

DEPARTAMENTO DE MICROBIOLOGÍA Y ECOLOGÍA

DISTRIBUCIÓN DE LOS MICROCRUSTÁCEOS EN  
LAGUNAS DE CASTILLA LA MANCHA. CICLOS  
ESTACIONALES Y MIGRACIÓN VERTICAL EN LAGUNAS  
CÁRSTICAS ESTRATIFICADAS

M<sup>a</sup> DOLORES BORONAT CHIRIVELLA

UNIVERSITAT DE VALENCIA  
Servei de Publicacions  
2003

Aquesta Tesi Doctoral va ser presentada a València el dia 29 de Setembre de 2003 davant un tribunal format per:

- D. Celso Rodríguez Babio
- D. Javier Armengol Díaz
- D<sup>a</sup>. M<sup>a</sup> José de Lemos Boavida
- D<sup>a</sup>. Fiorenza Margaritora
- D. Eduardo Vicente Pedrós

Va ser dirigida per:

D<sup>a</sup>. Rosa Miracle Solé

©Copyright: Servei de Publicacions  
M<sup>a</sup> Dolores Boronat Chirivella

---

Depòsit legal:

I.S.B.N.:84-370-5816-3

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





UNIVERSITAT DE VALÈNCIA  
FACULTAT DE CIÈNCIES BIOLÒGIQUES

**DISTRIBUCIÓN DE LOS MICROCRUSTÁCEOS  
EN LAGUNAS DE CASTILLA-LA MANCHA.  
CICLOS ESTACIONALES Y MIGRACIÓN VERTICAL  
EN LAGUNAS CÁRSTICAS ESTRATIFICADAS.**

TESIS DOCTORAL

M<sup>a</sup> DOLORES BORONAT CHIRIVELLA

2003



Memoria presentada para optar al grado de Doctora  
en la Facultad de Ciencias Biológicas de la  
Universidad de Valencia

Firmado: M<sup>a</sup> Dolores Boronat Chirivella

Tesis dirigida por María Rosa Miracle Solé  
Dra. en Ciencias Biológicas y Catedrática  
de Ecología en la Universidad de Valencia

Firmado: María Rosa Miracle Solé



A mis padres y hermanos

*A Cáleb*



## **AGRADECIMIENTOS**

Este trabajo he tardado un largo tiempo en llevarlo a cabo, con lo cual hay un gran grupo de personas a las cuales les debo agradecer su ayuda, participación, consejo o apoyo; no quisiera dejarme a nadie fuera de estas palabras, pero si así fuera les pido mis más sinceras disculpas.

En primer lugar he de nombrar a mi directora María Rosa Miracle, la cual ha dedicado un gran esfuerzo en la realización de esta tesis, tanto en consejos, correcciones, indicaciones como en la recogida de las muestras, su determinación, etc., a ella le debo él haber realizado esta tesis.

A Eduardo Vicente, con el cual inicié las técnicas de muestreo y me enseñó innumerables cosas tanto en el campo como en el laboratorio, con él he compartido muchas horas de trabajo, y además debo agradecerle él haberme facilitado parte del material fotográfico que aquí se presenta.

A todos mis compañeros del Departamento de Ecología, por su apoyo constante y su colaboración siempre que lo he necesitado. Son muchos los compañeros que han trabajado en los muestreos entre ellos quiero destacar a Antonio Camacho, Mari Loli Sendra, Dani Sanchis, Antonio Picazo, Javier Armengol, Lidia Romero, Juan Rueda, José Ramón Roca y Paco Mezquita por su ayuda en los muestreos realizados tanto en la laguna de La Cruz como en los muestreos del PORN.

A otros compañeros del laboratorio como son: Carmen Ferriol, M<sup>a</sup> José Villena, Sara Morata, Carlos Rochera, David Sánchez; María Sahuquillo, Juan Miguel Soria, Rafa Oltra, Virginia Salavert, José Manuel Poquet, Alicia Morales, Teresa Alfonso, Elisabeth Ortega y Jorge Ciros debo agradecerles su apoyo y ayuda constantes ya que me han prestado su colaboración siempre que la he necesitado, también quiero agradecer la ayuda prestada por los colaboradores del Departamento que me ayudaron con algunos de los recuentos, especialmente a Santiago García y a Lucía Martínez.

Debo destacar a Javier Armengol, por su ayuda desde el primer día que entre en el laboratorio, fue el que me enseñó a identificar las especies, a realizar correctamente los recuentos y muchas más cosas, además de darme innumerables sugerencias y ayudarme en las correcciones de muchos trabajos.

Quiero hacer una mención especial a Mari Loli Sendra que ha estado a mi lado desde el primer día que entramos en el laboratorio y con ella he compartido todos estos años, ha sido mi compañera tanto en los muestreos como en el laboratorio y quiero

agradecerle personalmente él haber realizado todos los análisis químicos de los muestreos que aquí se presentan, así como la cantidad de horas que hemos compartido juntas en diversas circunstancias.

También quiero agradecer a Charles E. King, todo lo que me enseñó durante su estancia en nuestro laboratorio, con el cual inicié mis estudios en genética de poblaciones.

Durante mis estancias en el extranjero, deseo señalar las atenciones prestadas por Manuel Elías Gutiérrez, el cual me enseñó diferentes técnicas de muestreo, a realizar disecciones a crustáceos y a realizar dibujos de éstos a escala y agradecer a todo el personal del laboratorio del Centro de Investigación Ecosur, El Colegio de la Frontera Sur en Chetumal (México) su cordial acogida y apoyo prestado durante todo el tiempo de mi estancia, a Graciella Mura y a su doctoranda Paola de la Università La Sapienza en Roma (Italia), las cuales me enseñaron mucho sobre los anostráceos y finalmente a Wayne Wurtsbaugh y a todo el personal de la Universidad de Utah (EEUU), con el cual realizamos estudios sobre la alimentación del zooplancton.

Agradezco al Ministerio de Educación y Ciencia la concesión de una beca de Formación de Personal Investigador y las subvenciones obtenidas por la directora de la tesis en los proyectos de la CICYT plan I +D: NA89-1124 y CLI96-1103-C02-01, y también a la Consejería de Agricultura y Medio Ambiente de la Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha la ayuda prestada para la realización de este estudio.

También quiero agradecer el constante apoyo recibido por mis padres, hermanos, familiares y amigos para la realización de esta tesis.

Finalmente a Cáleb Sellés que me ha ayudado y apoyado en todo momento, además de haber colaborado con el tratamiento de algunas imágenes que se presentan en este trabajo, así como haber participado con la maquetación y edición final de esta tesis, le agradezco haber sufrido junto a mí las innumerables horas que me ha llevado la elaboración final de este trabajo.

Gracias a todos.



## ÍNDICE

<b>RESUMEN</b> .....	XV
----------------------	----

<b>CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN GENERAL</b> .....	3
---	---

## CAPÍTULO II: MATERIAL Y MÉTODOS

II.1. Áreas de estudio .....	11
II.1.1 Sistemas cársticos .....	11
II.1.2. Sistemas endorreicos .....	12
II.2. Factores físico-químicos .....	17
II.2.1. Variables físico-químicos medidos “ <i>in situ</i> ” .....	17
II.2.2 Análisis químicos realizados en el laboratorio .....	19
II.3. Métodos de muestreo .....	21
II.3.1. Red de litoral .....	21
II.3.2. Botellas hidrográficas .....	21
II.3.3. Red de plancton .....	24
II.3.4. Trampas .....	24
II.4. Procesamiento y recuento de las muestras .....	27
II.5. Métodos estadísticos .....	29
II.6 Otros descriptores .....	30

## CAPÍTULO III: RELACIÓN DE LAS POBLACIONES DE CRUSTÁCEOS LITORALES CON LAS CONDICIONES AMBIENTALES EN 26 HUMEDALES DE CASTILLA-LA MANCHA

III.1. Humedales estudiados: Periodos y métodos concretos de muestreo .....	35
III.2. Resultados .....	35
III.2.1. Caracterización físico-química de las lagunas .....	35
III.2.2. Branquiópodos .....	45
III.2.2.1. Cladóceros .....	45
III.2.2.2. Anostráceos .....	55
III.2.3. Copépodos .....	58

III.2.4. Estudio conjunto de la comunidad de crustáceos: Composición y diversidad .....	65
III.3. Discusión .....	81
 <b>CAPÍTULO IV: DISTRIBUCIÓN ESPACIO-TEMPORAL DE LOS CRUSTÁCEOS PLANCTÓNICOS Y LITORALES DE LA LAGUNA DE LA CRUZ A LO LARGO DE LOS TRES AÑOS DE ESTUDIO</b>	
IV.1. Caracterización de la zona de estudio .....	93
IV.2. Zonas y periodos de muestreo .....	96
IV.3. Parámetros meteorológicos .....	98
IV.3.1. Temperatura .....	98
IV.3.2. Pluviosidad .....	99
IV. 4. Resultados .....	100
IV.4.1. Variables físico-químicas .....	100
IV.4.2. Crustáceos planctónicos .....	107
IV.4.2.1. Variación estacional: Análisis de las muestras con redes verticales ..	107
IV.4.2.2. Variación espacio-temporal: Análisis de las muestras con botellas hidrográficas .....	112
IV. 4.2.2.1. Cladóceros .....	112
IV. 4.2.2.2. Copépodos .....	119
IV.4.2.3. Cambios poblacionales durante el fenómeno blanco .....	127
IV.4.2.4. Análisis conjunto integrando todos los grupos zooplanctónicos .....	142
IV.4.3. Composición del litoral .....	145
IV.4.3.1. Cladóceros litorales .....	148
IV.4.3.2. Copépodos litorales .....	154
IV.4.3.3. Crustáceos planctónicos en la zona litoral .....	160
V.4.4. Estudio de las trampas de sedimentación .....	169
IV.4.4.1. Cladóceros .....	169
IV.4.4.2. Copépodos .....	178
IV.4.5. Estudio de la diversidad .....	181
IV.5. Discusión .....	189
IV.5.1. Variación espacio-temporal en el medio planctónico .....	189
IV.5.2. Variación espacio-temporal en el medio litoral .....	196

IV.5.3. Variación temporal en las trampas de sedimentación .....	199
 <b>CAPÍTULO V: MIGRACIÓN VERTICAL</b>	
V. Migración vertical .....	205
V.1. Laguna de La Cruz .....	206
V.1.1. Periodos de muestreo .....	206
V.1.2. Resultados .....	206
V.1.2.1. Distribución espacio-temporal de los crustáceos .....	206
V.1.2.2. Trampas de migración vertical .....	221
V.1.3. Discusión .....	225
V.2. Laguna de El Tobar .....	231
V.2.1. Caracterización de la zona de estudio .....	231
V.2.2. Muestreo .....	233
V.2.3. Resultados .....	233
V.2.3.1. Factores físico-químicos .....	233
V.2.3.2. Distribución y migración vertical del zooplancton. Estudio general de la comunidad zooplanctónica .....	236
V.2.3.3. Distribución y migración vertical de la población de <i>Daphnia</i> <i>longispina</i> . Estudio detallado .....	252
V.2.4. Discusión .....	269
V.2.4.1. Estudio general de la comunidad zooplanctónica .....	269
V.2.4.2. Estudio detallado de la población de <i>Daphnia longispina</i> .....	273
V.2.4.3. Comentario final .....	278
 <b>VI. CONCLUSIONES GENERALES .....</b>	 281
 <b>VII. BIBLIOGRAFÍA .....</b>	 297
 <b>VIII. APÉNDICES .....</b>	 331
 <b>IX. LÁMINAS .....</b>	 395
 <b>X. ARTÍCULOS PUBLICADOS .....</b>	 413

**INDEX**

<b>ABSTRACT</b> .....	XXII
-----------------------	------

<b>CHAPTER I: GENERAL INTRODUCTION</b> .....	3
--	---

**CHAPTER II: MATERIAL AND METHODS**

II.1. Study areas.....	11
II.1.1 Karstic systems .....	11
II.1.2. Endorheic systems .....	12
II.2. Physical-chemical factors .....	17
II.2.1. <i>In situ</i> physical-chemical variables.....	17
II.2.2 Laboratory chemical analyses.....	19
II.3. Sampling methods.....	21
II.3.1. Littoral hand net.....	21
II.3.2. Hydrographic bottles .....	21
II.3.3. Plankton net .....	24
II.3.4. Traps .....	24
II.4. Sample processing and counts .....	27
II.5. Statistical methods .....	29
II.6 Others descriptors .....	30

