnico de Valencia*, vol. XII. Trab. Lab. Hidrob. Esp. 20.
- Argilés, R., 1997. Estudio de la evolución de las matas de la Albufera de Valencia. Propuesta para su restauración. UPV, ETSIA, 282 pp.
- Bachmann, R. W., B. L. Jones, , D. D. Fox, M. Hoyer, L. A. Bull & D. E. Canfield, 1996. Relations between trophic state indicators and fish in Florida (U.S.A.) lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 53: 842-855.
- Bachmann, R. W., M. V. Hoyer & D. E. Canfield, 1999. The restoration of Lake Apopka in relation to alternative stable states. *Hydrobiologia*, 394: 219-232.
- Bailey-Watts, A. E., A. Kirika, L. May & D. H. Jones, 1990. Changes in phytoplankton over various time scales in a shallow, eutrophic lake: the Loch Leven experience with special reference to the influence of flushing rate. *Freshwat. Biol.*, 23: 85-111.

- Balls, H., B. Moss & K. Irvine, 1989. The loss of submerged plants with eutrophication. I. Experimental design, water chemistry, aquatic plant and phytoplankton biomass in experiments carried out in ponds in the Norfolk Broad. *Freshwat. Biol.*, 22: 71-87.
- Barbiero, R. P. & E. B. Welch, 1992. Contribution of benthic blue green algal recruitment to lake populations and phosphorus translocation. *Freshwat. Biol.*, 27: 249-260.
- Barbiero, R. P. & J. Kann, 1994. The importance of benthic recruitment to the population development of *Aphanizomenon flos-aquae* and internal loading in a shallow lake. *J. Plankton Res.*, 16(11): 1581-1588.
- Barko, J. W. & W. F. James, 1998. Effects of submerged aquatic macrophytes on nutrient dynamics, sedimentation, and resuspension. In: E. Jeppesen, M. Søndergaard, M. Søndergaard & K. Christoffersen (Eds.) *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. Springer Verlag, New-York, 197-214.
- Beklioglu, M. & B. Moss, 1996. Mesocosm experiments on the interaction of sediment influence, fish predation and aquatic plants with the structure of phytoplankton and zooplankton communities. *Freshwat. Biol.*, 36: 315-325.
- Beklioglu, M., L. Carvalho & B. Moss, 1999. Rapid recovery of a shallow hypertrophic lake following sewage effluent diversion: lack of chemical resilience. *Hydrobiologia*, 412: 5-15.
- Beklioglu, M., G. Altinayar & C. O. Tan, 2001. Role of water level fluctuations, nutrients and fish in determining the macrophyte-dominated clear water states in five Turkish shallow lakes. *Shallow Lake Wetlands: Ecology, Eutrophication and Restoration International Workshop*, 28-30 October 2001, Ankara, Turkey.
- Beklioglu, M., O. Ince & I. Tuzun, 2003. Restoration of the eutrophic lake Eymir, Turkey, by biomanipulation after a major external nutrient control I. *Hydrobiologia*, 489: 93-105.
- Beklioglu, M., S. Romo, I. Kagalou, X. Quintana & E. Bécares, 2006a. State of the art in the functioning of shallow Mediterranean lakes: Workshop conclusions. *Hydrobiologia*. In press.
- Beklioglu, M., G. Altinayar & C. Tan, 2006b. Water level control over submerged macrophyte development in five shallow lakes of Mediterranean Turkey. *Archiv für Hydrobiologie*. In press.
- Beltman B. & C. Allegrini, 1997. Restoration of lost aquatic plant communities: new habitats for *Chara*. *Neth. J. Aquat. Ecol.*, 30: 331-337.
- Benet, J. M., 1982. El proyecto del canal perimetral. En: *Jornadas sobre la problemática de la Albufera*. Diputación Provincial de Valencia, Valencia, 107-134.
- Benet, J. M., 1983. La Albufera de Valencia. Datos para una política de soluciones. *Revista de Obras Públicas*, 167-180.

- Bengtsson, L. & T. Hellstrom, 1992. Wind-induced resuspension in a small shallow lake. *Hydrobiologia*, 241(3): 163-172.
- Benndorf, J., J. Kranich, T. Mehner & A. Wagner, 2001. Temperature impact on midsummer decline of *Daphnia galeata*: an analysis of long-term data from the biomanipulated Bautzen Reservoir (Germany). *Freshwat. Biol.*, 46: 199-211.
- Benndorf, J., W. Böing, J. Koop & I. Neubauer, 2002. Top-down control of phytoplankton: the role of time scale, lake depth and trophic state. *Freshwat. Biol.*, 47: 2282-2295.
- Berefull, J. B. & M. De la Guardia, 1984. Contenido de metales traza en aguas de la Albufera de Valencia y evolución de su salinidad y dureza. *Rev. Agroquím. Tecnol. Aliment.*, 24: 392-399.
- Berger, C., 1989. In situ primary production, biomass and light regime in the Wolderwijd, the most stable *Oscillatoria agardhii* lake in the Netherlands. *Hydrobiologia*, 185: 233-244.
- Berger, C. & H. E. Sweers, 1988. The Ijsselmeer and its phytoplankton with special attention to the suitability of the lake as a habitat for *Oscillatoria agardhii* Gom. *J. Plankton Res.*, 10: 579-599.
- Best, P. H., C. P. Buzzelli, S. M. Bartell, R. L. Wetzel, W. A. Boyd, R. D. Doyle & K. R. Campbell, 2001. Modeling submersed macrophyte growth in relation to underwater light climate: modeling approaches and application potential. *Hydrobiologia*, 444:43-70.
- Blanco, C., 1973. Estudio de los rotíferos de la Albufera de Valencia. Influencia de la contaminación sobre su distribución. Tesina, Universidad de Madrid.
- Blanco, C., 1974. Estudio de la contaminación de la Albufera de Valencia y de los efectos de dicha contaminación sobre la fauna y flora del lago. Tesis Doctoral, Universidad de Valencia (España), 193 pp.
- Blanco, S., S. Romo, M. J. Villena & S. Martínez, 2003. Fish communities and food web interactions in six shallow Mediterranean lakes. *Hydrobiologia*, 506-509: 473-480.
- Blanco, S., S. Romo & M. J. Villena, 2004. Experimental study on the diet of mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) under different ecological conditions in a shallow lake. *Int. Rev. Hydrobiol.*, 89: 250-262.
- Blanco S. & S. Romo, 2006. Ictiofauna del lago de la Albufera de Valencia: evolución histórica y situación actual. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural. Sección Biología*, 101 (1-4): 45-56.
- Blindow, I., 1988. Phosphorus toxicity in Chara. *Aquat. Bot.*, 32: 393-395.
- Blindow, I., 1992. Decline of charophytes during eutrophication: comparison with angiosperms. *Freshwat. Biol.*, 28: 1-14.

- Blindow, I., A. Hargeby & G. Andersson, 2002. Seasonal changes of mechanisms maintaining clear water in a shallow lake with abundant *Chara* vegetation. *Aquat. Bot.*, 72: 315-334.
- Blom, G., E. H. S. van Duin & L. Lijklema, 1994. Sediment resuspension and light conditions in some shallow Dutch lakes. *Water Sci. Technol.*, 30: 243-252.
- Blomqvist, P., A. Pettersson & P. Hyenström, 1994. Ammonium-nitrogen: A key regulatory factor causing dominance of non-nitrogen-fixing cyanobacteria in aquatic systems. *Arch. Hydrobiol.*, 132: 141-164.
- Blumenshine, S. C., Y. Vadeboncoeur, D. M. Lodge, K. L. Cottingham & S. E. Knight, 1997. Benthic-pelagic links: responses of benthos to water-column nutrient enrichment. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 16 : 466-479.
- Boero, F., G. Belmonte, G. Fanelli, S. Piraino & F. Rubino, 1996. The continuity of living matter and the discontinuities of its constituents: Do plankton and benthos really exist? *Trends Ecol. Evol.*, 11: 177-180.
- Boira, H., 1987. La vegetación de la Albufera de Valencia y sus bioindicadores: lección magistral leída en la apertura del curso 1987/88. Valencia.
- Boira, H., J. M. Carrasco, C. Sabater & J. Sastre, 1997. Impacto de los principales herbicidas de traslocación empleados en el cultivo del arroz sobre la flora acuática macrófita del lago de la Albufera (Valencia, España). *Agrícola Vergel*, 184: 203-208.
- Bottrell, H. H., A. Duncan, Z. M. Gliwicz, E. Grygierek, A. Herzig, A. Ilkowska-Hillbricht, H. Kurazawa, P. Larsson & T. Weglenska, 1976. A review of some problems in zooplankton production studies. *Nordic Journal of Zoology*, 24: 419-456.
- Bradt, S. R. & M. J. Villena, 2002. Detection of microcystins in *La Albufera de Valencia* (Spain) by an enzymelinked immunosorbent assay (E.L.I.S.A). *Limnetica*, 20 (2): 1-10.
- Breukelaar, A. W., E. Lammens, J. Klein-Breteler & I. Tatrai, 1994. Effects of benthivorous bream (*Abramis brama* L.) and carp (*Cyprinus carpio* L.) on sediment resuspension and concentration of nutrients and chlorophyll *a*. *Freshwater Biology*, 32: 113-121.
- Brönmark, C. & S. E. B. Weisner, 1992. Indirect effects of fish community structure on submerged vegetation in shallow, eutrophic lakes: an alternative mechanism. *Hydrobiologia*, 243-244: 293-301.
- Brönmark, C. & J. Vermaat, 1998. Complex fish-snail-epiphyton interactions and their effects on submerged freshwater macrophytes. In: E. Jeppesen, M. Søndergaard, M. Søndergaard & K. Christoffersen (eds.): *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. Springer Verlag, New-York, 47-68.