**CHAPTER III: RELATIONSHIP OF THE LITTORAL CRUSTACEANS  
POPULATIONS WITH THE ENVIRONMENTAL CONDITIONS IN 26  
WETLANDS OF CASTILLA-LA MANCHA REGION**

III.1. Wetlands studied: Periods and sampling methods .....	35
III.2. Results .....	35
III.2.1. Physical-chemical characterization of the lakes.....	35
III.2.2. Branchiopods.....	45
III.2.2.1. Cladocerans.....	45
III.2.2.2. Anostraceans.....	55
III.2.3. Copepods .....	58

III.2.4. Joint study of the whole of crustacean's community: Composition and diversity.....	65
III.3. Discussion.....	81

## **CHAPTER IV: SPATIAL AND TEMPORAL DISTRIBUTION OF PLANKTONIC AND LITTORAL CRUSTACEANS OF LAKE LA CRUZ ALONG THREE YEARS OF STUDY**

IV.1. Characterization of the study side .....	93
IV.2. Zones and periods of sampling.....	96
IV.3. Meteorological parameters .....	98
IV.3.1. Temperature .....	98
IV.3.2. Rainfall .....	99
IV.4. Results .....	100
IV.4.1. Physical and chemical variables.....	100
IV.4.2. Planktonic crustaceans .....	107
IV.4.2.1. Seasonal variation: analysis of the net samples.....	107
IV.4.2.2. Spatial and temporal variation: analysis of samples obtained with hydrographic bottles .....	112
IV.4.2.2.1. Cladocerans.....	112
IV.4.2.2.2. Copepods .....	119
IV. 4.2.3. Populations changes during whiting.....	127
IV.4.2.4. Combined analysis of all zooplankton groups.....	142
IV.4.3. Composition of the littoral .....	145
IV.4.3.1. Littoral cladocerans .....	148
IV.4.3.2. Littoral copepods .....	154
IV.4.3.3. Planktonics crustaceans in the littoral zone.....	160
IV. 4.4. Study of the sediment traps .....	169
IV.4.4.1. Cladocerans .....	169
IV.4.4.2. Copepods .....	178
IV. 4.5. Diversity .....	181
IV.5. Discussion .....	189
IV.5.1. Spatial and temporal variation in the planktonic environmental .....	189
IV.5.2. Spatial and temporal variation in the littoral environmental.....	196

---

IV.5.3. Temporal variation in the sediment traps.....	199
---	-----

## **CHAPTER V: VERTICAL MIGRATION**

V. Vertical migration.....	205
V.1. Lake La Cruz.....	206
V.1.1. Periods of sampling .....	206
V.1.2. Results.....	206
V.1.2.1. Distribution spatial and temporal of crustaceans .....	206
V.1.2.2. Vertical migration traps.....	221
V.1.3. Discussion.....	225
V.2. Lake El Tobar.....	231
V.2.1. Characterization of the study side.....	231
V.2.2. Sampling .....	233
V.2.3. Results.....	233
V.2.3.1. Physical and chemical factors .....	233
V.2.3.2. Distribution and vertical migration of zooplankton. Overall study of the zooplanktonic community.....	236
V.2.3.3. Distribution and vertical migration of the <i>Daphnia longispina</i> population. Detailed study .....	252
V.2.4. Discussion.....	269
V.2.4.1. Overall study of the zooplanktonic community.....	269
V.2.4.2. Detailed study of the <i>Daphnia longispina</i> population .....	273
V.2.4.3. Final comment.....	278
<b>VI. CONCLUDING REMARKS .....</b>	<b>288</b>
<b>VII. REFERENCES .....</b>	<b>297</b>
<b>VIII. APPENDIX.....</b>	<b>331</b>
<b>IX. PLATES .....</b>	<b>395</b>
<b>X. PUBLISHED MANUSCRIPTS.....</b>	<b>413</b>

## RESUMEN

Este trabajo se centra en el estudio ecológico de los microcrustáceos planctónicos o semiplanctónicos de las aguas continentales siendo tres los objetivos principales: (1) relacionar la distribución de estos organismos con las características físico-químicas de sus hábitats e intentar establecer una tipología de los mismos basada en las asociaciones de microcrustáceos, (2) conocer la distribución vertical y los ciclos estacionales de estos organismos en una laguna meromítica de aguas duras y con un fenómeno anual de blanqueamiento o precipitación de carbonato cálcico y (3) determinar migraciones verticales diarias y los cambios que esto supone en la estructura vertical de las poblaciones en las lagunas cársticas estratificadas.

(1). Para la primera parte del trabajo se estudiaron las zonas del litoral de 45 lagunas de Castilla-La Mancha, en dos épocas (primavera y otoño) encontrándose un total de 82 especies de las cuales 32 pertenecen al grupo de los copépodos, 45 al grupo de los cladóceros y 5 al de los anostráceos. La riqueza de especies es mayor en primavera que en otoño.

Las asociaciones encontradas tanto entre las diferentes especies de cladóceros como entre las de copépodos por separado, así como en su conjunto, resultaron determinadas principalmente por dos factores la salinidad y la temporalidad de las aguas. Se realizaron análisis de componentes principales (PCA) con las abundancias relativas de los cladóceros identificando cinco grupos principales de especies que definían diferentes tipos de ambientes: (I) Lagunas permanentes pequeñas y profundas de aguas dulces y duras: *Acroperus neglectus*, *Alona guttata*, *Pleuroxus truncatus*, *Daphnia longispina*, (II) Lagunas permanentes con aguas dulces duras, alimentadas por manantiales o surgencias de agua y ricas en macrófitos: *Phrixura leei*, *Lathonura rectirostris*, *Eurycercus lamellatus*; *Alonella excisa*, *Daphnia pulicaria*, (III) Lagunas de aguas blandas, temporales y poco profundas: *Ephemeroporus phintonicus*, *Macrothrix rosea*, *Moina micrura*, (IV) Lagunas subsalinas e hiposalinas de rango menor de 6  $gl^{-1}$ , especialmente las permanentes: *Alona rectangula*, *Ceriodaphnia reticulata*, *Tetrocephala ambigua*, *Diaphanosoma mongolianum* y (V) Lagunas saladas que sufren períodos de desecación ya sean largos o cortos: *Alona salina*, *Pleuroxus letourneuxi*, *Dunhevedia crassa*, *Moina brachiata*, *Daphnia magna* y *D. mediterranea*.

Los resultados del mismo tipo de análisis aplicado a los copépodos dieron también cinco grupos de especies afines a diferentes tipos de ambientes, pero que diferían algo de los grupos de los cladóceros mencionados. Los grupos encontrados fueron: (I): Especies típicas de aguas dulces duras permanentes, *Eucyclops macruroides*, *E. macrurus* y *Macrocyclus distinctus*; (II): Especies tolerantes que soportan un rango que va desde aguas dulces hasta aguas con una salinidad de  $6 \text{ g l}^{-1}$ , *Canthocamptus staphylinus* y *Acanthocyclops robustus*; (IIIa): Especies pertenecientes a aguas temporales blandas, *Mixodiaptomus ortizi* y *Hemidiaptomus roubau i lauterborni*; (IIIb): Especies pertenecientes a aguas temporales subsalinas, *Mixodiaptomus incrassatus* y *Acanthocyclops americanus*; (IV): Especies tolerantes que soportan un amplio rango de salinidad, *Megacyclus viridis*, *Metacyclus minutus* y *Diacyclops bicuspidatus* (forma *odessanus* en aguas más saladas) y (V): Especies típicas de aguas temporales y salinas, *Arctodiaptomus salinus*, *A. wierzejskii*, *Cyclops insignis* y *Cletocamptus retrogressus*.

Los factores obtenidos de los PCAs de las matrices de correlación de los porcentajes de las especies de cladóceros y copépodos fueron correlacionados con las variables limnológicas medidas. Se obtuvieron correlaciones significativas con la salinidad, la alcalinidad y las concentraciones de los cationes y aniones indicando que la salinidad es un factor importante en la distribución de las especies. Sin embargo, las asociaciones de especies también reflejan otros factores, como la temporalidad y el desarrollo de macrófitos en las zonas litorales de las lagunas.

Los datos conjuntos de la comunidad de crustáceos planctónicos y litorales fueron sometidos a varios análisis estadísticos: coeficientes de afinidad, agrupamientos jerárquicos y análisis de correspondencia (DCA) y se obtuvieron las siguientes asociaciones de especies características de los diferentes ambientes: (I) Asociación característica de lagunas cársticas sin flujo de agua: *A. neglectus*, *A. guttata*, *P. truncatus*, *E. macruroides*, *M. albidus*; (Ib) Característica de lagunas cársticas de pequeñas dimensiones y de nivel fluctuante: *Microcyclus varicans*, *Paracyclus affinis* (II) Característica de lagunas cársticas que tienen flujo de agua: *A. excisa*, *Ceriodaphnia pulchella*, *D. pulicaria*, *L. rectirostris*, *Eucyclops serrulatus*, *Macrocyclus fuscus*; (IIIb) Subgrupo de lagos cársticos con flujo: *Macrothrix laticornis*, *Bosmina longirostris*, *Arctodiaptomus salinus* f *carstica*, *M. distinctus*, *Cyclops vicinus*; (III) Característica de lagunas temporales de aguas dulces: *Ceriodaphnia quadrangula*, *E. phintonicus*,



*Leydigia acanthocercoides*, *M. micrura*, *M. ortizi*, *H. roubau* *lauterborni*; (IV) Característica de lagunas permanentes subsalinas e hiposalinas de baja salinidad: *D. mongolianum*, *C. reticulata*, *Oxyurella tenuicaudis*, *M. incrassatus*, *M. minutus* y (V) Característica de lagunas temporales salinas: *Branchinecta media*, *D. crassa*, *A. salina*, *M. brachiata*, *M. hirsuticornis*, *A. wierzejskii*, *A. salinus*, *C. retrogressus* y *C. insignis*.

(2). La segunda parte del estudio se llevó a cabo en la laguna de La Cruz, durante un periodo de tres años. En primer lugar se estudiaron las poblaciones planctónicas encontrándose un total de 5 especies (tres cladóceros y dos copépodos). La marcada estratificación que presenta esta laguna meromítica determina una heterogeneidad espacial a lo largo del perfil vertical. La mayoría de organismos se sitúan en el metalimnion durante los periodos de estratificación con tendencia a ocupar zonas más profundas y delimitadas a medida que avanza el periodo de estratificación. Esta distribución vertical se desvirtúa durante el periodo de mezcla, encontrándose algo más dispersos por toda la columna de agua, excepto en el caso de *C. abyssorum* que siempre presenta un máximo de adultos en profundidad.

En cuanto a las variaciones estacionales observamos que la densidad de población de los crustáceos planctónicos es mayor desde principios de primavera hasta finales de verano y que el patrón de diversidad observado de sus especies presenta mínimos en invierno y máximos en la época estival. Con respecto a los cladóceros encontramos *Daphnia longispina* como la única especie invernal, mientras que *Diaphanosoma brachyura* es una especie estival. La otra especie de cladóceros también estival *Ceriodaphnia dubia* es subdominante. Las tres especies presentan distribuciones alternantes o excluyentes unas de otras y sus máximos de población nunca coinciden. El período de crecimiento tanto *D. brachyura* como *C. dubia* se da desde la primavera hasta finales del verano mientras que *D. longispina* presentó durante 1996-97 dos períodos de crecimiento diferentes uno en invierno y otro en verano. En cuanto a los copépodos *Tropocyclops prasinus* es la especie dominante todo el periodo de estudio, presentando sus máximos desde mediados de primavera hasta finales de verano, siendo *Cyclops abyssorum* subdominante. A pesar de que estas especies coexisten en el tiempo, sus máximos de población están desfasados en el tiempo. Los periodos reproductivos principales de los copépodos tienen lugar en invierno o principios de primavera con uno

o más pulsos reproductivos en verano. Los ciclópodos a partir de una sola fecundación pueden tener varias puestas y extender los periodos de producción de huevos en épocas con poca proporción de machos. Los periodos reproductivos principales de las dos especies de ciclópodos están también algo desfasados entre sí. *C. abyssorum* presenta máximos reproductivos más tempranos en la época fría del año que *T. prasinus* (invierno en *C. abyssorum* y primavera en *T. prasinus*), pero luego el pico reproductivo principal de verano es más tardío. En ambas especies hay probablemente más de una generación estival, sin embargo parece que en *T. prasinus* el periodo de generación es menor y muestre más picos de nauplios que la otra especie. Los ciclos de estos ciclópodos son difíciles de interpretar, ya que parte de la población de copepoditos puede pasar por estados de diapausa y además por otra parte los adultos y estadios avanzados de copepoditos de *C. abyssorum* pueden depredar en el *T. prasinus*.