- Brooks, J. L. & S. I. Donson, 1965. Predation, body size and composition of plankton. *Science*, 150: 28-35.
- Brucet, S., Boix, D., López-Flores, R., A. Badosa, R. Moreno-Amich & X. D. Quintana, 2005. Zooplankton structure and dynamics in permanent and temporary Mediterranean salt marshes: taxon-based and size-based approaches. *Arch. Hydrobiol.*, 162: 535-555.
- Brucet, S., Boix, D., López-Flores, R., A. Badosa & X. D. Quintana, 2006. Size and species diversity of zooplankton communities in fluctuating Mediterranean salt marshes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 67: 424-432.
- Burillo, L., 1999. Diversidad y calidad biológicas de las aguas del Parque Natural de *L'Albufera* (Valencia). Estudio de macroinvertebrados bénticos. Tesis Doctoral, Universidad de Valencia (España), 148 pp.
- Burks, R. L., E. Jeppesen & D. M. Lodge, 2000. Macrophyte and fish chemicals suppress *Daphnia* growth and alter life-history traits. *Oikos*, 88: 139-147.
- Cantoral, E. A. & M. Aboal, 2001. El Marjal Pego-Oliva: evolución temporal de la flora de macroalgas. *Limnetica*, 20 (1): 159-171.
- Carignan, R., 1982. An empirical model to estimate the relative importance of roots in phosphorus uptake by aquatic macrophytes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39: 243-247.
- Carpenter, S. R., J. F. Kitchell & J. R. Hodgson, 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *Bioscience*, 35: 643-639.
- Carpenter S. R. & J. F. Kitchell, 1993. *The trophic cascade in lakes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Carrasco, J. M, P. Cuñat, M. Martínez, R. M. Martínez & E. Primo, 1972. Contaminación de la Albufera de Valencia. I. Niveles de contaminación por insecticidas. *I.A.T.A.*, 12: 583-596.
- Carrasco, J. M & M. Planta, 1985. Contaminación de la Albufera de Valencia por plaguicidas utilizados en el cultivo del arroz. *Rev. Agroquím. Tecnol. Aliment.*, 25: 144-148.
- Carretero, J. L. & H. Boira, 1989. Flora y vegetación de la Albufera de Valencia. Bases para su recuperación. Edicions Alfons el Magnànim 16. Institució Valenciana d'Estudis i Investigació.
- Carrick, H. J., F. J. Aldridge & C. L. Schelske, 1993. Wind influences phytoplankton biomass and composition in a shallow productive lake. *Limnol. Oceanogr.*, 38: 1179-1192.
- Casado, S & C. Montes, 1992. A short history of eighty years of limnology in Spain. *Limnetica*, 8: 1-9.

- Casado, S. & C. Montes, 1995. Guía de los lagos y humedales de España. J.M. Reyero, Madrid, 255 pp.
- Casanova, M. T., M. D., Winton & J. S. Clayton, 2002. Do charophytes clear turbid waters? Verh. Internat. Verein. Limnol., 28: 1440-1443.
- Caselles, V., M. J. López & J. M. Soria, 1986. Estudio del estado trófico del lago de la Albufera (Valencia) a partir de imágenes del LandSat-V (TM). I reunión científica del grupo de trabajo en teledetección. Barcelona, 33-36.
- Cattaneo, A. & J. Kalff, 1980. The relative contribution of aquatic macrophytes and their epiphytes to the production of macrophyte beds. Limnol. Oceanogr., 25: 280-289.
- Cattaneo, A., G. Galanti, S. Gentinetta & S. Romo, 1998. Epiphytic algae and macroinvertebrates on submerged and floating-leaved macrophytes in an Italian lake. Freshwat. Biol., 39: 725-740.
- Conde, D., S. Bonilla, L. Aubriot, R. de León & W. Pintos, 1999. Comparison of the areal amount of chlorophyll *a* of planktonic and attached microalgae in a shallow coastal lagoon. Hydrobiologia, 408/409: 285-291.
- Connell, J., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science, 199: 1304-1310.
- Coops, H., M. Beklioglu & T. L. Crisman, 2003. The role of water-level fluctuations in shallow lake ecosystems - workshop conclusions. Hydrobiologia, 506-509: 23-27.
- Costa, M., 1982. La vegetación de la Albufera de Valencia. En: Jornadas sobre la problemática de la Albufera. Diputación Provincial de Valencia, Valencia, 87-95.
- Coveney, M. F., E. F. Lowe, L. E. Battoe, E. R. Arzolf & R. Conrow, 2005. Response of a eutrophic, shallow subtropical lake to reduced nutrient loading. Freshwat. Biol., 50: 1718-1730.
- Crawford, S. A., 1979. Farm pond restoration using *Chara vulgaris* vegetation. Hydrobiologia, 62: 17-31.
- Crisman, T., 1990. Natural lakes of the southeastern United States: origin, structure, and function. In: C. T. Hackery, S. M. Adams & W. H. Martin (eds) Biodiversity of the southeastern United States. John Wiley and Sons, New York, 475-538.
- Crisman, T. & J. R. Beaver, 1990. Applicability of planktonic biomanipulation for managing eutrophication in the subtropics. Hydrobiologia, 200/201: 177-185.
- Crisman, T., E. J. Philips & J. R. Beaver, 1995. Zooplankton seasonality and trophic state relationships in Lake Okeechobee, Florida. Arch. Hydrobiol. (Adv. Limnol.), 45: 213-232.

- Cyr, H. & J. M. Curtis, 1999. Zooplankton community size structure and taxonomic composition affects size-selective grazing in natural communities. *Oecologia*, 118: 306-315.
- Cullen, P. & C. Forsberg, 1988. Experiences with reducing point sources of phosphorus to lakes. *Hydrobiologia*, 170: 321-336.
- Chomérat, N., S. Fayolle & A. Cazaubon, 2005. Phytoplankton dynamics in a hypertrophic brackish lake in the South of France. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 29: 491-496.
- Chorus I. & G. Schlag, 1993. Importance of intermediate disturbances for the species composition and diversity of phytoplankton in two very different Berlin lakes. *Hydrobiologia*, 249: 67-92.
- Dafauce, C., 1975. La Albufera de Valencia. Un estudio piloto. *Monografías ICONA*, 4: 1-127.
- De la Guardia, M., C. Salvador & J. Serra, 1987. Contaminación por materia orgánica de las acequias que vierten a la Albufera de Valencia. En: *El Medio Ambiente en la Comunidad Valenciana*. Valencia, 238-243.
- Docavo, I., 1979. La Albufera de Valencia, sus peces y sus aves. Institución Alfonso El Magnánimo. Instituto Valenciano de Biología Aplicada, Diputación Provincial de Valencia. 1-240.
- Dokulil, M. T. & J. Padisák, 1994. Long-term compositional response of phytoplankton in a shallow, turbid environment, Neusiedlersee (Austria/Hungary). *Hydrobiologia*, 276: 125-137.
- Dokulil, M. T. & K. Teubner, 2000. Cyanobacterial dominance in lakes. *Hydrobiologia*, 438: 1-12.
- Dokulil, M. T. & K. Teubner, 2003. Eutrophication and restoration of shallow lakes - the concept of stable equilibria revisited. *Hydrobiologia*, 506-509: 29-35.
- Drenner, R. W. & K. D. Hambright, 1999. Review: Biomanipulation of fish assemblages as a lake restoration technique. *Arch. Hydrobiol.*, 146(2):129-166.
- Drenner, R. W. & K. D. Hambright, 2002. Piscivores, trophic cascades, and lake management. *The Scientific World J.*, 2: 284-307.
- Duarte, C. M., S. Agustí & D. E. Canfield, 1990. Size plasticity of freshwater phytoplankton: Implications for community structure. *Limnol. Oceanogr.*, 35: 1846-1851.
- Dumont, H. J., I. Van de Velde & S. Dumont, 1975. The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia*, 19: 75-79.

- Feltre, E., 1982. Proyecto 06/76. Descontaminación de la Albufera (Valencia). En: Jornadas sobre la problemática de la Albufera Diputación Provincial de Valencia, Valencia, 97-106.
- Fernández-Aláez, C., M. Fernández-Aláez & E. Bécares, 1999. Influence of water level fluctuations on the structure and composition of the macrophyte vegetation in two small temporary lakes in the northwest of Spain. *Hydrobiologia*, 415: 155-162.
- Fernández-Aláez, M., Fernández-Aláez, C. & S. Rodríguez, 2002. Seasonal changes in biomass of charophytes in shallow lakes in the northwest of Spain. *Aquat. Bot.*, 72: 335-348.
- Fernández-Aláez, M., C. Fernández-Aláez, E. Bécares, M. Valentín, J. Gomà & P. Castrillo, 2004. A 2-year experimental study of nutrient and predator influences on food web constituents in a shallow lake of north-west Spain. *Freshwat. Biol.*, 49: 1574-1592.
- Fernando, C. H., 1994. Zooplankton, fish and fisheries in tropical freshwaters. *Hydrobiologia*, 272: 105-123.
- Ferris, M., M. Oñate, E. Peris & R. M. Mullis, 1990. Determination and speciation of metals in sediments of Albufera lake. *Barceló, J. Environmental contamination*, 370-372.
- Gaedke, U., 1992. The size distribution of plankton biomass in a large lake and its seasonal variability. *Limnol. Oceanogr.*, 37: 1202-1220.
- Gafny, S. & A. Gasith, 1999. Spatially and temporally sporadic appearance of macrophytes in the littoral zone of Lake Kinneret, Israel: taking advantage of a window of opportunity. *Aquat. Bot.*, 62: 249-267.
- Galanti, G., P. Guilizzoni & V. Libera, 1990. Biomanipulation of Lago di Candia (Northern Italy): a three year experience of aquatic macrophyte management. *Hydrobiologia*, 200-201: 409-417.
- Garay, E., 1982. Apéndice: Problemática en torno a la contaminación fecal en la Albufera. En: Jornadas sobre la problemática de la Albufera. Diputación Provincial de Valencia, Valencia, 63-70.
- Gibson, C. E., 1975. Cyclomorphosis in natural populations of *Oscillatoria redekei* Van Goor. *Freshwat. Biol.*, 5: 279-286.
- Gil Corell, M., 1982. Situación ecológica actual. En: Jornadas sobre la problemática de la Albufera. Diputación Provincial de Valencia, Valencia, 73-85.
- Gil Corell, M. & R. M. Martínez, 1972. La Albufera de Valencia. Su flora, ictiofauna y avifauna. I. Flora. *A. T. A.*, 12: 562-568.
- Gil Corell, M. & R. M. Martínez, 1973. La Albufera de Valencia. Su flora, ictiofauna y avifauna. II. Ictiofauna y avifauna. *A. T. A.*, 13: 81-89.