Se analizó el efecto del fenómeno de blanqueamiento o precipitación de carbonatos, encontrándose como la única población significativamente afectada la de *D. brachyura*, que sufrió un descenso poblacional después del fenómeno, también se notaron cambios en la distribución vertical de las otras especies. Se han observado notables cambios interanuales en las especies de cladóceros, *D. longispina* fue muy abundante durante el primer año de estudio, pero disminuyó drásticamente en el segundo y casi desapareció en el tercero, mientras que *D. brachyura* ha ido incrementado su población cada año durante los tres años del estudio. También ha habido cambios interanuales apreciables en los copépodos, sobretodo en *C. abyssorum* que ha ido incrementando su población, este incremento es especialmente observable en el tercer año del estudio.

En segundo lugar se estudiaron las poblaciones litorales en cinco puntos de la laguna de La Cruz que incluyen tres tipos de hábitats diferentes: a) zonas con *Myriophyllum*, b) zonas sin macrófitos y c) zona con *Scirpus*. La batimetría de la laguna es muy abrupta y el desarrollo de los macrófitos está confinado a pequeñas zonas. La variación estacional tanto en los cladóceros litorales como los copépodos litorales está afectada por los procesos lacustres. En primer lugar por la mezcla vertical la cual aumenta la fertilización en el epilimnion y el crecimiento de estos crustáceos litorales y en segundo lugar el fenómeno blanco estival tiene efectos negativos en algunas de las poblaciones. *Acroperus neglectus* es el cladócero dominante y muestra un drástico declive después del fenómeno blanco, especialmente acusado en las zonas con

macrófitos. Esta especie se desarrolla preferentemente en los meses fríos con un periodo bien definido de producción de efipios con un máximo en diciembre. Los altibajos de la población de *A. neglectus* presentan un desfase o alternancia con las especies subdominantes que tienen máximos acoplados justo en las épocas en que empieza a decrecer éste, especialmente *A. guttata* que es la segunda especie en importancia. La composición de especies es la misma en todas los tipos de hábitats del litoral y la única diferencia importante observada es la mayor diversidad encontrada en las zonas sin macrófitos comparada con las zonas con vegetación debido al mayor crecimiento de la especie dominante *A. neglectus* en estas últimas. La riqueza de especies de copépodos litorales es mayor en invierno que en verano aunque en este caso también hay un desfase con las dos especies principales, siendo *Eucyclops macruroides* más restrictivamente invernal y *Macrocyclus albidus* tiene una presencia mayor posterior a los máximos de *E. macruroides*. A diferencia de los cladóceros, los copépodos presentan una mayor diversidad en las zonas con macrófitos que en las zonas sin ellos, aunque la riqueza de especies es prácticamente la misma en los distintos hábitats.

La zona litoral está también invadida por las especies planctónicas, especialmente por el copépodo *T. prasinus* que, constituye la especie dominante de copépodo en este ambiente. Su abundancia en esta zona es mayor en el periodo invernal cuando la presión de depredación en las zonas litorales es menor.

En tercer lugar se estudió la sedimentación de los organismos tanto planctónicos como litorales mediante trampas situadas en el fondo de la laguna en su punto central. Entre los restos recogidos los mejor conservados fueron los de los quidóridos. El cociente entre restos litorales / planctónicos varía según si agregábamos formol o no en las trampas de sedimentación, con lo que este cociente depende de las condiciones ambientales que actúan diferencialmente según los grupos de organismos siendo los restos de los organismos planctónicos mucho más fácilmente degradables que los de los quidóridos. El transporte de los restos de los organismos litorales hacia el centro ocurre vía picnoclinas especialmente por la interfase óxico-anóxica. La sedimentación de los restos orgánicos está marcada por dos procesos principalmente, la precipitación de carbonatos y la mezcla invernal, mostrando unos pulsos de deposición relacionados con dichos procesos.

(3). La tercera parte del estudio sobre migración vertical diaria se llevó a cabo en dos lagunas diferentes en la laguna de La Cruz y en la laguna de El Tobar, ambas meromíticas. En la laguna de La Cruz el estudio de migración vertical se centró en el efecto del fenómeno blanco sobre las poblaciones planctónicas ya que disminuye drásticamente la luz que es el factor determinante más directo de la migración. Las especies de cladóceros, *D. brachyura* y *C. dubia* realizan una típica migración normal, ascendiendo por la noche a capas más superficiales y permaneciendo por el día en capas más profundas, y cuando se da el fenómeno blanco las poblaciones se sitúan a menor profundidad y la amplitud de la migración es menor de acuerdo con la mayor turbidez del agua, medida con el coeficiente de extinción vertical de la luz. Los patrones de migración observados en las especies de copépodos, muestran tanto migración normal como inversa y dentro de una misma especie encontramos diferencias en la migración según los estadios de desarrollo. Los adultos y copepoditos de *C. abyssorum* muestran un patrón de migración inverso, más pronunciado el día del fenómeno blanco, sin embargo estos estadios que presentan un máximo profundo, muestran poca relación con la luz. Los nauplios en cambio presentan un patrón de migración normal, excepto el día del fenómeno blanco. Todos los estadios de desarrollo de *T. prasinus* presenta ambos patrones de migración, migración inversa antes y durante el fenómeno blanco para adultos y copepoditos y migración normal después de éste, mientras que los nauplios muestran el patrón inverso a los adultos y copepoditos durante el fenómeno y el mismo patrón que éstos antes y después del fenómeno. Una explicación a esta variación de comportamientos puede formularse como que los estadios avanzados de los copépodos responden a la presión de depredación por *Chaoborus flavicans* más que a la de los peces por lo que presentan migraciones inversas y por otro lado los cladóceros situados más superficialmente responden a la depredación visual por peces. De todos modos hay factores físicos derivados de la referencia a la luz, de la estratificación térmica y de los movimientos del agua que influyen en los movimientos verticales de estos organismos.

La migración vertical en la laguna de El Tobar se estudió en diferentes épocas con condiciones de luz, de alimento y de depredación diferentes. En septiembre se observaron patrones de migración normal para las tres especies de cladóceros, y migración inversa para el copépodo *Arctodiaptomus salinus* y ningún patrón de migración en *T. prasinus*. En noviembre se observaron patrones de migración inversa en los cladóceros, mientras que en los copépodos no se observaba ningún patrón de

migración y permanecían siempre en capas profundas y en abril los cladóceros presentaban nuevamente migración normal y los copépodos no presentaban migración. En estas mismas fechas se hizo un estudio específico detallado de *D. longispina* por ser la especie que presentaba una migración vertical más clara y destacada. Se hizo además un estudio biométrico y un análisis de la distribución de tamaños en el perfil vertical. No se observaron diferencias morfométricas importantes en las poblaciones pero sí marcadas diferencias en la distribución de tamaños. Las notables variaciones observadas en el tamaño medio y en el tamaño de la primera reproducción, así como los diferentes patrones de migración vertical son interpretados como respuestas a diferentes depredadores. A finales de abril, cuando la mortalidad de *Daphnia* está dominada por la depredación visual, la población adopta una migración normal y la distribución de tamaños está dominada por clases de tamaño pequeño. En noviembre, cuando la mortalidad está principalmente atribuida a la migración nocturna de *Chaoborus*, *Daphnia* muestra un patrón inverso. En septiembre, cuando la población de *Daphnia* responde a ambos tipos de depredación visual (peces) y no visual (*Chaoborus*), adopta un patrón de migración crepuscular. La presencia de pequeñas espinas en la cabeza (individuos dentados) en clases de tamaño vulnerables a la depredación de *Chaoborus* en septiembre puede ser una respuesta adaptativa a la depredación de éstos. En septiembre, la estructura de tamaños está dominada por clases de tamaño grande y la distribución vertical de las clases de tamaños muestra una pronunciada segregación entre juveniles y adultos. Los juveniles están más cerca de la superficie, mientras que los adultos están predominantemente en las ricas aguas profundas cerca de la oxiclina. Esto sugiere que una ventaja de la migración vertical, concretamente del ascenso de los adultos que explotan los recursos en las capas profundas es que la eclosión de los huevos se realice en aguas más oxigenadas y cálidas, más adecuadas para los neonatos y juveniles. De la población de *Daphnia* del lago de El Tobar se conoce que es diversa genotípicamente, y que los cambios en las frecuencias genotípicas pueden jugar un papel importante en las diferencias estacionales observadas en comportamiento y tamaño y también en la distribución vertical y en los patrones de migración.

## ABSTRACT

This study focuses on the ecological study of planktonic and semiplanktonic or pseudoperiphytic microcrustaceans of inland water bodies. The three main aims are: (1) To relate the distribution of these organisms with the physical and chemical characteristics of their environments and try to establish an habitat typology based on microcrustacean assemblages. (2) To know the vertical distribution and seasonal cycles of these organisms in a hard-water meromictic lake with an annual whiting due to calcium carbonate precipitation. (3) To describe diel vertical migrations and the associated changes with respect to the vertical structure of zooplanktonic populations in stratified karstic lakes.

(1). For the first part of this study, the littoral areas of 45 water bodies in Castilla-La Mancha were studied in two seasons (spring and autumn). A total of 82 species were found: 32 belonging to copepods, 45 to cladocerans and 5 to anostraceans. The species richness was greater in spring than in autumn.

The zooplanktonic assemblages found, whether between the different species of cladocerans or copepods separately, as well as all together, were mainly dominated by two main factors, salinity and permanence of water. Principal component analyses (PCA) were performed with data on cladoceran relative abundances, these analyses identified five main groups of species defining the following types of environments: (I) Small but deep hard-freshwater permanent lakes: *Acroperus neglectus*, *Alona guttata*, *Pleuroxus truncatus*, *Daphnia longispina*. (II) Permanent hard-freshwater lakes fed by surface springs, rich in macrophytes: *Phrixura leei*, *Lathonura rectirostris*, *Eurycercus lamellatus*; *Alonella excisa*, *Daphnia pulex*. (III) Temporary soft-water shallow lakes: *Ephemeropus phintonicus*, *Macrothrix rosea*, *Moina micrura*. (IV) Subsaline and hyposaline lakes (lower range, salinity  $< 6 \text{ g l}^{-1}$ ), and particularly in the permanent lakes with these features: *Alona rectangula*, *Ceriodaphnia reticulata*, *Tetrocephala ambigua*, *Diaphanosoma mongolianum*. (V) Saline lakes subject to short or long periods of dryness: *Alona salina*, *Pleuroxus letourneuxi*, *Dunhevedia crassa*, *Moina brachiata*, *Daphnia magna* y *D. mediterranea*.

The same analysis applied to copepods also gave five groups of species belonging to different environments, but slightly different to the groups resulting from data on cladocerans. These groups were: (I) Permanent hard-freshwater lakes with *Eucyclops macruroides*, *E. macrurus* and *Macrocyclus distinctus*. (II) Water bodies with salinity ranging from freshwaters to 6 g l<sup>-1</sup> with *Canthocamptus staphylinus* and *Acanthocyclops robustus*. (IIIa) Temporary soft water bodies with *Mixodiaptomus ortizi* and *Hemidiaptomus roubaui lauterborni*. (IIIb) Temporary subsaline water bodies with *Mixodiaptomus incrassatus* and *Acanthocyclops americanus*. (IV) Species found in a wide range of salinities as *Megacyclus viridis*, *Metacyclus minutus* and *Diacyclops bicuspidatus* (f. *odessanus*, in more saline waters). (V) Temporary saline lakes with *Arctodiaptomus salinus*, *A. wierzejskii*, *Cyclops insignis* and *Cletocamptus retrogressus*.

PCA factor scores from the correlation matrix of cladoceran and copepods percentages were correlated with limnological variables. Significant correlations with salinity, alkalinity, anions and cations indicate that salinity is an important factor in the species distribution. However, species assemblages also reflect other factors, such as temporality and littoral macrophyte development.

Data from the whole crustacean community were pooled together and submitted to several statistical analyses: affinity coefficients, clustering and correspondence analysis (DCA). The next assemblages were obtained with presence-absence analyses: (I) Assemblages from karstic lakes without surface water flow: *A. neglectus*, *A. guttata*, *P. truncatus*, *E. macruroides*, *M. albidus*. (Ib) Assemblages from small karstic lakes with fluctuating water level: *Microcyclus varicans*, *Paracyclus affinis*. (II) Assemblages from karstic lakes with surface water flows: *A. excisa*, *Ceriodaphnia pulchella*, *D. pulicaria*, *L. rectirostris*, *Eucyclops serrulatus*, *Macrocyclus fuscus*. (IIb) A subgroup of the later: *Macrothrix laticornis*, *Bosmina longirostris*, *Arctodiaptomus salinus* f. *carstica*, *M. distinctus*, *Cyclops vicinus*. (III) Assemblages from temporary freshwater lakes: *Ceriodaphnia quadrangula*, *E. phintonicus*, *Leydigia acanthocercoides*, *M. micrura*, *M. ortizi*, *H. roubaui lauterborni*. (IV) Assemblages from temporary subsaline and hyposaline (lower range) lakes: *D. mongolianum*, *C. reticulata*, *Oxyurella tenuicaudis*, *M. incrassatus*, *M. minutus*. (V) Species typical from temporary saline lakes: *Branchinecta media*, *D. crassa*, *A. salina*, *M. brachiata*, *M. hirsuticornis*, *A. wierzejskii*, *A. salinus*, *C. retrogressus* and *C. insignis*.

(2) The second part of the study was carried out in Lake La Cruz, where planktonic crustacean species were studied during three years. A total of 5 species were found (three cladocerans and two copepods). The marked stratification of this meromictic lake results in a strong spatial heterogeneity along the vertical profile. Most of the organisms are located in the metalimnion during the stratified periods and tend to occupy deeper zones as this period advances. Vertical distribution changes during the mixing period, when most species are widespread throughout the oxygenated water column, except for *C. abyssorum* that shows a permanent peak of adult abundance in the deep mixolimnion.

With respect to seasonal variations, the higher population densities of the planktonic crustaceans were found from early spring to the end of summer and their species diversity pattern showed a winter minimum and summer maxima. Among cladocerans, *Daphnia longispina* was the only winter species, whereas *Diaphanosoma brachyura* was a characteristic summer species, as well as the subdominant *Ceriodaphnia dubia*. These species showed alternative or excluding distributions and their maxima of population density were never coincident. The growth period of both *D. brachyura* and *C. dubia* extends from spring to the end of summer. During 1996-97 *D. longispina* showed two main growth periods, one in winter and another in summer. *Tropocyclops prasinus* was the dominant copepod throughout the study period, with a higher population density from middle spring to the end of summer, whereas *Cyclops abyssorum* is a subdominant species. Although these species coexisted in time, they peaked at different periods. Main reproductive periods for the different copepod species were observed in winter and in early spring, followed by one or more reproductive pulses in summer. Copepods can deliver several egg clutches from a single mating, thus extending the periods of egg production in absence or low proportion of males. Main reproductive periods are not coincident for the two species; *C. abyssorum* has the main reproductive maximum earlier than *T. prasinus* in the cooler part of the year (*C. abyssorum* in winter and *T. prasinus* in spring) but later in summer (*C. abyssorum* in July, *T. prasinus* in August). Both species might have more than one generations in summer, however the generation period for *T. prasinus* is shorter and this species show more peaks of nauplii than *C. abyssorum*. The cycles of cyclopoids are difficult to interpret from the available data, because some part of the late stages of their



populations may enter in diapause and also it could be a predator-prey interaction between the adults and advanced copepodites stages of *C. abyssorum* and *T. prasinus*.

The effect of the whiting due to precipitation of calcium carbonate was also analysed, but the only population being significantly affected in terms of abundance was *D. brachyura*, which suffered a population decrease after whiting, although changes in the distribution of other species have also been detected. Additionally, big interannual differences were found in the cladoceran populations; *D. longispina* was very abundant during the first year but drastically reduced its numbers in the second year and almost disappeared in the third year, whereas *D. brachyura* increased its population each year through the three studied years. Interannual changes have also been detected for *C. abyssorum*, which increased its population through the study period, especially during the third year.

Littoral populations were studied at five different points of Lake la Cruz, including three different habitats: a) *Myriophyllum* zones, b) macrophyte-free zones and c) *Scirpus* zones. The steep bathymetry of the lake basin restricts extensive macrophyte growth. Seasonal variations, in littoral cladocerans and copepods are related to lacustrine processes. First, vertical mixing increases epilimnetic fertilisation as well as growth of these littoral crustaceans. Secondly, whiting affects negatively these populations. *Acroperus neglectus*, the dominant littoral cladoceran, shows a drastic decline in summer especially after whiting, which is more pronounced at the macrophyte-rich sites. This species develops mainly during cold months showing a well-defined period of ephippial production with maximum in December. Variations on the abundance of *A. neglectus* alternate with that of the subdominant species. Just when *A. neglectus* begins to decline the subdominant species reach their maximum population densities, especially *A. guttata*, the second species in terms of abundance. Species composition is the same in the above mentioned different types of habitats, and the only important difference is the greater diversity found in zones without macrophytes than in the macrophyte-rich zones, due to the higher growth of the dominant species *A. neglectus* in the later. During winter, copepod species richness is greater than in summer, in the littoral zone, but in this case there is also an alternation between the two main species, *Eucyclops macruioides* as a characteristically winter species and *Macrocyclus albidus* reaching its maximum after the peaks of *E. macruioides*. In

contrast with cladocerans, copepods show greater diversity in macrophyte zones, but the numbers of species is the same in the different habitats.

The littoral zones are also invaded by planktonic species, especially *T. prasinus*, which becomes the dominant copepod species in these zones. The abundance of *T. prasinus* in the littoral is higher in winter when predation pressure is lower in that habitat.

In addition, settling of planktonic and littoral organisms was studied in Lake La Cruz by means of sedimentation traps hung near the bottom at the lake centre. Among the collected rests, those of chydorids were the best preserved. The ratio of littoral/planktonic organisms varies depending on whether we added or not a preservation treatment in the sediment trap. Consequently, environmental conditions may change the above-mentioned ratio since they act differently on the degradability of the different groups of animals, higher for the planktonic ones. Transport of settling littoral organisms to the centre of the lake takes place through the pycnoclines, specially the oxic-anoxic interface. Two processes mainly determine settling of died organisms: the summer carbonate precipitation and the winter mixing, as shown by depositional pulses related with these processes.

3). The third part of the study on diel vertical migration patterns, was carried out in two different water bodies: Lake La Cruz and Lake El Tobar, both meromictic lakes. In Lake La Cruz, the study of the vertical migration has been focused on the effect of whiting over the planktonic species, since vertical movements are driven largely by response to light. The cladoceran species *D. brachyura* and *C. dubia* showed a typical pattern, upward migration into shallower waters during night and a downward migration into deeper waters at day. When whiting occurs, light extinction is higher and consequently populations have a shallower mean residence depth and their migration distance is shorter. Migration patterns observed in copepods show either normal or reverse migration. Even within the same species different migration patterns were found for different developmental stages. Both adults and copepodites of *C. abyssorum* showed a reverse migration pattern, more remarkable during whiting, while nauplii showed usually a normal migration pattern, except during whiting. Since adults and copepodites of *C. abyssorum* have a deep maximum they appear to be little influenced

by changes in light attenuation. On the other hand, *T. prasinus* adults and copepodites showed reverse migration patterns before and during whiting and normal migration after it, while nauplii showed usually a normal pattern, except before whiting. The ultimate cause for the crustacean migration is the response to predation pressures. The reverse migration of copepodites and adult copepods is that they respond to predation by *Chaoborus flavicans* larvae more than to fishes, but cladocerans in this lake, usually more superficially distributed, responded more to fish predation. However physical factors derived from thermal stratification and water movements and the reference to light, could also be involved in the vertical migration of these organisms.

Vertical migration of crustaceans in Lake El Tobar was studied at different periods implying different light, food and predation conditions. In September normal migration patterns were observed for the three cladoceran species, reverse migration for the copepod *Arctodiaptomus salinus* and no migration pattern was found for *T. prasinus*. In November cladocerans showed reverse patterns, while copepods always remained in deeper layers without performing vertical migration. In April cladocerans showed again normal migration and no migration was found for copepods. At the same time, a specific detailed study on *D. longispina* was carried out, because this was the species with a more evident vertical migration. This also included a biometric study and an analysis of the size distribution in the vertical profile. We did not find remarkable morphometrical differences in the populations, although marked differences in size distribution in the vertical profile and time of the year were observed. Large variations in mean size and in the size at the moment of the first reproduction, together with the occurrence of different patterns of vertical migration, are interpreted as responses to different predator situations. At the end of April, when *Daphnia* mortality by fish is dominating, a typical nocturnal migration is adopted and size distribution is biased to smaller size classes. In November, when mortality is mainly attributed to the nocturnally migrating *Chaoborus*, *Daphnia* shows a reversed migration pattern. In September, when the population of *Daphnia* is responding to both visual (fish) and non-visual predators (*Chaoborus*), it adopts a pattern of twilight migration. The presence of neck teeth in vulnerable size classes in September might be an additional adaptive response to *Chaoborus* predation. In September, the size structure of the *Daphnia* population shifted to larger classes and the vertical distribution of size classes shows a pronounced segregation between juveniles and adults. Juveniles are found closer to

surface, while adults dwell predominantly in the rich, deep waters near the oxycline. This suggest that an additional advantage of the ascent of the adult *Daphnia* exploiting those deep resources is the release of young in more oxygenated and warmer waters. The *Daphnia* population of Lake El Tobar is known to be clonically diverse, and the changing frequency of genotypes could play an important part in the observed seasonal differences in behaviour and size, as well as in the vertical distribution and migration pattern.

# **CAPITULO I**

## **INTRODUCCIÓN GENERAL**



## **I. INTRODUCCIÓN GENERAL**

Aunque nuestro país no cuenta con un gran número de lagos, si se encuentran en él una gran diversidad de humedales y a pesar de que en ellos habitan muchas poblaciones diferentes de micro y macrocrustáceos que son de gran importancia para la conservación de los ecosistemas no hay demasiados estudios referentes a ellos. Muchos de estos humedales han desaparecido en las últimas décadas debido principalmente a su desecación por factores antrópicos como el drenaje para ganar tierras de cultivo y la sobreexplotación de los acuíferos. Otros humedales aún no han desaparecido pero si sufren un fuerte deterioro, en parte debido a los efectos producidos por factores climáticos, ya que en nuestro país se dan periodos de sequía bastante prolongados, además hay que añadir a esto la gran demanda de agua por parte de nuestra actual sociedad, sin olvidar los problemas de contaminación que tiene el agua debido tanto a los vertidos urbanos como industriales, todo esto altera las condiciones naturales de estos ecosistemas tan frágiles.

Humedales de gran interés son los de la meseta central y Serranía de Cuenca. No hace mucho su valor se medía por la presencia de aves palustres casi exclusivamente, acompañada de algunas evaluaciones florísticas. Pero en los ecosistemas acuáticos hay muchos otros organismos siendo especialmente interesantes los microcrustáceos en esta zona en la que las glaciaciones tuvieron un impacto reducido. Nuestro estudio nace en parte de la oportunidad de colaborar en un proyecto de investigación más amplio sobre los humedales de la Comunidad Autónoma de Castilla-La Mancha que no presentaban en el momento de estudio ninguna figura de protección, promovido con la finalidad de obtener datos para elaborar el Plan de Ordenación de Recursos Naturales (PORN). El proyecto propuesto por la Consejería de Castilla-La Mancha, pretendía conocer el estado en que se encontraban los humedales de esta región, para posteriormente analizar estos y otros trabajos que se realizaron simultáneamente, para aplicar en los casos oportunos las medidas de protección más adecuadas para cada humedal en particular.