- Gillooly, J. F. & S. I. Dodson, 2000. Latitudinal patterns in the size distribution and seasonal dynamics of new world, freshwater cladocerans. *Limnol. Oceanogr.*, 45: 22-30.
- Golterman, H. L. (ed), 1977. Interactions between sediments and freshwater. Symposium at Amsterdam, The Netherlands. Junk Publishers, The Hague.
- Golterman, H. L., J. Paing, L. Serrano & E. Gómez, 1998. Presence of and release from polyphosphates or phytate phosphate in lake sediments. *Hydrobiologia*, 364: 99-104.
- González-Sagrario, M.A., E. Jeppesen, J. Gomà, M. Søndergaard, J. P. Jensen, T. Lauridsen & F. Landkildehus, 2005. Does high nitrogen loading prevent clear-water conditions in shallow lakes at moderately high phosphorus concentrations? *Freshwat. Biol.*, 50: 27-41.
- Gragnani, A., M. Scheffer & S. Rinaldi, 1999. Top-down control of cyanobacteria: A theoretical analysis. *The American Naturalist*, 153: 59-72.
- Gross, E. M., 1999. Allelopathy in benthic and littoral areas case studies on allelochemicals from benthic cyanobacteria and submerged macrophytes. In: K. M. Inderjit, M. Dakshini & C. L. Foy (eds.) *Principles and Practices in Plant Ecology: Allelochemical Interactions*. CRC Press, Boca Raton., 179-199.
- Gross, E. M., 2003. Allelopathy of aquatic autotrophs. *Crit. Rev. Plant Sci.*, 22: 313-339.
- Gross, E. M. & R. Sütfield, 1994. Polyphenols with algicidal activity in the submerged macrophyte *Myriophyllum spicatum* L. *Acta Hort.*, 381: 710-716.
- Gyllström, M., L.-A. Hansson, E. Jeppesen, F. García-Criado, E. Gross, K. Irvine, T. Kairesalo, R. Kornijow, M. R. Miracle, M. Nykänen, T. Noges, S. Romo, D. Stephen, E. Van Donk & B. Moss, 2005. The role of climate in shaping zooplankton communities of shallow lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 50: 2008-2021.
- Hansson, L.-A., 1992. Factors regulating periphytic algal biomass. *Limnol. Oceanogr.*, 37: 322-328.
- Hansson, L.-A., 1996a. Algal recruitment from lake sediments in relation to grazing, sinking, and dominance patterns in the phytoplankton community. *Limnol. Oceanogr.*, 41: 1312-1323.
- Hansson, L.-A., 1996b. Behavioural response in plants: adjustment in algal recruitment induced by herbivores. *Proc. R. Soc. London*, 263: 1241-1244.
- Hansson, L.-A., 2000. Synergistic effects of food chain dynamics and induced behavioral responses in aquatic ecosystems. *Ecology*, 81: 842-851.
- Hansson, L.-A., L. G. Rudstam, T. B. Johnson, P. Soranno & Y. Allen, 1994. Patterns in algal recruitment from sediment to water in a dimictic, eutrophic lake. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 51: 2825-2833.

- Hansson, L.-A., H. Annadotter, E. Bergman, S. F. Hamrin, E. Jeppesen, T. Kairesalo, E. Luokkanen, P.-Å. Nilsson, M. Söndergaard & J. A. Strand, 1998a. Biomanipulation as an application of food-chain theory: constraints, synthesis, and recommendations for temperate lakes. *Ecosystems*, 1: 1-19.
- Hansson, L.-A., C. Brönmark, P. Nyström, L. Greenberg, P. Lundberg, A. Nilsson, A. Persson, L. Pettersson, P. Romare & L. Tranvik, 1998b. Consumption patterns, complexity and enrichment in aquatic food chains. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265:1-6.
- Hardin, G., 1960. The competitive exclusion theory. *Science*, 131: 1292-1297.
- Hargeby, A., I. Blindow & L.-A. Hansson, 2004. Shifts between clear and turbid states in a shallow lake: multi-causal stress from climate, nutrients and biotic interactions. *Arch. Hydrobiol.*, 161: 433-454.
- Havens, K. E., T. L. East & J. R. Beaver, 1996a. Experimental studies of zooplankton-phytoplankton-nutrient interactions in a large subtropical lakes (Lake Okeechobee, Florida, USA). *Freshwat. Biol.*, 36: 579-597.
- Havens, K. E., T. L. East, R. H. Meeker, W. P. Davis & A. D. Steinman, 1996b. Phytoplankton and epiphyton responses to in situ experimental nutrient enrichment in a shallow subtropical lake. *Plankton Res.*, 18: 551-566.
- Havens, K. E., E. J. Philips, M. Cichra & L. Bai-lian, 1998. Light availability as a possible regulator of cyanobacteria species composition in a shallow subtropical lake. *Freshwat. Biol.*, 39: 547-556.
- Havens, K. E., T. L. East, S.-J. Hwang, A. J. Rodusky, B. Sharfstein & A. D. Steinman, 1999. Algal responses to experimental nutrient addition in the littoral community of a subtropical lake. *Freshwat. Biol.* 42: 329-344.
- Head, R. M., Jones, R. I. & A. E. Bailey-Watts, 1999. An assessment of the influence of recruitment from the sediment on the development of planktonic populations of cyanobacteria in a temperate mesotrophic lake. *Freshwat. Biol.*, 41: 759-769.
- Hecky, R. E. & R. H. Hesslein, 1995. Contributions of benthic algae to lake food webs as revealed by stable isotope analysis. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 14: 631-653.
- Hernández-Mariné, M., E. Clavero & M. Roldán, 2003. Why there is such luxurious growth in the hypogean environments. *Arch. Hydrobiol. Algological Studies*, 148: 229-240.
- Hootsmans, M. J. M. & I. Blindow, 1994. Allelopathic limitation of algal growth by macrophytes. In: W. van Vierssen, M. J. M. Hootsmans & J. Vermaat (eds.): *Lake Veluwe: A Macrophyte Dominated System under Eutrophication Stress*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: 175-192.

- Hosper, S. H., 1997. Clearing Lakes. An ecosystem approach to the restoration and management of shallow lakes in The Netherlands. Thesis, Agricultural University, Wageningen: 168 pp.
- Hosper, S. H., 1998. Stable states, buffers and switches: an ecosystem approach to the restoration and management of shallow lakes in the Netherlands. *Water Sci. Technol.*, 37: 151-164.
- Hosper, S. H. & E. Jagtman, 1990. Biomanipulation additional to nutrient control for restoration of shallow lakes in The Netherlands. *Hydrobiologia*, 200-201: 523-534.
- Hrbáček, J., M. Dvoraková, V. Korinek & L. Procházková, 1961. Demonstration of the effect of the fish stock on the species composition of zooplankton and the intensity of the metabolism of the whole plankton association. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 14: 192-195.
- Huisman, J. & F. J. Weissing, 2001. Fundamental unpredictability in multispecies competition. *Am. Nat.*, 157: 488-494.
- Huszar, V. & N. Caraco, 1998. The relationship between phytoplankton composition and physical-chemical variables: a comparison between taxonomic and morphological-functional approaches in six temperate lakes. *Freshwat. Biol.*, 40: 1-48.
- Huszar, V. L. M., L. H. S. Silva, P. Domingos, M. Marinho & S. Melo, 1998. Phytoplankton species composition is more sensitive than OECD criteria to the trophic status of three Brazilian tropical lakes. *Hydrobiologia*, 369-370: 59-71.
- Huszar, V. L. M., L. H. S. Silva, M. Marinho, P. Domingos & C. L. Sant'Anna, 2000. Cyanoprokaryote assemblages in eight productive tropical Brazilian waters. *Hydrobiologia*, 424: 67-77.
- Huszar V. L. M., N. F. Caraco, F. Roland & J. Cole, 2006. Nutrient-chlorophyll relationships in tropical-subtropical lakes: do temperate models fit?. *Biogeochemistry*. DOI 10.1007/s10533-006-9007-9.
- Hutchinson, G. E., 1961. The paradox of plankton. *Am. Nat.*, 95: 137-147.
- Irfanullah, H. M. & B. Moss, 2004. Factors influencing the return of submerged plants to a clear-water, shallow temperate lake. *Aquat. Bot.*, 80: 177-191.
- Jagtman, E., D. T. Van Der Molen & S. Vermij, 1992. The influence of flushing on nutrient dynamics, composition and densities of algae and transparency in Veluwemeer, The Netherlands. *Hydrobiologia*, 233: 187-196.
- James, W. F. & J. W. Barko, 1990. Macrophyte influences on the zonation of sediment accretion and composition in a north-temperate reservoir. *Arch. Hydrobiol.*, 120: 129-142.
- James, W. F. & J. W. Barko, 1994. Macrophyte influences on sediment resuspension and export in a shallow impoundment. *Lake Reservoir Manage.*, 10: 95-102.

- James, C. S., J. Fisher & B. Moss, 2003. Nitrogen driven lakes: the Shropshire and Cheschire Meres? *Arch. Hydrobiol.*, 158: 249-266.
- Jasser, I., 1995. The influence of macrophytes on a phytoplankton community in experimental conditions. *Hydrobiologia*, 306: 21-32.
- Jensen, J. P., E. Jeppesen, K. Olrik & P. Kristensen, 1994. Impact of nutrients and physical factors on the shift from cyanobacterial to chlorophyte dominance in shallow Danish lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 51: 1692-1699.
- Jeppesen, E., J. P. Jensen, P. Kristensen, M. Søndergaard, E. Mortensen, O. Sortkjær & K. Olrik, 1990. Fish manipulation as a lake restoration tool in shallow, eutrophic temperate lakes 2: threshold levels, long-term stability and conclusions. *Hydrobiologia*, 200-201: 219-227.
- Jeppesen, E., P. Kristensen, J. P. Jensen, M. Søndergaard, E. Mortensen & T. Lauridsen, 1991. Recovery resilience following a reduction in external phosphorus loading of shallow, eutrophic Danish lakes: duration, regulating factors and methods for overcoming resilience. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 48: 127-148.
- Jeppesen, E., T. Lauridsen, S. F. Mitchell & C. W. Burns, 1997. Do planktivorous fish structure the zooplankton communities in New Zealand lakes? *N. Z. J. Mar. Freshwat. Res.*, 3: 163-173.
- Jeppesen, E., M. Søndergaard, M. Søndergaard & K. Christoffersen, 1998a. *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. Springer-Verlag, New York, 423 pp.
- Jeppesen, E., J. P. Jensen, M. Søndergaard, T. Lauridsen, L. J. Pedersen & L. Jensen, 1998b. Top-down control in freshwater lakes: the role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth. *Hydrobiologia*, 342-343: 151-164.
- Jeppesen, E., J. P. Jensen, M. Søndergaard & T. Lauridsen, 1999: Trophic dynamics in turbid and clearwater lakes with special emphasis on the role of zooplankton for water clarity. *Hydrobiologia*, 408-409: 217-231.
- Jeppesen, E., J. P. Jensen, M. Søndergaard, T. Lauridsen & F. Landkildehus, 2000a. Trophic structures, species richness and biodiversity in Danish lakes: changes along a phosphorus gradient. *Freshwat. Biol.*, 45: 201-213.
- Jeppesen, E., J. P. Jensen, M. Søndergaard, T. Lauridsen & F. Landkildehus, 2000b: Trophic structure in the pelagial of 25 shallow New Zealand lakes: changes along nutrient and fish gradients. - *J. Plankton Res.*, 22: 951-968.
- Jeppesen, E., J. P. Jensen & M. Søndergaard, 2002. Response of phytoplankton, zooplankton, and fish to re-oligotrophication: An 11 year study of 23 Danish lakes. *Aquat. Ecosyst. Health Manag.*, 5: 31-43.

- Jeppesen, E., M. Søndergaard, J. P. Jensen & T. L. Lauridsen, 2003. Recovery from eutrophication: global perspectives. In M. Kumagai & W. F. Vincent (eds.): Freshwater Management- Global versus Local Perspectives. Springer, Tokyo. Chapter 5.1: 135-152.
- Jeppesen, E., M. Søndergaard, J. P. Jensen, K. E. Havens, O. Anneville, L. Carvalho, M. F. Coveney, R. Deneke, M. T. Dokulil, B. Foy, D. Gerdeaux, S. E. Hampton, K. Kangur, J. Köhler, S. Hilt, E. H. Lammens, T. L. Lauridsen, M. Manca, M. R. Miracle, B. Moss, P. Nöges, G. Persson, G. Phillips, R. Portielje, S. Romo, C. L. Schelske, D. Straile, I. Tatrai, E. Willén & M. Winder, 2005a. Lake responses to reduced nutrient loading - an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies. *Freshwat. Biol.*, 50: 1747-1771.
- Jeppesen, E., M. Søndergaard, N. Mazzeo, M. Meerhoff, C. C. Branco, V. Huszar & F. Scasso, 2005b. Lake restoration and biomanipulation in temperate lakes: relevance for subtropical and tropical lakes. In: V. Reddy (ed.): Tropical Eutrophic Lakes: Their Restoration and Management. Oxford & IBH Publishing Co. Pvt. Ltd., New Delhi. Chapter 11: 331-349.
- Jones, J. I., K. Hardwick & J. W. Eaton, 1996. Diurnal carbon restrictions on the photosynthesis of dense stands of *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John. *Hydrobiologia*, 340: 11-16.
- Jones, J. I., B. Moss & J. O. Young, 1998. Interactions between epiphyton, nonmolluscan invertebrates and fish in standing freshwaters. In: E. Jeppesen, M. Søndergaard, M. Søndergaard & K. Christoffersen (eds.): The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes. Springer Verlag, New-York, pp. 69-90.
- Jones, J. I. & C. D. Sayer, 2003. Does the fish-invertebrate-periphyton cascade precipitate plant loss in shallow lakes? *Ecology*, 84: 2155-2167.
- John, D., 1986. The inland waters of tropical West Africa. *Arch. Hydrobiol. (Adv. Limnol.)*, 23: 1-244.
- Kairesalo, T., 1984. The seasonal succession of epiphytic communities within a *Equisetum fluviatile* L. stand in Lake Pääjärvi, southern Finland. *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol.*, 69: 475-505.
- Kairesalo, T., S. Laine, E. Luokkanen, T. Malinen & J. Keto, 1999. Direct and indirect mechanisms behind successful biomanipulation. *Hydrobiologia*, 396: 99-106.
- Kangur, K., T. Möls, A. Milius & R. Laugaste, 2003. Phytoplankton response to decreasing nutrient level in Lake Peipsi (Estonia) in 1992-2001. *Hydrobiologia*, 506-509: 265-272.

- Köhler, J., H. Behrendt & S. Hoeg, 2000. Long-term response of phytoplankton to reduced nutrient load in the flushed Lake Müggelsee (Spree system, Germany). *Arch. Hydrobiol.*, 148: 209-229.
- Köhler J., S. Hilt, R. Adrian, A. Nicklisch, H. P. Kozerski & N. Walz, 2005. Long-term response of a shallow, moderately flushed lake to reduced external phosphorus and nitrogen loading. *Freshwat. Biol.*, 50: 1639-1650.
- Komárek, J., 1985. Do all Cyanobacteria have a cosmopolitan distribution? Survey of the freshwater cyanophyte flora of Cuba. *Arch. Hydrobiol.(Suppl.)(Algol. Stud.)*, 38-39: 359-386.
- Komárková, J. & R. Tavera, 2003. Steady state of phytoplankton assemblage in the tropical Lake Catemaco (Mexico). *Hydrobiologia*, 502: 187-196.
- Kornijow, R. & T. Kairesalo, 1994. A simple apparatus for sampling epiphytic communities associated with emergent macrophytes. *Hydrobiologia*, 294: 141-143.
- Kruk, C., N. Mazzeo, G. Lacerot & C. S. Reynolds, 2002. Classification schemes for phytoplankton: a local validation of a functional approach to the analysis of species temporal replacement. *J. Plankton Res.*, 24: 901-912.
- Kufel, L. & I. Kufel, 2002. *Chara* beds acting as nutrient sinks in shallow lakes- a review. *Aquat. Bot.*, 72: 249-260.
- Kumagai, M. & F. V. Warwick, 2003. *Freshwater Management. Global Versus Local Perspectives*. Springer-Verlag, Berlin.
- Lammens, E. H. R. R., R. D. Gulati, M. L. Meijer & E. Van Donk, 1990. The first biomanipulation conference: a synthesis. *Hydrobiologia*, 200-201: 619-627.
- Larocque, I., A. Mazumder, M. Proulx, D. R. S. Lean & F. R. Pick, 1996. Sedimentation of algae: relationships with biomass and size distribution. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 53: 1133-1142.
- Lau, S. S. S. & S. N. Lane, 2002. Nutrient and grazing factors in relation to phytoplankton level in a eutrophic shallow lake: the effect of low macrophyte abundance. *Water Research*, 36: 3593-3601.
- Lauridsen, T. & D. M. Lodge, 1996. Avoidance by *Daphnia magna* of fish and macrophytes: chemical cues and predator-mediated use of macrophyte habitat. *Limnol. Oceanogr.*, 4: 794-798.
- Lauridsen, T., L. J. Pedersen, E. Jeppesen & M. Søndergaard, 1996. The importance of macrophyte bed size for cladoceran composition and horizontal migration in a shallow lake. *Plankton Res.*, 18: 2283-2294.

- Lazzaro, X., 1997. Do the trophic cascade hypothesis and classical biomanipulation approaches apply to tropical lakes and reservoirs? *Verh. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol.*, 26: 719-730.
- Lazzaro, X., M. Bouvy, R. Ribeiro-Filho, V. Oliviere, L. Sales, A. Vasconcelos & M. Mata, 2003. Do fish regulate phytoplankton in shallow eutrophic north-east Brazilian reservoirs. *Freshwat. Biol.*, 48: 649-668.
- Leibold, M. A., 1999. Biodiversity and nutrient enrichment in pond plankton communities. *Evol. Ecol. Res.*, 1: 73-95.
- López-Archilla, A. I., D. Moreira, P. López-García & D. Guerrero, 2004. Phytoplankton diversity and cyanobacterial dominance in a hypereutrophic shallow lake with biologically produced alkaline pH. *Extremophiles*, 8: 109-115.
- Lowe, E. F., L. E. Battoe, M. F. Coveney, C. L. Schelske, K. E. Havens, E. R. Marzolf & K. R. Reddy, 2001. The restoration of Lake Apopka in relation to alternative stable states: an alternative view to that of Bachmann et al. (1999). *Hydrobiologia*, 448: 11-18.
- Lund, J. W. G., C. Kipling & E. D. Le Cren, 1958. The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia*, 11: 143-170.
- Maine, M. A., N. Suñe, H. Hadad, G. Sánchez & C. Bonetto, 2005. Phosphate and metal retention in a small-scale constructed wetland for waste-water treatment. In: L. Serrano & H. L. Golterman (eds.) *Phosphates in Sediments. Proceedings of the Fourth International Symposium*, Carmona, Spain. Backhuys Publishers, Leiden. The Netherlands, 21-32.
- Margalef, R., 1972. Homage to Evelyn Hutchinson, or why is there an upper limit to diversity. *Trans. Connect. Acad. Arts. Sci.*, 44: 211-235.
- Margalef, R. & M. Mir, 1973. Indicadors de canvis de salinitat en els sediments de l'Albufera de Valencia. *Treb. Soc. Cat. Biol.*, 32: 109-117.
- Martí R. & J. C. Del Moral, 2002. *La invernada de aves acuáticas en España*. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- May, R. M., 1975. Patterns of species abundance and diversity. In: M. L. Cody & J. M. Diamond (eds): *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, 81-120 pp.
- Mazumder, A., 1994. Phosphorus-chlorophyll relationships under contrasting zooplankton community structure: potencial mechanisms. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 51: 401-407.

- Mazumder, A., D. J. McQueen, W. D. Taylor & D. R. S. Lean, 1988. Effects of fertilization and planktivorous fish (yellow perch) predation on size-distribution of particulate phosphorus and assimilated phosphate: Large enclosure experiments. *Limnol. Oceanogr.*, 33: 421-430.
- Mazumder, A. & D. R. S. Lean, 1994. Consumer-dependent responses of lake ecosystems to nutrient loading. *J. Plankton Res.*, 16: 1567-1580.
- Mazumder A. & K. E. Havens, 1998. Nutrient-chlorophyll-Secchi relationships under contrasting grazer communities of temperate versus subtropical lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 55: 1652-1662.
- Mazzeo, N., L. Rodríguez-Gallego, C. Kruk, M. Meerhoff, J. Gorga, G. Lacerot, F. Quintans, M. Loureiro, D. Larrea & F. García-Rodríguez, 2003. Effects of *Egeria densa* Planch. beds on a shallow lake without piscivorous fish. *Hydrobiologia*, 506-509: 591-602.
- McCauley, E. & J. Kalff, 1980. Empirical relationships between phytoplankton and zooplankton biomass in lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38: 458-463.
- McQueen, D. J., J. R. Post & E. L. Mills, 1986. Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 1571-1581.
- Meerhoff, M., N. Mazzeo, B. Moss & L. Rodríguez-Gallego, 2003. The structuring role of free-floating versus submerged plants in a subtropical shallow lake. *Aquat. Ecol.*, 37: 377-391.
- Meffert, M. E., 1989. In situ and in vitro photosynthesis of *Limnothrix redekei* (Cyanophyta). *Arch. Hydrobiol.*, 116: 401-414.
- Meijer, M.-L., 2000. Biomanipulation in the Netherlands. 15 years of experience. Ph.D. thesis Wageningen University, The Netherlands, 208 pp.
- Meijer, M.-L., A. J. P. Raat & R. W. Doef, 1989. Restoration by biomanipulation of the Dutch shallow, eutrophic lake Bleiswijkse Zoom. First results. *Hydrobiol. Bull.*, 23: 49-59.
- Meijer, M.-L., E. H. R. R. Lammens, A. J. P. Raat, J. P. G. Klein Breteler & M. P. Grimm, 1995. Developments of fish communities in lakes after biomanipulation. *Neth. J. Aquat. Ecology*, 29: 91-102.
- Meijer, M.-L. & H. Hosper, 1997. Effects of biomanipulation in the large and shallow lake Wolderwijd, the Netherlands. *Hydrobiologia* 342/343: 335-349.
- Meijer, M.-L., I de Boois, M. Scheffer, R. Portielje & H. Hosper, 1999. Biomanipulation in shallow lakes in the Netherlands: an evaluation of 18 case-studies. *Hydrobiologia* 409:13-30.
- Melo, S. & V. Huszar, 2000. Phytoplankton in an Amazonian flood-plain lake (Lago Batata, Brasil): diel variation and species strategies. *J. Plankton Res.*, 22: 63-76.