En concreto, nuestro estudio tenía por objeto conocer la distribución ecológica de los crustáceos planctónicos y litorales de la región de Castilla-La Mancha, no solo por su interés biológico sino también para poder contribuir a la conservación de estos humedales. En la región de Castilla-La Mancha se encuentran un gran número de

humedales, algunos de ellos engloban varias lagunas mientras que otros están formados por una sola laguna. Estas lagunas pertenecían a dos tipos principales, siendo unas de origen endorreico y otras de origen cárstico, y dentro de estos tipos se diferenciaba una gran diversidad ecológica de lagunas y humedales: lagunas permanentes cársticas con aguas profundas, lagunas cársticas temporales, lagunas salinas con diferentes concentraciones de sales con aguas tanto temporales como permanentes, incluso hasta una laguna de origen volcánico. Esta diversidad de ambientes es pareja a la de las comunidades de microcrustáceos estudiadas. Si bien había algunos trabajos anteriores de lagunas de este tipo (Alonso, 1998), quedaban muchas localidades de las que no existía ningún trabajo anterior. El estudio de la mayoría de enclaves acuáticos de una misma región nos ha permitido determinar la heterogeneidad de los ambientes naturales acuáticos que aun perduran y evaluar la biodiversidad que mantienen actualmente. Así, no sólo se han encontrado un variado número de especies que se ha relacionado con las características ambientales sino que también se han encontrado especies que no habían sido citadas anteriormente en nuestro país.

El estudio de la relación de las variables físico-químicas con las poblaciones de microcrustáceos se ha abordado mediante técnicas de estadística multivariante (el análisis de componentes principales, coeficientes de afinidad, de agrupamiento o cluster y DCA) esta nos ha permitido identificar las interacciones de las poblaciones zooplanctónicas entre sí y con aquellas variables abióticas que explican mayor varianza en nuestros datos y conocer por tanto qué variables son las responsables de las diferentes asociaciones que hemos encontrado en las poblaciones. Esto nos ha ayudado a definir las agrupaciones que había entre especies de cladóceros y entre especies de copépodos, así como entre ambos grupos. Estas técnicas se aplicaron al estudio de las muestras de litoral obtenidas en las 45 lagunas estudiadas de Castilla-La Mancha y los resultados obtenidos se describen en el capítulo III.

Otro de los objetivos de este trabajo como indica su título es conocer con más detalle los ciclos estacionales y la migración vertical de los crustáceos planctónicos con el fin de ampliar el conocimiento disponible sobre su ecología, adaptaciones y relaciones con otros organismos, para esta segunda parte se han seleccionado dos lagunas de entre las que se han estudiado anteriormente, se trata de dos lagunas de origen cárstico, profundas y meromícticas: la laguna de La Cruz, que presenta una meromixis biogénica (la meromixis se deriva o refuerza por la descomposición de la



materia orgánica), y la laguna de El Tobar que presenta una cubeta con meromixis crenogénica (su meromixis se debe a que un manantial de agua salada llena esta cubeta, ya que subyacente a las calizas jurásico-cretácicas se localiza un estrato geológico evaporítico del Keuper).

Estas dos lagunas ya habían sido estudiadas anteriormente por el equipo de investigadores del departamento de Ecología y Microbiología de la Universidad de Valencia, con lo cual ya conocíamos muchas de las características que las hacen peculiares, por esto y debido a que solamente estas lagunas eran las únicas del total de lagunas estudiadas que presentan las condiciones de meromixis fueron elegidas para el estudio de los ciclos estacionales y la migración vertical de los crustáceos. Los estudios de zooplancton realizados en estas lagunas hasta ahora se habían centrado en los rotíferos (Esparcia, 1993; Armengol, 1997) y se tenían pocos datos sobre las poblaciones de crustáceos por este motivo se decidió iniciar el estudio de este grupo tan importante de organismos tanto en la zona pelágica como litoral.

Una particularidad de las lagunas meromícticas consiste en la marcada estratificación de algunas variables físico-químicas que lleva asociada la microestratificación de las poblaciones tanto de zooplancton y en particular, de las poblaciones de rotíferos (Armengol, 1997), como de las poblaciones fitoplanctónicas (Dasí, 1990) y también de las poblaciones bacterianas (Camacho, 1997; Rodrigo, 1997), dicha estratificación está muy relacionada con la distribución de los crustáceos ya que las poblaciones de rotíferos, de fitoplancton y de bacterias son una fuente potencial de alimento para los crustáceos y por tanto su distribución en el perfil vertical puede estar marcada por la distribución de los organismos que constituyen su fuente alimenticia. El estudio de las poblaciones de crustáceos planctónicos y su relación con otros organismos en la laguna de La Cruz se muestran en el apartado 4.2 del capítulo IV. La laguna de La Cruz además de presentar las características mencionadas durante el periodo estival tiene lugar en ella un fenómeno de precipitación tumultuosa de carbonato cálcico, denominado por nosotros “fenómeno blanco”, lo que le confieren unas peculiaridades que la hacen muy atractiva para realizar estudios limnológicos. Precisamente para estudiar el efecto de esta precipitación sobre las poblaciones de crustáceos realizamos una serie de muestreos consecutivos (apartado 4.2.3 del capítulo IV) y unas experiencias de migración vertical que se detallan en el apartado 1 del capítulo V.

Además del estudio en la parte central de la laguna se hizo un estudio también de los microcrustáceos en la zona litoral. Esta laguna presenta una pendiente muy pronunciada por lo que hace muy difícil el desarrollo de la vegetación macrofítica, ésta está limitada a unas pequeñas zonas confiriendo heterogeneidad a la zona de litoral. La distribución y abundancia de las comunidades de cladóceros litorales varía dependiendo del tipo de microhábitat (DiFonzo & Campbell, 1988), los quidóridos son uno de los grupos más importantes del litoral (Hann, 1995; Sakuma & Hanazato, 2002) y las diferentes especies de quidóridos prefieren diferentes hábitats (Whiteside *et al.*, 1978; Williams, 1982). Además las plantas acuáticas proveen a los invertebrados de un refugio para evitar la depredación (Dvorak & Best, 1982; Diehl, 1992), especialmente del zooplancton planctónico como los dáfnidos (Lammens *et al.*, 2002). Todo esto nos llevó a plantearnos un estudio en las diferentes zonas del litoral, para ver si había una distribución de los microcrustáceos diferente en cada uno de los diferentes hábitats o por el contrario estaban distribuidos de forma homogénea, además del estudio del ciclo anual y del efecto del fenómeno blanco en los organismos en esta zona. Todo ello se expone en el apartado 4.3 del capítulo IV. Dadas las condiciones de meromixis y estabilidad de la laguna también constituye un sistema ideal para el estudio de la sedimentación de los organismos, tanto planctónicos como litorales, por ello nos planteamos unas experiencias para analizar en la laguna este proceso y estos resultados se detallan en el apartado 4.4 del capítulo IV. Además en el apartado 4.5 del capítulo IV se estudió la diversidad de los organismos planctónicos, tanto en el centro de la laguna como en el litoral.

La migración vertical es un comportamiento muy común observado en muchas especies de plancton tanto de agua dulce como marino estudiado por muchos autores desde hace muchos años (Hutchinson, 1967; Mangel & Clack, 1988; Haney, 1993; Lampert, 1993; Ringelberg, 1999) y todavía hoy se siguen estudiando estos comportamientos migratorios, ya que cada vez se conoce más información acerca del por qué los organismos varían a lo largo de un perfil vertical. El patrón más común de migración vertical diaria denominado “normal” consiste en un ascenso de los organismos al atardecer encontrándose cerca de la superficie por la noche, y un descenso al amanecer situándose en capas más profundas por el día (Lampert & Sommer, 1997). Aunque, también se ha observado la migración inversa, donde los animales nadan hacia las capas profundas por la noche y están en la superficie por el día

(Pennak, 1944; Ohman *et al.*, 1983; Bayly, 1986; Bové & Stewart, 2002). La amplitud de la migración y los patrones de distribución varían entre especies e incluso con el estado de desarrollo de las especies (Bast *et al.*, 1993; Lampert & Sommer, 1997) pero pueden haber incluso variaciones en los patrones de migración dentro de la misma especie dependiendo de la época del año como se ha encontrado en esta tesis y en otros trabajos (Nauwerck, 1993). Son muchos los trabajos que plantean diferentes hipótesis acerca de estos comportamientos migratorios: unos autores las desarrollan tratando de explicar el fenómeno como respuesta a los cambios de luz (Ringelberg *et al.*, 1967), otros buscan causas últimas y proponen varias razones por las que resultan ventajosas las migraciones y por lo tanto pueden ser factores que las induzcan. En este sentido consideran las migraciones como (1) estrategias para reducir la presión de depredadores visuales (Zaret & Suffern, 1976; Loose, 1993), (2) estrategias alimenticias (Lampert & Taylor, 1985; Williamson *et al.*, 1996), y (3) estrategias para conseguir ventajas demográficas y metabólicas (McLaren, 1974; Geller, 1986). Lampert (1993) que considera que la migración vertical del plancton es una respuesta a la depredación desarrolla esta idea para explicar los diferentes tipos de migración vertical y considera que la migración normal evita la depredación de los peces o depredadores visuales, mientras que la migración inversa evita la depredación debida a invertebrados o depredadores no visuales. Para contribuir al conocimiento de estos comportamientos migratorios, tan debatidos y sobre los que quedan todavía muchas preguntas por resolver, realizamos también experiencias de migración vertical. Estos trabajos se realizaron en la laguna de La Cruz durante el fenómeno blanco y en la laguna de El Tobar en distintas épocas del año con diferentes presiones de depredación. Se detallan los resultados en los apartados 1 y 2 respectivamente del capítulo V.

Este trabajo ha sido estructurado en una serie de capítulos, precedidos por este capítulo introductorio y finalizado por las conclusiones generales que se han obtenido. En el segundo capítulo se hace una descripción detallada de los materiales y la metodología empleada en este estudio y también se describen las zonas de estudio. En el tercer capítulo se detallan las relaciones de los crustáceos planctónicos o semiplanctónicos litorales con las condiciones ambientales en todas las lagunas estudiadas, comienza describiendo los periodos de muestreo y la caracterización físico-química de las lagunas, después se presentan los resultados obtenidos para los diferentes grupos de crustáceos estudiados y también los resultados del estudio conjunto de todos

los grupos finalizando el capítulo con una discusión. El cuarto capítulo está centrado en el estudio de los crustáceos planctónicos y litorales de la laguna de La Cruz llevado a cabo durante tres años de estudio, en primer lugar hay una presentación de las características concretas de esta laguna, se detallan las zonas y periodos en las que se ha trabajado, se describen las características climáticas de la zona y la evolución de las variables físico-químicas de esta laguna durante el periodo de estudio, después se pasa a mostrar los resultados obtenidos sobre las poblaciones de crustáceos planctónicos o semiplanctónicos, primero de la zona central de la laguna en el perfil vertical de la misma, después en la zona litoral, seguido del estudio de las trampas de sedimentación. Se estudiaron también los cambios poblacionales ocurridos durante el fenómeno de precipitación tumultuosa de carbonato cálcico y las variaciones del índice de diversidad. Dado que este capítulo es bastante amplio la discusión final está subdividida en varios apartados. El quinto capítulo se dedica al estudio de la migración vertical de los organismos planctónicos en dos lagunas meromíticas, La Cruz y El Tobar, ambas lagunas se tratan en apartados separados mostrándose, primero las particularidades de la laguna durante los periodos de muestreos concretos de estas experiencias, seguidos de los resultados y finalizados por la discusión. Finalmente figuran las conclusiones generales, la bibliografía utilizada y los Apéndices en los que se recogen la mayor parte de los datos obtenidos en las muestras en las que se ha basado este trabajo. Así mismo que han querido añadir algunas láminas en las que se muestran algunas de las lagunas estudiadas y también algunos de los organismos que se han encontrado en ellas. Por último se han incluido los artículos que incluyen algunos de los resultados de esta tesis, en su mayor parte ya publicados. Se ha incluido también un artículo con gran conexión con la tesis por derivarse del estudio de unas mismas muestras recogidas en el litoral de la laguna de La Cruz, pero que está al margen del trabajo de la tesis porque estudia otro grupo de microorganismos, el de los ostrácodos que no han sido incluidos en el presente trabajo por su carácter bentónico.

Dado que esta tesis opta al Doctorado Europeo, una parte debe estar elaborada en una lengua de la Comunidad Europea distinta a las oficiales del país y de la comunidad autónoma a la cual pertenece la Universidad en la que se presenta. Se ha elegido la lengua inglesa por ser la más ampliamente difundida entre la comunidad científica internacional, incluyéndose una versión inglesa del índice, el resumen y las conclusiones, así como los artículos derivados de este trabajo.

## **CAPITULO II**

### **MATERIAL Y MÉTODOS**



## II. MATERIAL Y MÉTODOS

### II. 1. ÁREAS DE ESTUDIO

Las lagunas estudiadas se encuentran distribuidas en la región de Castilla-La Mancha, que ocupa gran parte de la submeseta Sur española. Se trata de una gran plataforma, ligeramente inclinada y abierta hacia el oeste, rodeada al norte por el sistema Central, al este por el sistema Ibérico y al sur por el reborde montañoso de sierra Morena (Fig. 1). En total se muestrearon 45 lagunas pertenecientes a 26 humedales diferentes relacionadas en la Tabla 1, mostrándose en la Tabla 2 algunas de las características generales de las lagunas referentes a su ubicación y al tipo según su origen. Este estudio comprende pues la mayor parte de las lagunas de dicha región de Castilla-La Mancha que según la mineralización de sus aguas pertenecen a dos tipos principales de lagunas: (1) Lagunas de agua dulce de origen cárstico en montañas calcáreas del Sistema Ibérico, la mayoría alrededor de 1000 m de altitud y con un clima subhúmedo, generalmente pequeñas y profundas y (2) lagunas saladas de origen endorreico, alrededor de 650 m de altitud con un clima semiárido, que normalmente son extensas y poco profundas. Entre ambos tipos de lagunas se encuentran tanto lagunas de aguas temporales como de aguas permanentes. Unas pocas lagunas no corresponden a estos dos tipos principales como La Posadilla laguna volcánica de aguas subsalinas y Las Beleñas lagunas endorreicas de aguas dulces.

#### II.1.1. SISTEMAS CÁRSTICOS

El origen del vocablo *Karst* viene del yugoslavo y significa “campo de piedras calizas” ya que fue en la península de Istria (actual Eslovenia) donde se realizaron las primeras investigaciones científicas sobre la circulación del agua en rocas calizas dando nombre a este tipo de sistemas.

Los sistemas cársticos son aquellos que se han formado a partir de la evolución de fenómenos cársticos, es decir, debidos al conjunto de transformaciones que se producen en una zona de rocas solubles como consecuencia de la circulación del agua y la disolución de estas rocas. Aunque este fenómeno ocurre sobre cualquier masa de rocas solubles sobre las que haya una cierta circulación de agua, su intensidad depende de una

serie de factores como son: (a) la solubilidad y composición de la roca, (b) la agresividad del agua, (c) la estructura geológica de la zona y (d) el clima. Los fenómenos cársticos pueden ocurrir sobre diferentes tipos de roca pero alcanzan su máximo desarrollo en formaciones rocosas constituidas principalmente por calizas y dolomías. El desarrollo de los fenómenos cársticos está muy relacionado con la circulación de las aguas, si éstas se detienen por algún motivo ya sea geológico o climático, el fenómeno cárstico también se detiene, reanudándose nuevamente si se reanuda la circulación de las aguas, por eso el clima y sobretodo las precipitaciones determinan la actividad de estos fenómenos. La zona que nos ocupa corresponde en su mayor parte a la zona subhúmeda (600-1000 mm) de precipitación anual y al límite entre ésta y la zona seca (350-600 mm) de precipitación anual, nomenclatura según Rivas Martínez *et al.*, (1987) y Peinado-Lorca & Martínez-Parras (1985), por lo que los fenómenos cársticos presentan una actividad intermitente, no muy intensa pero con importantes oscilaciones en el caudal del agua. El lago cárstico elemental consiste en una dolina, un hundimiento encima de algún sistema de circulación horizontal (Margalef, 1983). El nivel del lago puede quedar muy por debajo del nivel del suelo, como ocurre en las lagunas de Cañada del Hoyo. Algunos lagos cársticos, como las lagunas de Cañada del Hoyo están asociadas con fallas y tienen parcialmente naturaleza tectónica. La retención del agua en las lagunas depende de la presencia de diques travertínicos como ocurre la laguna del Marquesado, Taravilla y El Tobar o a la presencia de estratos impermeables que movidos por fallas lístricas cierran el paso del agua como sucede en las lagunas de Cañada del Hoyo.

### II.1.2. SISTEMAS ENDORREICOS

Las áreas endorreicas son aquellas en las que las aguas desaguan en una cuenca cerrada sin drenaje hacia el mar, en contraposición con las exorreicas, en la que hay un drenaje que se desliza finalmente hasta el mar. El endorreísmo está relacionado en la mayoría de los casos con la aridez climática, en donde la evaporación supera a la precipitación en el balance hídrico anual ya que la falta de precipitaciones y la alta evaporación debido a las temperaturas estivales condicionan el nivel de las aguas, haciendo que las aguas queden estancadas en estas zonas endorreicas formando lagunas, en la mayoría de los casos someras. Lo más frecuente es que durante las lluvias se llenen y que las salidas de agua sean por evaporación, entonces se produce una



concentración de las sales disueltas en el agua dando lugar a lagunas salinas.

Además de los factores climáticos hay otros factores que condicionan la formación de zonas endorreicas como son la composición litológica de la zona y factores geomorfológicos que pueden favorecer o impedir la afluencia de aguas a la zona. El relieve de las zonas endorreicas es normalmente poco acusado, encontrándose las lagunas en ligeras depresiones del terreno. La composición de las rocas es importante, ya que cuando existen yesos y calizas solubles se producen fenómenos de disolución que contribuyen a la formación de la laguna. Sobre los terrenos constituidos principalmente por margas y arcillas se forma un fondo impermeable que impide la infiltración y contribuye a la permanencia de las aguas.

En la zona de La Mancha, cuyo clima correspondería a la denominación de seco (350-600 mm anuales de precipitación) según Rivas Martínez *et al.*, (1987) se encuentra aproximadamente el 29 % de la superficie lagunar con carácter salino existente en nuestra Península (García, 2001). En esta zona, convergen un gran número de factores que favorecen el desarrollo del endorreísmo, por un lado los derivados del clima, como son los bajos índices de precipitación anual y las elevadas temperaturas estivales, y por otro lado la configuración general del relieve y el pobre desarrollo de la red hidrográfica (Plans, 1969).

La mayoría de las lagunas endorreicas estudiadas son salinas, a excepción de las lagunas de Puebla de Beleña que son de aguas dulces.



Figura 1. Zona de estudio. Los números corresponden a las lagunas indicadas en la Tabla 1.

Tabla 1. Relación de los 26 humedales estudiados y las lagunas que pertenecen a ellos.

HUMEDALES	LAGUNAS
I. Somolinos.....	1. Somolinos
II. Marquesado.....	2. Marquesado
	3. La Llana
	4. Cardenillas
	5. La Parra
III. Cañada del Hoyo.....	6. El Tejo
	7. La Cruz
	11. Lagunillo del Tejo
	16. La Seca
	17. Lagunillo de Cardenillas
IV. Taravilla .....	8. Taravilla
V. El Tobar.....	9. El Tobar
	10. El Tobar Chico
VI. Arquillo.....	12. Arquillo
VII. Ojos de Villaverde.....	13. Ojos de Villaverde
VIII. Puebla de Beleña.....	14. Beleña Chica
	15. Beleña Grande
IX. Alboraj.....	18. Alboraj
X. Villafranca de los Caballeros.....	19. Villafranca Chica
	21. Villafranca Grande
XI. El Taray.....	20. El Taray
XII. Posadilla.....	22. Posadilla
XIII. Cordovilla.....	23. Cordovilla
	24. Retamar
XIV. Pedro Muñoz.....	28. Pedro Muñoz
	30. Navalafuente
	25. Alcahozo Chico
	29. Manjavacas
XV. Mota del Cuervo.....	31. Dehesilla
	32. Sancho Gómez
	40. Alcahozo
XVI. El Hito.....	26. El Hito
XVII. La Sal.....	27. La Sal
XVIII. Petrola.....	33. Petrola
XIX. Inesperada.....	34. Inesperada
XX. Alcázar de San Juan.....	35. Las Yeguas
	39. Camino de Villafranca
	36. Altillo II
XXI. Lillo.....	38. Altillo I
	41. El Longar
XXII. Albardiosa.....	37. Albardiosa
XXIII. Salicor.....	42. Salicor
XXIV. Tirez.....	43. Tirez
XXV. Peñahueca.....	44. Peñahueca
XXVI. Quero.....	45. Quero

Tabla 2. Ubicación y tipo de lagunas.

Lagunas	Coordenadas UTM	Altitud (m)	Tipo	Cuenca Hidro.	Prov.
1. Somolinos	30TVI.945675	1250	C	T	G
2. Marquesado	30TXK136497	1360	C	J	C
3. La Llana	30SWK962272	1000	C	J	C
4. Cardenillas	30SWK962272	1000	C	J	C
5. La Parra	30SWK968266	1000	C	J	C
6. El Tejo	30SWK962272	1000	C	J	C
7. La Cruz	30SWK962272	1000	C	J	C
8. Taravilla	30TWL868007	1140	C	T	G
9. El Tobar	30TWK806888	1170	C	J	C
10. Tobar Chico	30TWK806888	1165	C	J	C
11. Lagunillo del Tejo	30SWK962272	1000	C	J	C
12. Arquillo	30SWH555897	1000	C	J	A
13. Ojos de Villaverde	30SWH548956	980	C	J	A
14. Beleña Chica	30TVL785275	950	E	T	G
15. Beleña Grande	30TVL785265	950	E	T	G
16. La Seca	30SWK962272	1000	C	J	C
17. Lag. Cardenillas	30SWK962272	1000	C	J	C
18. Alboraj	30SXH175717	590	C	S	A
19. Villafranca Chica	30SVJ715685	645	E	G	T
20. El Taray	30SVJ728760	649	E	G	T
21. Villafranca Grande	30SVJ710670	645	E	G	T
22. Posadilla	30SVJ087106	640	V	G	CR
23. Cordovilla	30DXH185705	530	C	S	A
24. Retamar	30SWJ025643	657	E	G	CR
25. Alcahozo Chico	30SWJ107604	665	E	G	CR
26. El Hito	30SWK262133	830	E	G	C
27. La Sal	30SVJ715655	645	E	G	T
28. Pedro Muñoz	30SWJ050630	638	E	G	CR
29. Manjavacas	30SWJ119635	680	E	G	C
30. Navalafuente	30SWJ062642	666	E	G	CR
31. Dehesilla	30SWJ138639	690	E	G	C
32. Sancho Gómez	30SWJ139649	690	E	G	C
33. Petrola	30SXJ245005	860	E	S	A
34. Inesperada	30SVJ279082	620	E	G	CR
35. Las Yeguas	30SVJ757634	638	E	G	CR
36. Altillo II	30SVJ743938	680	E	G	T
37. Albardiosa	30SVJ749903	660	E	G	T
38. Altillo I	30SVJ741950	680	E	G	T
39. Cno. Villafranca	30SVJ782637	638	E	G	CR
40. Alcahozo	30SWJ107604	665	E	G	CR
41. El Longar	30SVJ724949	680	E	G	T
42. Salicor	30SVJ853685	668	E	G	CR
43. Tirez	30SVJ698766	650	E	G	T
44. Peñahueca	30SVJ706739	650	E	G	T
45. Quero	30SVJ773728	650	E	G	T

*Tipo:* C: Cárstica, E: Endorreica, V: Volcánica.

*Cuenca hidrográfica:* T: Tajo, J: Júcar, S: Segura, G: Guadiana.