- Miracle, M. R., J. M. Soria, E. Vicente & S. Romo, 1987. Relaciones entre la luz, los pigmentos fotosintéticos y el fitoplancton en la Albufera de Valencia, laguna litoral hipertrófica. *Limnetica*, 3: 25-34.
- Miracle, M. R & E. Vicente, 1993. El proceso de contaminación de la Albufera de Valencia: carga de nutrientes y materia orgánica. Real Academia de Medicina de Valencia. Medio Ambiente y Salud. 107-124. Fundación Cañada Blanch.
- Miracle, M. R, M. T. Alfonso, E. Vicente & W. Koste, 1995. Rotifers of spring pools in the coastal marshland of Albufera of Valencia Natural Park. *Limnetica*, 11: 39-47.
- Miracle, M. R., B. Moss, E. Vicente, S. Romo, J. Rueda, E. Bécares, C. Fernández-Aláez, M. Fernández-Aláez, J. Hietala, T. Kairesalo, K. Vakkilainen, D. Stephen, L.-A. Hansson & M. Gyllström, 2006. Response of macroinvertebrates to experimental nutrient and fish additions in European localities of different latitudes. *Limnetica*, 25: 585-612.
- Mischke, U. & B. Nixdorf, 2003. Equilibrium phase conditions in shallow German lakes: How Cyanoprokaryota species establish a steady state phase in late summer. *Hydrobiologia*, 502: 123-132.
- Mitchell, S. F. & M. R. Perrow, 1998. Interactions between grazing birds and macrophytes. In: E. Jeppesen, M. Søndergaard, M. Søndergaard & K. Christoffersen (eds.): *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. Springer Verlag, New-York, 175-196 pp.
- Momblanch, F., 1960. Historia de la Albufera de Valencia. Valencia. Excmo. Ayuntamiento de Valencia. Publicaciones del archivo municipal. 323 pp.
- Moss, B., 1981. The composition and ecology of periphyton communities in freshwaters. II. Inter-relationships between water chemistry, phytoplankton populations and periphyton populations in a shallow lake and associated experimental reservoirs ("Lund Tubes"). *British Phycological Journal* 16, 59-76.
- Moss, B., 1990. Engineering and biological approaches to the restoration from eutrophication of shallow lakes in which aquatic plant communities are important components. *Hydrobiologia*, 200-201: 367-377.
- Moss, B., 1998. *Ecology of Fresh Waters: Man & Medium, Past to Future*. 3rd edn. Blackwell Science, Oxford, 557 pp.
- Moss, B., 2001. *The Broads. The People's Wetland. The New Naturalist*. Harper Collins Publishers, London.
- Moss, B., K. Irvine & J. Stansfield, 1988. Approaches to the restoration of shallow eutrophicated lakes in England. *Verh. Internat. Verein. Limnol*, 23: 414-418.

- Moss, B., S. McGowan & L. Carvahlo, 1994. Determination of phytoplankton crops by top-down and bottom-up mechanisms in a group of English lakes, the West midland meres. *Limnol. Oceanogr.*, 39: 1020-1029.
- Moss, B., J. Stansfield, K. Irvine, M. Perrow & G. Phyllips, 1996a. Progressive restoration of a shallow lake: a 12 years experiment in isolation, sediment removal and biomanipulation. *J. appl. Ecol.*, 33: 71-86.
- Moss, B., J. Madgewick & G. Phillips, 1996b. A guide to the restoration of nutrient-enriched shallow lakes. Environmental Agency, Broads Authority, Manchester, 180 pp.
- Moss, B., D. Stephen, C., Alvarez, E. Becares, W. Van De Bund, S. E. Collings, E. Van Donk, E. De Eyto, T. Feldmann, C. Fernández-Aláez, M. Fernández-Aláez, R. J. M. Franken, F. García-Criado, E. M. Gross, M. Gyllström, L.-A. Hansson, K. Irvine, A. Järvalt, J.-P. Jensen, E. Jeppesen, T. Kairesalo, R. Kornijow, T. Krause, H. Künnap, A. Laas, E. Lill, B. Lorens, H. Luup, M. R. Miracle, P. Nöges, T. Nöges, M. Nykänen, I. Ott, W. Peczula, E. T. H. M. Peeters, G. Phillips, S. Romo, V. Russell, J. Salujõe, M. Scheffer, K. Siewertsen, H. Smal, C. Tesch, H. Timm, L. Tuvikene, I. Tonno, T. Virro, E. Vicente & D. Wilson, 2003. The determination of ecological status in shallow lakes – a tested system (ECOFAME) for implementation of the European Water Framework Directive. *Aquatic Conserv.: Mar. Freshwat. Ecosyst.*, 13: 507-549.
- Moss, B., D. Stephen, D. Balayla, E. Bécares, S. E. Collings, C. Fernández-Aláez, M. Fernández-Aláez, C. Ferriol, P. García, J. Gomá, M. Gyllström, L.-A. Hansson, J. Hietala, T. Kairesalo, M. R. Miracle, S. Romo, J. Rueda, V. Russell, A. Ståhl-Delbanco, M. Svensson, K. Vakkilainen, M. Valentín, W. J. Van De Bund, E. Van Donk, E. Vicente & M. J. Villena, 2004. Continental-scale patterns of nutrient and fish effects on shallow lakes: synthesis of a pan-European mesocosm experiment. *Freshwat. Biol.*, 49: 1633-1649.
- Moustaka-Gouni, M., 1993. Phytoplankton succession and diversity in a warm monomictic, relatively shallow lake: Lake Volvi, Macedonia, Greece. *Hydrobiologia*, 249: 33-42.
- Mulet, A., F. Sanz & J. Serra, 1998. Proyecto de saneamiento de la Albufera de Valencia en el ámbito del Colector Oeste. *Tecnoambiente*, 80: 25-28.
- Mulderij, G., E. Van Donk & F. G. M. Roelofs, 2003. Differential sensitivity of green algae to allelopathic substances from *Chara*. *Hydrobiologia*, 491: 261-271.
- Muyllaert, K., S. Declerck, V. Geenens, J. Van Wichelen, H. Degans, J. Vandekerckhove, K. Van der Gucht, N. Vloemans, W. Rommens, D. Rejas, R. Urrutia, K. Sabbe, M. Gillis, K. Decler, L. D. Meester & W. Vyverman, 2003. Zooplankton, phytoplankton and the microbial food web in two turbid and two clear water shallow lakes in Belgium. *Aquat. Ecol.*, 37: 137-150.
- Nicklisch, A., B. Roloff & A. Ratsch, 1991. Competition experiments with two planktonic blue-green algae (Oscillatoriaceae). *Verh. int. Ver. Limnol.*, 24: 889-892.

- Norlin, J. I., S. E. Bayley & L. C. M. Ross, 2005. Submerged macrophytes, zooplankton and the predominance of low- over high-chlorophyll states in western boreal, shallow-water wetlands. *Freshwat. Biol.*, 50: 868-881.
- O'Farrel, I., R. Sinistro, I. Izaguirre & F. Unrein, 2003. Do steady state assemblages occur in shallow lentic environments from wetlands? *Hydrobiologia*, 502: 197-209.
- Olli, E. V., 1989. Simulated impacts of flow regulation on bluegreen algae in a short retention time lake. *Arch. Hydrobiol.*, 33: 181-189.
- Olmos, V. S., 1982. Els fonaments de L'Horta-Albufera contemporània. Primer Premi d'Investigació Històrica. Premis Vila de Catarroja.
- Olsen, P. & E. Willen, 1980. Phytoplankton response to sewage reduction in Vattern, a large oligotrophic lake in central Sweden. *Arch. Hydrobiol.*, 89: 171-188.
- Oltra, R. & M. R. Miracle, 1984. Comunidades zooplanctónicas de la Albufera de Valencia. *Limnetica*, 1: 51-61.
- Oltra, R. & M. R. Miracle, 1992. Seasonal succession of zooplankton populations in the hypertrophic lagoon Albufera of Valencia (Spain). *Arch. Hydrobiol.*, 124: 187-204.
- Oltra, R., M. T. Alfonso, M. Sahuquillo & M. R. Miracle, 2001. Increase of rotifer diversity after sewage diversion in the hypertrophic lagoon, Albufera of Valencia, Spain. *Hydrobiologia*, 446-447: 213-220.
- Osborne, P., 2005. Eutrophication of shallow tropical lakes. In: P. O'Sullivan & C. S. Reynolds (eds): *The lakes handbook*. Vol. II. Blackwell Science, Oxford, 278-299 pp.
- Ozimek, T., E. Van Donk & R. D. Gulati, 1990. Can macrophytes be useful in the biomanipulation of lakes? The Lake Zwemlust example. *Hydrobiologia*, 200-2001: 399-409.
- Padisák, J., 1993. The influence of different disturbance frequencies on the species richness, diversity and equitability of phytoplankton in shallow lakes. *Hydrobiologia*, 249: 135-156.
- Padisák, J., L. G. Tóth & M. Rajczy, 1988. The role of storms in the summer succession of phytoplankton in a shallow lake (Lake Balaton, Hungary). *J. Plankton Res.*, 10: 249-265.
- Padisák, J. & C. S. Reynolds, 1998. Selection of phytoplankton associations in Lake Balaton, Hungary, in response to eutrophication and restoration measures, with special reference to the cyanoprokaryotes. *Hydrobiologia*, 384: 41-53.
- Padisák, J., G. Borics, Fehér, G., I. Grigorszky, I. Oldal, A. Schmidt & Z. Zábóné-Doma, 2003. Dominant species, functional assemblages and frequency of equilibrium phases in late summer phytoplankton assemblages in Hungarian small shallow lakes. *Hydrobiologia*, 502: 157-168.

- Pardo, L., 1922. Algunos datos para el estudio económico y estadístico de la Albufera de Valencia. Anales del Instituto General y Técnico de Valencia, vol. X. Trab. Lab. Hidrob. Esp. 13.
- Pardo, L., 1924. La Comunidad de Pesadores del Palmar; su influencia en la legislación de los siglos XVIII y XIX y funcionamiento actual. Anales del Instituto General y Técnico de Valencia, vol. XII. Trab. Lab. Hidrob. Esp. 19.
- Pardo, L., 1942. La Albufera de Valencia. Biología de las aguas continentales II. Instituto Forestal de Investigaciones y Experiencias, Madrid, 263 pp.
- Pardo, L., 1943. Un documento sobre la historia de la pesca en la Albufera de Valencia. Bol. R. Soc. Esp. de Hist. Nat. C IV: 467-476.
- Pearson, M. J., 1994. The occurrence of toxic cyanobacteria in the UK. Toxic cyanobacteria: current status of research and management. Adelaide, Australia: 19-22.
- Pérez-Martínez, C. & L. Cruz-Pizarro, 1995. Species-specific phytoplankton responses to nutrients and zooplankton manipulations in enclosure experiments. Freshwat. Biol., 33: 193-203.
- Peris, E., 1987. Necesidad de depuración de los fangos lacustres: el caso de la Albufera de Valencia. En: El Medio Ambiente en la Comunidad Valenciana Valencia, pp 244-247.
- Perrow, M. R., M.-L. Meijer, P. Dawidowicz & H. Coops, 1997. Biomanipulation in shallow lakes: state of the art. Hydrobiologia, 342-343: 355-365.
- Persson, A., 1997. Phosphorus release by fish in relation to external and internal load in a eutrophic lake. Limnol. Oceanogr., 42: 577-583.
- Persson, L., J. Andersson, E. Wahlstrom & P. Eklov, 1996. Size-specific interactions in lake systems: predator gape limitation and prey growth rate and mortality. Ecology, 77: 900-911.
- Petticrew, E. L. & J. Kalff, 1992. Water flow and clay retention in submerged macrophyte beds. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 49: 2483-2489.
- Phillips, G., Eminson, L., Moss, B., 1978. A mechanism to account for macrophyte decline in progressively eutrophicated fresh waters. Aquat. Bot., 4: 103-126.
- Planas, D., F. Sarhan, L. Dube, H. Godmaire & C. Cadieux, 1981. Ecological significance of phenolic compounds of *Myriophyllum spicatum*. Verh. Int. Verein. Limnol., 21: 1492-1496.
- Planelles, M., (eds.) Peces Ciprinodóntidos Ibéricos: Fartet y Samaruc. Monografía. Conselleria de Medio Ambiente, Generalitat Valenciana, Valencia, España.
- Pollinger, U. & T. Berman, 1991. Phytoplankton composition and activity in lakes of the warm belt. Verh. Int. Ver. Limnol., 24: 1230-1234.

- Primo, E., P. Cuñat, J. M. Carrasco, C. Blanco & M. Martínez, 1975. Contaminación de la Albufera de Valencia. II. Niveles de contaminación por residuos urbanos durante el trienio 1972-1974. *A.T.A.*, 15: 98-112.
- Proulx, M., F. R. Pick, A. Mazumder, P. B. Hamilton & D. R. S. Lean, 1996. Experimental evidence for interactive impacts of human activities on lake algal species richness. *Oikos*, 76: 191-195.
- Quintana, X. D. & M. Marí, (eds) 2004. Els aiguamolls del Baix Ter. Papers del Montgrí 23. Centre Cultural de la Mediterrània. Girona. 191 pp.
- Quirós, R., 1997. Trophic cascade effects in a continuous series of temperate-subtropical water-bodies? *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 26: 2315-2319.
- Rattray, M. R., C. Howard-Williams & J. M. A. Brown, 1991. Sediment and water as sources of nitrogen and phosphorus for submerged rooted aquatic macrophytes. *Aquat. Bot.*, 40: 225-237.
- Reina, M., J. L. Espinar & L. Serrano, 2006. Sediment phosphate composition in relation to emergent macrophytes in the Doñana Marshes (SW Spain). *Water Research*, 40: 1185-1190.
- Rejas, D., S. Declerck, J. Auwerkerken, P. Tak & L. De Meester, 2005. Plankton dynamics in a tropical floodplain lake: fish, nutrients, and the relative importance of bottom-up and top-down control. *Freshwat. Biol.*, 50: 52-69.
- Reynolds, C. S., 1984. *The Ecology of Freshwater Phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge. 384 pp.
- Reynolds, C. S., 1988. The concept of biological succession applied to seasonal periodicity of phytoplankton. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 23: 683-691.
- Reynolds, C. S., 1992. Eutrophication and the management of planktonic algae: what Vollenweider couldn't tell us. In: D. W. Sutcliffe & J. G. Jones (eds): *Eutrophication: Research and Application to Water Supply*. Freshwater Biological Association, Ambleside: 4-29.
- Reynolds, C. S., 1993. Scales of disturbance and their role in plankton ecology. *Hydrobiologia*, 249: 157-171.
- Reynolds, C. S., 1997. Vegetation process in the pelagic: a model for ecosystem theory. In: Kinne, O. (ed.): *Excellence in Ecology*. ECI, Oldendorf.
- Reynolds, C. S., M. Dokulil & J. Padisák, 2000. Understanding the assembly of phytoplankton in relation to the trophic spectrum: where are we now? *Hydrobiologia*, 424: 147-152.

- Reynolds, C. S., V. L. Huszar, C. Kruk, L. Naselli-Flores & S. Melo, 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *J. Plankton Res.*, 24: 417-428.
- Rojo, C. & M. Álvarez-Cobelas, 2003. Are there steady-state phytoplankton assemblages in the field? *Hydrobiologia*, 502: 3-12.
- Romare, P. & L.-A. Hansson, 2003. A behavioral cascade: Top-predator induced behavioral shifts in planktivorous fish and zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 48: 1956-1964.
- Romero, J., I. Kagalou, J. Imberger, D. Hela, M. Kotti, A. Bartzokas, T. Albanis, N. Evmiridis, S. Karkabounas, I. Papagiannis & A. Bithava, 2002. Seasonal water quality of shallow and eutrophic lake Pamvotis, Greece: implications for restoration. *Hydrobiologia*, 474: 91-105.
- Romo, S., 1991. Estudio del fitoplancton de la Albufera de Valencia, una laguna hipertrófica y somera, entre 1980 y 1988. Tesis Doctoral, Universidad de Valencia. 197 pp.
- Romo, S., 1994a. Growth parameters of *Pseudanabaena galeata* Böcher in culture under different light and temperature conditions. *Arch. Hydrobiol. Algolog. Stud.*, 75: 239-248.
- Romo, S., 1994b. Seasonal variation in size of the cyanophytes *Planktothrix agardhii*, *Pseudanabaena galeata* and *Geitlerinema* sp. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 25: 2221-2225.
- Romo, S., 1997. Importance of allochthonous phytoplankton in a coastal freshwater lake. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 26: 610-614.
- Romo, S. & M. R. Miracle, 1993. Long-term periodicity of *Planktothrix agardhii*, *Pseudanabaena galeata* and *Geitlerinema* sp. in a shallow hypertrophic lagoon, the Albufera of Valencia (Spain). *Arch. Hydrobiol.*, 126: 469-486.
- Romo, S., M. R. Miracle & M. Hernández-Mariné, 1993a. Remarks on the morphology of *Pseudanabaena galeata* Böcher. *Algological Studies*, 68: 39-49.
- Romo, S., M. R. Miracle & M. Hernández-Mariné, 1993b. *Geitlerinema amphibium* (Ag. ex Gom.) Anagnostidis (Cyanophyceae): morphology, ultrastructure and ecology. *Algological Studies*, 69: 11-27.
- Romo, S. & M. R. Miracle, 1994a. Long-term phytoplankton changes in a shallow hypertrophic lake, Albufera of Valencia (Spain). *Hydrobiologia*, 275-276: 153-164.
- Romo, S. & M. R. Miracle, 1994b. Population dynamics and ecology of subdominant phytoplankton species in a shallow hypertrophic lake (Albufera of Valencia, Spain). *Hydrobiologia*, 273: 37-56.
- Romo, S. & M. R. Miracle, 1995. Diversity of phytoplankton assemblages from a polymictic hypertrophic lake. *Arch. Hydrobiol.*, 132: 363-384.

- Romo, S., E. Van Donk, R. Gylstra & R. Gulati, 1996. A multivariate analysis of phytoplankton and food web changes in a shallow biomanipulated lake. *Freshwat. Biol.*, 36: 683-696.
- Romo, S., M. R. Miracle, M. J. Villena, J. Rueda, C. Ferriol & E. Vicente, 2004. Mesocosm experiments on nutrient and fish effects on shallow lake food webs in a Mediterranean climate. *Freshwat. Biol.*, 49: 1593-1607.
- Romo, S. & M. J. Villena, 2005. Phytoplankton strategies and diversity under different nutrient levels and planktivorous fish densities in a shallow Mediterranean lake. *J. Plankton. Res.*, 27: 1273-1286.
- Romo, S., M. J. Villena, M. Sahuquillo, J. M., Soria, M. Giménez, T. Alfonso, E. Vicente & M. R. Miracle, 2005. Response of a shallow Mediterranean lake to nutrient diversion: does it follow similar patterns as in northern shallow lakes? *Freshwat. Biol.*, 50: 1706-1717.
- Rosselló, J., 1982. Contaminación de la Albufera y causas. En: Jornadas sobre la problemática de la Albufera Diputación Provincial de Valencia, Valencia, 39-49.
- Rosselló, V. M., 1995. L'Albufera de València. Publicacions de l'Abadia de Montserrat, Barcelona. 190 pp.
- Rott, E., 1981. Some results from phytoplankton counting intercalibrations. *Schweiz. Z. Hydrol.*, 43: 34-62.
- Ryding, S. O. & W. Rast, 1992. El control de la eutrofización en lagos y pantanos. UNESCO, Pirámide, Madrid. 375 pp.
- Sabater, C. & J. M. Carrasco, 1996. Effects of thiobencarb on the growth of three species of phytoplankton. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, 56: 977-984.
- Sabater, C. & J. M. Carrasco, 1997. Effects of chlorsulfuron on growth of three freshwater species of phytoplankton. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, 58: 807-813.
- Sabater, C. & J. M. Carrasco, 1998. Effects of molinate on growth of five freshwater species of phytoplankton. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, 61: 534-540.
- Samo, A. J. & E. Garay, 1982. Contaminación microbiológica de la Albufera. En: Jornadas sobre la problemática de la Albufera Diputación Provincial de Valencia, Valencia, 51-62.
- Sánchez Díaz, J., 1991. Plan Especial de protección del Parque Natural de la Albufera. Generalitat Valenciana. Conselleria de Medi Ambient. Valencia, 148 pp.
- Sánchez, E., S. Cirujano, L. Medina & P. García, 1999. *Chara braunii* (Charophyceae, Algae) en la Península Ibérica. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 57: 398-400.