*Provincia:* G: Guadalajara, C: Cuenca, A: Albacete, CR: Ciudad Real, T: Toledo

## II. 2. FACTORES FÍSICO-QUÍMICOS

### II.2.1. VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS MEDIDAS “*IN SITU*”.

En las lagunas profundas, las medidas de temperatura, conductividad, concentración de oxígeno disuelto, penetración de la luz y profundidad se realizaron desde una barca fijada en el centro de la laguna mediante cables o mediante un ancla dependiendo de las características de la laguna, utilizando sondas que permitían situar los sensores en la profundidad deseada. Para determinar el potencial de oxidación-reducción y el pH se extraía el agua de la profundidad deseada mediante una botella hidrográfica tipo Ruttner, y se medía luego en la orilla inmediatamente después del muestreo. En algunas ocasiones se midió en el laboratorio.

En las lagunas muy someras en las que por su escasa profundidad no se podía utilizar la barca se realizaban las mismas medidas utilizando botas de agua o vadeadores para entrar en la laguna. Se tomaban las medidas de temperatura, conductividad, concentración de oxígeno, penetración de la luz y profundidad con aparatos de cable corto, para el potencial de oxidación-reducción y el pH se recogía agua con un cubo del centro de la laguna y posteriormente se realizaban las medidas.

Las medidas de **temperatura**, **conductividad** y **oxígeno** se realizaron desde una barca a intervalos de 0.5 ó 1 m aproximadamente en la columna de agua para definir el perfil térmico de cada laguna, en las lagunas profundas; y en las lagunas someras se tomaba un punto central y varios puntos distribuidos por la laguna, si la laguna presentaba algún tipo de afluente o efluente también se tomaban en estos puntos medidas. La **temperatura** se midió mediante un sistema dual de termistores (ATC) instalados tanto en el oxímetro como en el conductímetro. En la medida de temperatura registrada por ambos aparatos hay una pequeña diferencia de décimas de grado, por lo que para este trabajo únicamente se han utilizado las medidas obtenidas con el oxímetro. Las medidas de **conductividad** se obtuvieron mediante un conductímetro WTW modelo LF 91 con electrodos de platino, los valores eran corregidos a su equivalente a 25°C por el propio conductímetro. La concentración de **oxígeno** disuelto se midió utilizando un oxímetro polarográfico WTW modelo OXY 92 con un electrodo de plata-oro, con corrección automática de la temperatura y una precisión de 0.1 mg l<sup>-1</sup>. El sistema de medida utilizado mide la saturación de oxígeno disuelto en el agua así como los valores

de concentración de oxígeno disuelto, tras una autocorrección de la temperatura, la salinidad y la presión parcial de oxígeno realizada por el aparato.

En las lagunas que presentaban una oxiclina se hicieron medidas más detalladas de oxígeno en el perfil vertical y se realizaron tanto en sentido descendente como ascendente en la zona de la oxiclina, para evitar errores debido al problema de la lenta respuesta del electrodo a bajas concentraciones de oxígeno. En esta zona de la oxiclina se realizaban medidas a intervalos de 10 cm, mientras que para el resto de la columna se tomaban las medidas cada 25-50 cm.

La **penetración de la luz** se midió utilizando un luxómetro Li-Cor modelo Li-1000, con un sensor esférico modelo Li-193SA y un sensor plano modelo Li-193SA, el sensor esférico capta la radiación fotosintéticamente activa (PAR) que proviene de todas las direcciones, mientras que el plano mide también esta radiación pero restringida al flujo fotónico zenital por unidad de área. Además se usaron diferentes filtros de colores para poder calcular la extinción selectiva de distintas longitudes de onda. Una medida indirecta de la penetración de la luz se obtuvo de la profundidad de desaparición del disco de Secchi. El disco de Secchi utilizado fue un disco de PVC de color blanco contrapesado y con un diámetro de 20 cm. En las lagunas muy someras sólo se utilizó el disco de Secchi. El coeficiente de extinción de la luz se obtiene de la siguiente expresión:

$$\eta = (\log I_1 - \log I_2) / (z_1 - z_2)$$

donde  $I_1$  e  $I_2$  son las intensidades luminosas obtenidas a las profundidades  $z_1$  y  $z_2$ . Entre este coeficiente ( $\eta$ ) y la profundidad de desaparición del disco de Secchi ( $D$ ) existe una relación que para las del mar y ciertos lagos se ajusta a la expresión (Wollenweider, 1974):

$$\eta = 1.7 / D$$

El **potencial de oxidación-reducción** y el **pH** se midieron de manera simultánea con un pHmetro digital portátil modelo Orion SA 250, conectado a un electrodo combinado de pH Orion modelo 81-02SC y una sonda de temperatura Orion ATC modelo 917001.

Para la medida del potencial de óxido-reducción se utilizó un electrodo de platino Orion modelo 96-78 y un electrodo de referencia Orion 90-02 conectados a un medidor potenciométrico Radiometer modelo PHM-80, posteriormente los resultados obtenidos eran transformados para ser referidos al potencial estándar del hidrógeno y obtener los valores de Eh, para lo cual se contrastaba con la medida de una solución patrón de potencial de óxido-reducción estándar.

## II.2.2. ANÁLISIS QUÍMICOS REALIZADOS EN EL LABORATORIO.

Las muestras de agua para los análisis químicos se tomaron con una botella hidrográfica tipo Ruttner a diferentes profundidades en las lagunas profundas y con un cubo de agua integrando la mayor parte del espesor de la lámina de agua en las someras. Se realizaron los siguientes análisis: nitratos, nitritos, amonio, fósforo total y soluble, silicatos, alcalinidad, sulfatos, cloruros, calcio, magnesio, sodio, potasio, hierro, manganeso, pigmentos, sólidos en suspensión, materia orgánica particulada y la DBO<sub>5</sub>. Las muestras se colocaban en las botellas específicas, algunas de ellas se filtraban y fijaban “*in situ*” según la metodología indicada en la Tabla 3 y posteriormente se realizaban los análisis químicos en el laboratorio utilizando los métodos recogidos en la Tabla 4.

Tabla 3. Características de la toma de muestra para cada parámetro.

Análisis	Botella	Vol. (ml)	Pretratamiento*	Fijación
Nitratos	Polietileno	250	Filtración GF/F	2 ml ácido bórico
Nitritos	Polietileno	50	Filtración GF/F	0.5 ml sulfanilamida
Amonio	Polietileno	50	Filtración GF/F	HgCl <sub>2</sub> al 0.01%
Fósforo Total	Vidrio	125	---	0.8 ml H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> 1:2
Fósforo Soluble	Polietileno	50	Filtración GF/F	Cloroformo
Silicatos	Polietileno	50	Filtración GF/F	Cloroformo
Alcalinidad	Vidrio	50	---	HCl valorado
Sulfatos	Polietileno	100	Filtración GF/F	---
Cloruros	Polietileno	100	Filtración GF/F	---
Cationes	Polietileno	50	---	Acidificación con HNO <sub>3</sub>
Pigmentos fotosintéticos	Polietileno	1000	---	---
DBO <sub>5</sub>	Polietileno	500	---	---

\* Todas las muestras se refrigeraban a 4°C hasta el momento del análisis.

Tabla 4. Metodología utilizada en cada análisis.

Análisis	Método empleado
Nitratos	- Colorimétrico previa reducción a nitrito.
Nitritos	- Colorimétrico, reacción de Griess.
Amonio	- Colorimétrico, método del fenol-hipoclorito.
Fósforo Total	- Hidrólisis ácido-persulfática en caliente, neutralización y colorimetría.
Fósforo Soluble	- Colorimétrico, formación de ácido fosfomolibdico.
Silicatos	- Colorimétrico, formación de silico-molibdato en medio reductor ácido.
Alcalinidad	- Acidimétrico, retrovaloración con NaOH, método de Waternberg.
Sulfatos	- Nefelometría con sulfato de bario.
Cloruros	- Volumétrico, argentimetría, método de Mohr.
Calcio	- Complexométrico; valoración con EDTA.
Magnesio	- Complexométrico; valoración con EDTA.
Sodio	- Electrodo selectivo.
Potasio	- Electrodo selectivo.
Hierro	- Colorimétrico, método de la fenantrolina.
Manganeso	- Colorimétrico, método de la fomaldoxima.
Pigmentos fotosintéticos	- Espectrofotométrico en extracto acetónico.
Sólidos en suspensión	- Filtración AH-934 y secado a 105 °C.
Materia orgánica particulada	- Filtración AH-934 e incineración a 450 °C.
DBO	- Método estandarizado DBO <sub>5</sub> .

Para los análisis se han seguido los métodos más habituales relacionados en Standard Methods (APHA-AWWA-WPCF, 1992) y en Golterman *et al*, 1978. Para los pigmentos fotosintéticos se ha seguido el método descrito por Jeffrey & Humphrey, 1975.



## II. 3. MÉTODOS DE MUESTREO

### II. 3. 1. RED DE LITORAL O SALABRE

Consiste en una red de forma tronco de pirámide cuadrangular en el extremo de un mango largo extensible hasta 2 m (Fig. 2) que se arrastra por el agua funcionando como un filtro, en la parte final de la red se sitúa el copo que recoge los organismos filtrados a lo largo del trayecto recorrido. En nuestro caso la malla utilizada fue de nylal con diámetro de poro de 75  $\mu\text{m}$ , adecuada para todos los grupos de crustáceos. La red era arrastrada desde la orilla del lago (o dentro del agua haciendo pié en la parte cercana a la orilla) sobre el sustrato y a través de la vegetación a lo largo de cuatro pasadas de un metro aproximadamente, los organismos filtrados a través de la red eran recogidos en el copo y de éste se pasaban a un bote para ser fijados con formol al 4%. Esta red se ha utilizado en todas las lagunas para obtener organismos litorales. Las muestras semi-cuantitativas fueron contadas posteriormente con un microscopio invertido.

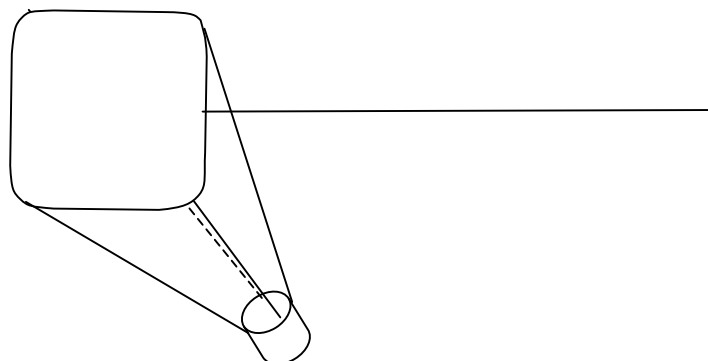


Figura 2. Red de litoral o salabre.

### II. 3.2. BOTELLAS HIDROGRÁFICAS

Se utilizaron tres tipos de botellas: Van Dorn (Fig.3), botella Ruttner (Fig. 4) y Patalas (Fig. 5).

**A) Botellas Van Dorn:** Son dos cilindros unidos que poseen un sistema de apertura común, los cilindros son de metacrilato transparente para evitar las reacciones de escape

de los organismos. Las botellas bajan abiertas hasta la profundidad deseada una vez aquí se lanza un peso (mensajero) que cierra las botellas simultáneamente. Se suben y una vez en la barca se filtra toda el agua de las botellas a través de una malla de nital de 45  $\mu\text{m}$ . Esta malla con los organismos recogidos se guardó en un frasco con formol al 4%. La altura de las botellas es de 35 cm lo que sirve para integrar muestras de una columna de agua de esta altura. La capacidad de agua entre las dos botellas es de 6.3 l. Esta técnica fue utilizada para recoger zooplancton en el perfil vertical de la laguna de La Cruz.