- Sand-Jensen, K., & Borum, J., 1991. Interactions among phytoplankton, epiphyton and macrophytes in temperate freshwater and estuaries. *Aquat. Bot.*, 41: 137-175.
- Sanjaume, E., 1984. Las Costas Valencianas: sedimentología y morfología. Universidad de Valencia, 505 pp.
- Sanjaume, E., F. Segura, M. J. López & J. Pardo, 1992. Tasas de sedimentación en l'Albufera de València. *Cuad. de Geogr.* 51: 63-81.
- Sas, H., 1989. Lake restoration by reduction of nutrient loading: expectations, experiences, extrapolations. Academia Verlag Richarz, Sankt Augustin, 497 pp.
- Scasso, F., N. Mazzeo, J. Gorga, C. Kruk, G. Lacerot, J. Clemente, D. Fabián & S. Bonilla, 2001. Limnological changes in a sub-tropical shallow hypertrophic lake during its restoration: two years of a whole-lake experiment. *Aquat. Conserv.: Mar. Freshwat. Ecosyst.*, 11: 31-44.
- Scheffer, M., 1998. Ecology of Shallow Lakes. Chapman and Hall, London. 357 pp.
- Scheffer, M., S. H. Hosper, M. L. Meijer, B. Moss & E. Jeppesen, 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends Ecol. Evol.*, 8: 275-279.
- Scheffer, M., S. Rinaldi, A. Gagnani, L. R. Mur & E. H. van Nes, 1997. On the dominance of filamentous cyanobacteria in shallow, turbid lakes. *Ecology*, 78: 272-282.
- Scheffer, M., D. Straile, E. H. Van Nes & H. Hosper, 2001a. Climatic warming causes regime shifts in lake food webs. *Limnol. Oceanogr.*, 46: 1780-1783.
- Scheffer, M., S. Carpenter, J. A. Foley, C. Folke & B. Walker, 2001b. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413: 591-596.
- Schriver, P., J. Bøgestrand, E. Jeppesen & M. Søndergaard, 1995. Impact of submerged macrophytes on fish-zooplankton-phytoplankton interactions: large-scale enclosure experiments in a shallow eutrophic lake. *Freshwat. Biol.*, 33: 255-270.
- Schweizer, A., 1997. From littoral to pelagial: comparing the distribution of phytoplankton and ciliated protozoa along a transect. *J. Plankton Res.*, 19: 829-848.
- Serra, M., M. R. Miracle & E. Vicente, 1984. Interrelaciones entre los principales parámetros limnológicos de la Albufera de Valencia. *Limnetica*, 1: 9-19.
- Serrano, L., I. Calzada-Bujak & J. Toja, 2003. Variability of the sediment phosphate composition of a temporary pond (Doñana National Park, SW Spain). *Hydrobiologia*, 429: 159-169.
- Shannon, C. E. & W. Weaver, 1963. *The Mathematical Theory of Communication*. University of Illinois Press, Urbana, Illinois, 117 pp.
- Shapiro, J., 1990. Current beliefs regarding dominance by blue-greens: the case for the importance of CO₂ and pH. *Verh. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol.*, 24: 38-54.

- Shapiro, J., V. Lamarra & M. Lynch, 1975. Biomanipulation: an ecosystem approach to lake restoration. In: P. L. Brezonik & J. L. Fox (eds.): Water Quality Management through Biological Control. Rep. Univerdity of Florida, Gainesville: 85-96.
- Shoaf, W.T. & B. W. Lium, 1976. Improved extraction of chlorophyll-a and b from algae using dimethyl sulfoxide. *Limnol. Oceanogr.*, 21: 926-928.
- Simons, J., M. Ohm, R. Daalder, P. Boers & W. Rip., 1994. Restoration of Botshol (The Netherlands) by reduction of external nutrient load: recovery of a Characean community, dominated by *Chara connivens*. *Hydrobiologia*, 275-276: 243-253.
- Sivonen, K., S. I. Niemela, R. M. Niemi, L. Lepisto, T. H. Luoma & L. A. Rasanen, 1990. Toxic cyanobacteria (blue-green algae) in Finnish fresh and coastal waters. *Hydrobiologia*, 190: 267-275.
- Soeder, C. J. & E. Hegewald, 1988. Scenedesmus. In: M. A. Borowitzka & L. J. Borowitzka (eds.): Microalgal biotechnology. Cambridge University Press, London, 59-84.
- Sommer, U., 1985. Comparisons between steady state and non-steady state competitions: experiments with natural phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 30: 335-346.
- Sommer, U., 1988. Some size relationships in phytoflagellate motility. *Hydrogiologia*, 161: 125-131.
- Søndergaard, M. & B. Moss, 1998. Impact of submerged macrophytes on phytoplankton in shallow freshwater lakes. In: E. Jeppesen, M. Søndergaard, M. Søndergaard & K. Christoffersen (eds.): The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes. Springer Verlag, New-York, 115-132.
- Søndergaard, M., J. P. Jensen & E. Jeppesen, 2001. Retention and internal loading of phosphorus in shallow, eutrophic lakes. *The Scientific World*, 1: 427-442.
- Soria, J. M. 1997a. Cartografía, morfometría y caracterización biológica de los Ullals del Parc Natural de l'Albufera. Consellería de Agricultura y Pesca. Generalitat Valenciana. Memoria y Catálogo, 89.
- Soria, J. M., 1997b. Estudio limnológico de los ecosistemas acuáticos del 'Parc Natural de l'Albufera' de Valencia. Tesis Doctoral, Universidad de Valencia, Valencia, 289 pp.
- Soria, J. M., 2006. Past, present and future of la Albufera of Valencia Natural Park. *Limnetica*, 25: 135-142.
- Soria, J. M., M. R. Miracle & E. Vicente, 1987a. Aporte de nutrientes y eutrofización de la Albufera de Valencia. *Limnetica*, 3: 227-242.
- Soria, J. M., W. Colom, S. Romo & M. Ros, 1991. Aportación al estudio del fitoplancton del Parque Natural de la Albufera de Valencia: Diatomeas. VI Congreso Español de Limnología: 1-67.

- Soria, J. M., E. Vicente & M. R. Miracle, 2001. The influence of flash floods on the limnology of the Albufera of Valencia lagoon (Spain). *Verh. int. Ver. Limnol.*, 27: 2232-2235.
- Soria, J. M. & E. Vicente, 2002. Estudio de los aportes hídricos al parque natural de la Albufera de Valencia. *Limnetica*, 21: 105-115.
- Ståhl-Delbanco, A., L.-A. Hansson & M. Gyllström, 2003. Recruitment of resting stages may induce blooms of *Microcystis* at low N:P ratios. *J. Plankton Res.*, 25: 1099-1106.
- Steinman, A.D., 1996. Effects of grazers on freshwater benthic algae. In: R. J. Stevenson, M.L. Bothwell & R. L. Lowe (eds.): *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*. Academic Press, San Diego, 341-373 pp.
- Stephen, D., D.M. Balayla, E. Bécares, S. E. Collings, C. Fernández-Aláez, M. Fernández-Aláez, C. Ferriol, P. García, J. Gomá, M. Gyllström, L.-A. Hansson, J. Hietala, T. Kairesalo, M. R. Miracle, S. Romo, J. Rueda, A. Ståhl-Delbanco, M. Svensson, K. Vakkilainen, M. Valentín, W. J. Van de Bund, E. Van Donk, E. Vicente, M. J. Villena & B. Moss, 2004. Continental-scale patterns of nutrient and fish effects on shallow lakes: introduction to a pan-European mesocosm experiment. *Freshwat. Biol.*, 49: 1517-1524.
- Stevenson, R. J., M. L. Bothwell & R. L. Lowe, 1996. *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*. Academic Press, San Diego.
- Stoyneva, M. P., 1998. Development of the phytoplankton of the shallow Srebarna Lake (north-eastern Bulgaria) across a trophic gradient. *Hydrobiologia*, 369-370: 259-267.
- Takamura, N., Y. Kadono, M. Fukushima, M. Nakagawa & B. O. Kim, 2003. Effects of aquatic macrophytes on water quality and phytoplankton communities in shallow lakes. *Ecol. Res.*, 18: 381-395.
- Talling, J. F. & J. Lemoalle, 1998. *Ecological Dynamics of Tropical Inland Waters*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Tilman, D., 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, New Jersey.
- Timms, R. M. & B. Moss, 1984. Prevention of growth of potentially dense phytoplankton populations by zooplankton grazing in the presence of zooplanktivorous fish, in a shallow wetland ecosystem. *Limnol. Oceanogr.*, 29: 472-486.
- Trimbee, A. M. & G. P. Harris, 1984. Phytoplankton population dynamics of a small reservoir: use of sedimentation traps to quantify the loss of diatoms and recruitment of summer bloom-forming blue-green algae. *J. Plankton. Res.*, 6: 897-918.

- Trobajo, R., X. D. Quintana & R. Moreno-Amich, 2002. Model of alternative predominance of phytoplankton-periphyton-macrophytes in relation to nutrient level in lentic systems in Mediterranean coastal wetlands. *Arch. Hydrobiol.*, 154: 19-40.
- Utermöhl, H., 1958. Zur vervollkommung der quantitativen phytoplankton-methodik. *Mitt. Int. Ver. Limnol.*, 9: 1-38.
- Vadeboncoeur, Y., D. M. Lodge & S. R. Carpenter, 2001. Whole lake fertilization effects on the distribution of primary production between benthic and pelagic habitats. *Ecology*, 82: 1065-1077.
- Vadeboncoeur, Y., M. J. Vander Zanden & D. M. Lodge, 2002. Putting the lake back together: Reintegrating benthic pathways into lake food web models. *BioScience*, 52: 44-54.
- Van de Bund, W. J., S. Romo, M. J. Villena, M. Valentín, E. Van donk, E. Vicente, K. Vakkilainen, M. Svensson, D. Stephen, A. Ståhl-delbanco, J. Rueda, B. Moss, M. R. Miracle, T. Kairesalo, L.-A. Hansson, J. Hietala, M. Gyllström, J. Gomà, P. García, M. Fernández-Aláez, C. Fernández-Aláez, C. Ferriol, S. E. Collings, E. Bécares, D. Balayla & T. Alfonso, 2004. Responses of phytoplankton to fish predation and nutrient loading in shallow lakes: a pan-European mesocosm experiment. *Freshwat. Biol.*, 49: 1608-1618.
- Van den Berg, M., H. Coops, M.-L. Meijer, M. Scheffer & J. Simons, 1998a. Clear water associated with a dense *Chara* vegetation in the shallow and turbid Lake Veluwemeer, The Netherlands. In: E. Jeppesen, M. Søndergaard, M. Søndergaard & K. Christoffersen (eds.): *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. Springer Verlag, New-York, 339-352.
- Van den Berg, M., M. Scheffer, H. Coops & J. Simons, 1998b. The role of characean algae in the management of eutrophic shallow lakes. *J. Phycol.*, 34: 750-756.
- Van den Berg, M., M. Scheffer, E. Van Nes & H. Coops, 1999. Dynamics and stability of *Chara* sp. and *Potamogeton pectinatus* in a shallow lake changing in eutrophication level. *Hydrobiologia*, 408-409: 335-342.
- Vander Zanden, M. J. & Y. Vadeboncoeur, 2002. Fish as integrators of benthic and pelagic food webs in lakes. *Ecology*, 83: 2151-2161.
- Van Donk, E., 1998. Switches between clear and turbid water states in a biomanipulated lake (1986-1996): the role of herbivory on macrophytes. In: E. Jeppesen, M. Søndergaard, M. Søndergaard & K. Christoffersen (eds.): *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. Springer Verlag, New-York, 290-297.339-352.
- Van Donk, E., R. D. Gulati, A. Iedema & J. Meulemans, 1993. Macrophyte-related shifts in the nitrogen and phosphorus contents of the different trophic levels in a biomanipulated shallow lake. *Hydrobiologia*, 251: 19-26.

- Van Donk, E., M. P. Grimm, P. G. M. Heuts, G. Blom, K. Everards & O. F. R. Van Tongeren, 1994. Use of mesocosms in a shallow eutrophic lake to study the effects of different restoration measures. *Arch. Hydrobiol. Ergeb. Limnol.*, 40: 283-294.
- Van Donk, E. & W. J. Van de Bund, 2002. Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms. *Aquat. Bot.*, 72: 261-274.
- Van Geest G. J., H. Wolters, F. C. J. M. Roozen, H. Coops, R. M. M. Roijackers, A. D. Buijse & M. Scheffer, 2005. Water-level fluctuations affect macrophyte richness in floodplain lakes. *Hydrobiologia*, 539: 239-248.
- Vanni, M. J., 1986. Fish predation and zooplankton demography indirect effects. *Ecology*, 67: 337-354.
- Vanni, M. J. & C. D. Layne, 1997. Nutrient recycling and herbivory as mechanisms in the "Top-Down" effect of fish on algae in lakes. *Ecology*, 78: 21-40.
- Vasconcelos, V. M., 1999. Cyanobacterial toxins in Portugal: effects on aquatic animals and risk for human health. *J. Med. Biol. Res.*, 32: 249-254.
- Verspagen, J. M. H., E. O. F. M. Snelder, P. M. Visser, K. D. Jöhnk, B. W. Ibelings, L. R. Mur and J. Huisman, 2005. Benthic-pelagic coupling in the population dynamics of the harmful cyanobacterium *Microcystis*. *Freshwat. Biol.*, 50: 854-867.
- Vicente, E., M. R. Miracle & J. M. Soria, 1990. Global model for nutrient flux and biomass production in the Albufera of Valencia, Spain. *Rapp. Comm. Int. Medit.* 32, 1.
- Vicente, E. & M. R. Miracle, 1992. The coastal lagoon Albufera de Valencia: an ecosystems under stress. *Limnetica*, 8: 87-100.
- Villena, M. J & S. Romo, 2001. Fitoplancton de dos lagunas de los humedales de Xeresa y Xeraco (Valencia, España). *Botanica Complutensis*, 25: 179-189.
- Villena, M. J. & S. Romo, 2003a. Temporal changes of cyanobacteria in the largest coastal Spanish Lake. *Arch. Hydrobiol. (Suppl.) (Algol. Stud.)*, 109: 593-608.
- Villena, M. J. & S. Romo, 2003b. Phytoplankton changes in a shallow Mediterranean lake (Albufera of Valencia, Spain) after sewage diversion. *Hydrobiologia*, 506-509: 281-287.
- Virgili, P., 1956. Aprovechamiento piscícola de la Albufera de Valencia y marjales lindantes. Ministerio de Agricultura.
- Wallsten, M. & P.O. Forsgren, 1989. The effects of increased water-level on aquatic macrophytes. *J. Aquat. Plant Manag.*, 27: 32-37.

- Watson, S. B., E. McCauley & J. A. Downing, 1992. Sigmoid relationships between phosphorus, algal biomass and algal community structure. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49: 2605-2610.
- Watson, S. B., E. McCauley & J. A. Downing, 1997. Patterns in phytoplankton taxonomic composition across temperate lakes of differing nutrient status. *Limnol. Oceanogr.*, 42: 487-495.
- Weisner, S., G. Eriksson, W. Granéli & L. Leardson, 1994. Influence of macrophytes on nitrate removal in wetlands. *Ambio*, 23: 363-366.
- Weisner, S. E. B., J. A. Strand & H. Sandsten, 1997. Mechanisms regulating abundance of submerged vegetation in shallow eutrophic lakes. *Oecologia*, 109: 592-599.
- Wetzel, R. G., 2001. *Limnology. Lake and River Ecosystems*. Third Ed. Academic Press, San Diego, 1006 pp.
- Wetzel, R. G. & R. A. Hough, 1973. Productivity and role of aquatic macrophytes in lake. An assessment. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 1973.9-19.20:
- Wetzel, R. G. & G. E. Likens, 1991. *Limnological Analyses*. Springer-Verlag, New York.
- Whitton, B. & M. Potts, 2000. *The Ecology of Cyanobacteria: Their Diversity in Time and Space*. Springer, Academic Publisher Amsterdam, Holland. 669 pp.
- Wilk-Wozniak, E., A. Pocięcha & H. Bucka, 2001. Phytoplankton-zooplankton interactions, size relations and adaptive responses. A short review. *Ecohydrology Hydrobiol.*, 1: 511-517.
- Willén, E., 1985. Phytoplankton and reversed eutrophication in lake Mälaren, central Sweden, 1965-1983. *Br. Phycol. J.*, 22: 193-208.
- Willén, T. & R. Mattsson, 1997. Water-blooming and toxin producing Cyanobacteria in Swedish fresh & brackish waters, 1981-1995. *Hydrobiologia*, 353: 181-192.
- Williams, A., B. Moss & J. Eaton, 2002. Fish induced macrophyte loss in shallow lakes: top-down and bottom-up processes in mesocosm experiments. *Freshwat. Biol.*, 47: 2216-2232.
- Wium-Andersen, S., C. Christophersen & G. Houen, 1982. Allelopathic effects on phytoplankton by substances isolated from aquatic macrophytes (Charales). *Oikos*, 39: 187-190.
- Wojciechowski, I., W. Wojciechowska, K. Czernas, J. Galek & K. Religa, 1988. Changes in phytoplankton over a ten-year period in a lake undergoing de-eutrophication due to surrounding peat bogs. *Arch. Hydrobiol.*, 78: 373-387.

LISTA DE PUBLICACIONES

1. **María José Villena** & Susana Romo (2001). Fitoplancton de dos lagunas de los humedales de Xeresa y Xeraco (Valencia, España). *Botanica Complutensis* 25: 179-189.
2. Shane R. Bradt & **María José Villena** (2002). Detection of microcystins in the coastal lagoon La Albufera de Valencia, Spain by an enzyme-linked immunosorbent assay (E.L.I.S.A). *Limnetica* 20 (2):187-196.
3. **Villena, M.J.** & Romo, S. (2003) Temporal changes of cyanobacteria in the largest coastal Spanish lake. *Archiv für Hydrobiologie, Algological Studies* 109. 593-608.
4. **Villena, M.J.** & Romo, S. (2003) Phytoplankton changes in a shallow Mediterranean lake (Albufera of Valencia, Spain) after sewage diversion. *Hydrobiologia* 506-509:281-287.
5. S. Blanco, S. Romo, **M.J. Villena** & S. Martínez (2003) Fish communities and food web interactions in some shallow Mediterranean lakes. *Hydrobiologia* 506-509: 473-480.
6. S. Blanco, S. Romo & **M.J. Villena** (2004) Experimental study on the diet of mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) under different ecological conditions in a shallow lake. *Int. Rev. Hydrobiol.*, 89: 250-262.
7. Stephen, D., D. M. Balayla, E. Bécares, S. E. Collings, C. Fernández-Aláez, M. Fernández-Aláez, C. Ferriol, P. García, J. Gomá, M. Gyllström, L.-A. Hansson, J. Hietala, T. Kairesalo, M. R. Miracle, S. Romo, J. Rueda, A. Ståhl-Delbanco, M. Svensson, K. Vakkilainen, M. Valentín, W. J. Van De Bund, E. Van Donk, E. Vicente, **M. J. Villena** & B. Moss (2004) Continental-scale patterns of nutrient and fish effects on shallow lakes: introduction to a pan-European mesocosm experiment. *Freshwat. Biol.*, 49: 1517-1524.
8. Romo, S., M. R. Miracle, **M. J. Villena**, J. Rueda, C. Ferriol & E. Vicente (2004) Mesocosm experiments on nutrient and fish effects on shallow lake food webs in a Mediterranean climate. *Freshwat. Biol.*, 49: 1593-1607.
9. W. J. Van de Bund, S. Romo, **M. J. Villena**, M. Valentín, E. Van donk, E. Vicente, K. Vakkilainen, M. Svensson, D. Stephen, A. Ståhl-delbanco, J. Rueda, B. Moss, M. R. Miracle, T. Kairesalo, L-A. Hansson, J. Hietala, M. Gyllström, J. Goma, P. García, M. Fernández-Aláez, C. Fernández-Aláez, C. Ferriol, S. E. Collings, E. Bécares, D.M. Balayla & T. Alfonso (2004) Responses of phytoplankton to fish predation and nutrient loading in shallow lakes: a pan-European mesocosm experiment. *Freshwat. Biol.*, 49: 1608-1618.

10. Moss, B., D. Stephen, D. M. Balayla, E. Bécares, S. E. Collings, C. Fernández-Aláez, M. Fernández-Aláez, C. Ferriol, P. García, J. Gomá, M. Gyllström, L.-A. Hansson, J. Hietala, T. Kairesalo, M. R. Miracle, S. Romo, J. Rueda, V. Russell, A. Ståhl-Delbanco, M. Svensson, K. Vakkilainen, M. Valentín, W. J. Van De Bund, E. Van Donk, E. Vicente & **M. J. Villena** (2004) Continental-scale patterns of nutrient and fish effects on shallow lakes: synthesis of a pan-European mesocosm experiment. *Freshwat. Biol.*, 49: 1633-1649.
11. Romo, S., **M. J. Villena**, M. Sahuquillo, J. M. Soria, M. Giménez, T. Alfonso, E. Vicente & M. R. Miracle (2005) Response of a shallow Mediterranean lake to nutrient diversion: does it follow similar patterns as in northern shallow lakes? *Freshwat. Biol.*, 50: 1706-1717.
12. Romo, S. & **M. J. Villena** (2005) Phytoplankton strategies and diversity under different nutrient levels and planktivorous fish densities in a shallow Mediterranean lake. *Journal of Plankton Research*, 27 (12): 1273-1286.
13. Romo, S., **M. J. Villena** & A. R. García (2006) Epiphyton, phytoplankton and macrophytes ecology in a shallow lake under *in situ* experimental conditions. *Aquatic Botany*. Enviado.
14. **Villena, M. J.** & S. Romo (2006) Experimental approach to the influence of submerged macrophytes on the phytoplankton ecology of shallow lakes. *International Review of Hydrobiology*. Enviado.



VNIVERSITAT
DE VALÈNCIA

**Facultat de Ciències Biològiques
Departament de Microbiologia i Ecologia**