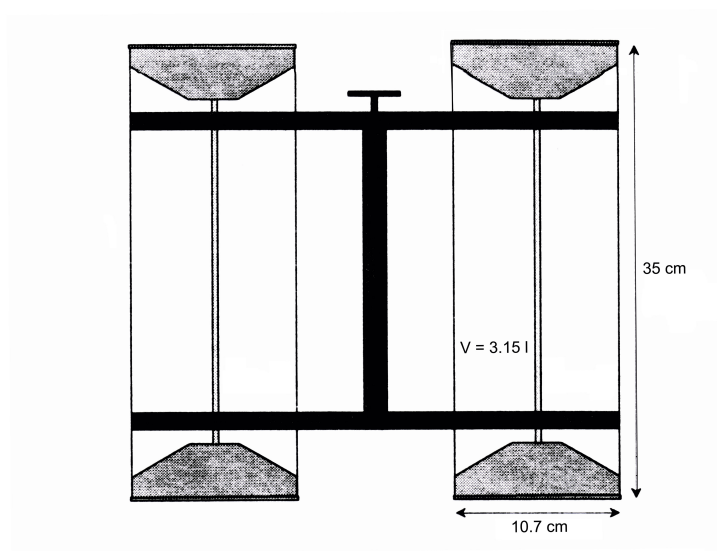


Figura 3. Botella hidrogáfica Van-Dorn.

**B) Botella Ruttner:** Consiste en un único cilindro alargado, también transparente y posee una capacidad de 2.7 l. Fue utilizada principalmente para la toma de agua para los análisis químicos, pero también se utilizó para recoger zooplancton en la laguna de La Cruz, en este caso se recogía el agua de dos botellas de la misma profundidad y se filtraban juntas en el mismo filtro de modo que se obtenía un volumen de 5.4 l. La altura de esta botella es de 45 cm, de modo que permite integrar columnas de agua de esta altura. Esta botella presenta un problema con su sistema de cierre que puede afectar a los organismos muy móviles ya que el desplazamiento del agua por el cilindro no es directo como en las botellas Van Dorn y produce ligeros retrasos y turbulencias en el

desplazamiento del agua. En principio no se utilizó este sistema para la recogida de zooplancton, pero tuvo que ser utilizado excepcionalmente en algunas ocasiones cuando por pérdida de la botella Van Dorn no tuvimos suficiente tiempo para reponerla en las fechas de muestreos previstas.

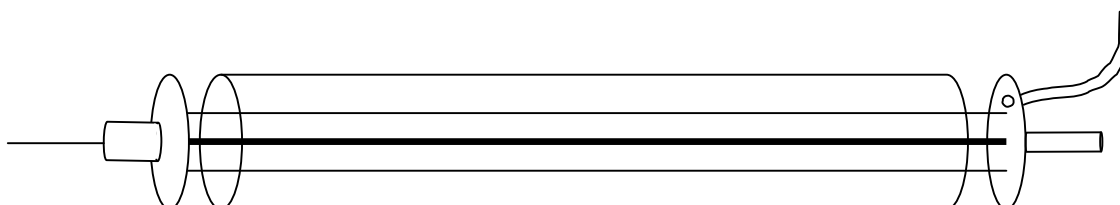


Figura 4. Botella hidrográfica Ruttner.

**C) Patalas:** Es una única botella cuadrangular de metacrilato transparente, con una capacidad de 25 l y una malla de filtración de 100  $\mu\text{m}$ . Esta botella fue utilizada en la laguna de El Tobar para la toma de muestras en el estudio de migración vertical diaria ya que las densidades de los organismos eran muy bajas. La botella baja abierta hasta la profundidad adecuada y se cierra al subirla, una vez en la barca se vacía el agua pasando por el filtro, después se limpia el filtro y se recogen los organismos capturados en un bote, se añadía formol comercial para conseguir una concentración del 4% en la muestra.

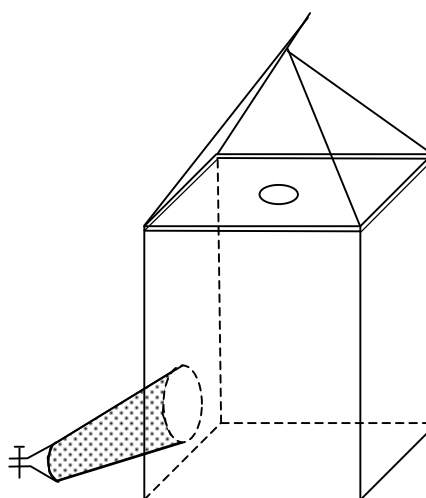


Figura 5. Trampa de Patalas.

### II. 3.3. RED DE PLANCTON

Consiste en una red de forma troncocónica (Fig. 6), con un diámetro de boca de 19 cm y una longitud de 70 cm, en su extremo inferior se encuentra un copo para recoger los organismos que han sido filtrados a través de la malla de nylal de 45  $\mu\text{m}$ . Se tomaron muestras de redes tanto verticales como horizontales de la laguna de La Cruz. Las redes se han utilizado para obtener datos de abundancia relativa, para la obtención de suficientes organismos para su identificación taxonómica y para complementar la información obtenida con otros métodos.

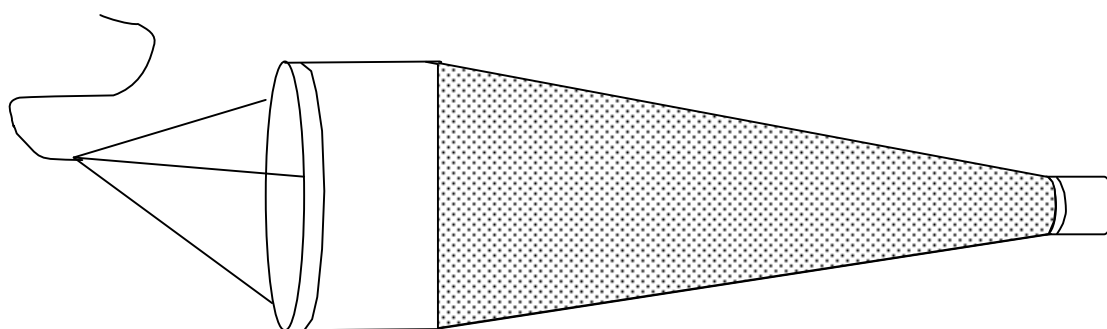


Figura 6. Red de zooplancton.

### II. 3.4. TRAMPAS

Se utilizaron dos tipos de trampas: Trampas de sedimentación (Fig. 7) y Trampas para la migración vertical (Fig. 8).

**A) Trampas de sedimentación:** Está constituida por una plataforma perforada de acero (Fig. 7) en las cuales se colocaban 8 tubos de vidrio de 16 mm de diámetro y 200 mm de longitud que servían para recoger las muestras (Trampa modificada de los trabajos de Pedrós-Alió *et al.*, 1989). La mitad de los tubos llevaban una solución fijadora que consistía en una solución salina de formol diluido tamponada con borato sódico, esta solución se añadía al fondo de los tubos previamente llenados con agua mediante una pipeta Pasteur que tenía acoplada una fina punta de silicona y la otra mitad de los tubos sólo se llenaban con agua filtrada de la propia laguna de la misma profundidad donde se encontraban las trampas. Las trampas estaban sujetas mediante unos cables a una boya de flotación y en la parte inferior estaban lastradas por unas

pesas para mantener las trampas en la posición y profundidades deseadas; las boyas estaban sumergidas un par de metros por debajo de la superficie del agua para disminuir su visibilidad y así evitar que fueran sustraídas. Aún así fueron sustraídas en varias ocasiones.

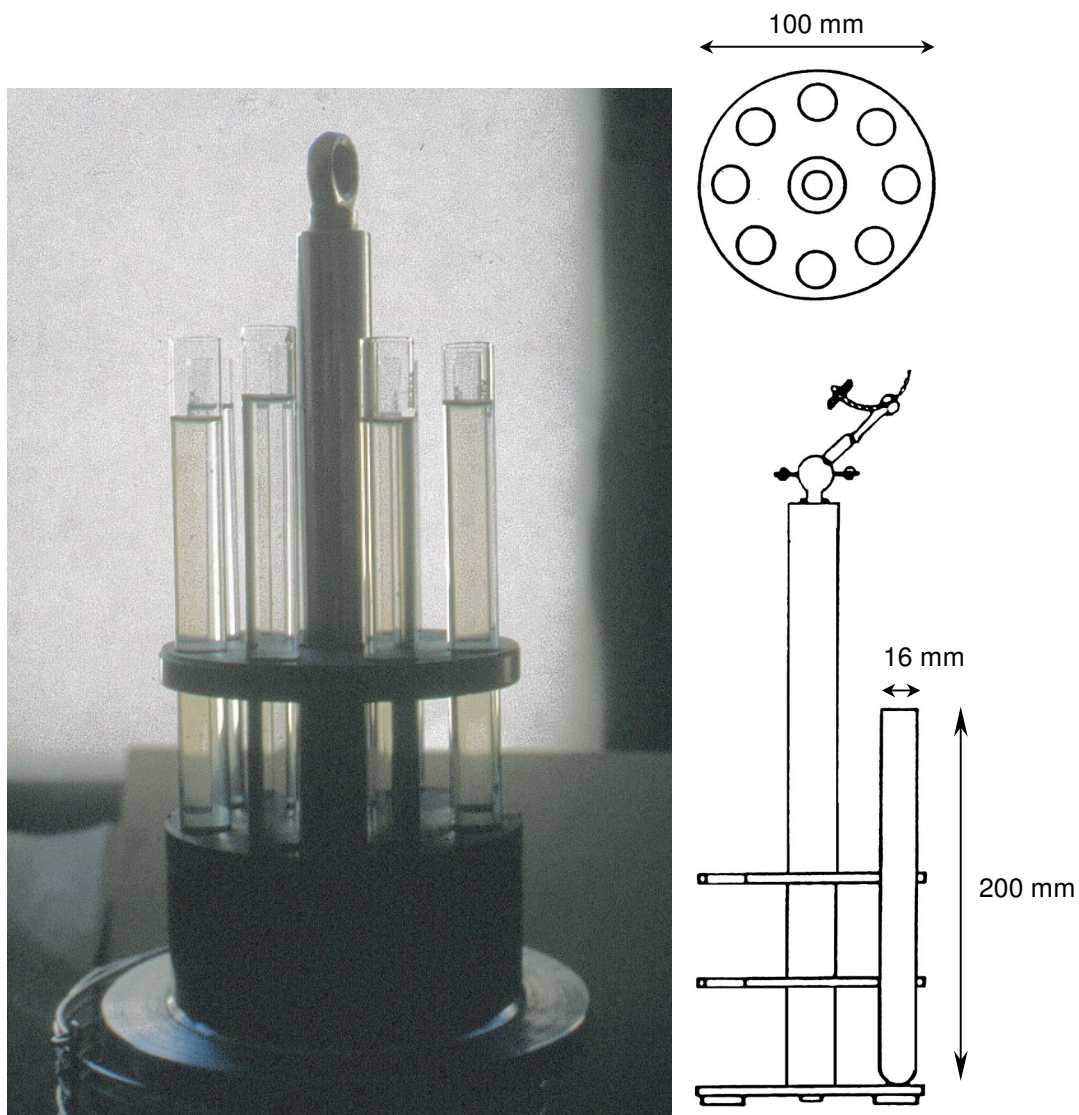


Figura 7. Fotografía de la trampa de sedimentación y esquema de la trampa indicando las dimensiones de los tubos.

El diseño de la trampa (relación diámetro/longitud) garantiza que bajo los efectos de turbulencia no se pierda el material sedimentado recogido, así como la recolección de organismos planctónicos y la exclusión de partículas orgánicas de gran tamaño, pero en cambio no garantiza la exclusión de partículas sedimentadas que son resuspendidas desde el fondo, aunque este efecto es pequeño debido a que el lago está normalmente

muy estratificado y la trampa se situaba a 2 m por encima del fondo. Una vez recogidos, los tubos sin tratamiento eran fijados con formol y se conservaban en oscuridad a una temperatura de  $-30^{\circ}\text{C}$  hasta el momento de su estudio. Se utilizaron en la laguna de La Cruz.

**B) Trampas para la migración vertical:** Están inspiradas en las que utilizaron Landon and Stasiak (1983) y Salonen and Lethovaara (1992). Constan de un embudo transparente que se introduce en un erlenmeyer de 250 ml cerrado por un tapón de goma en el que se ajusta el embudo (Fig. 8). Estas trampas se utilizaron para estudiar el efecto que produce la precipitación de carbonato cálcico en la migración vertical de las poblaciones zooplanctónicas en la laguna de La Cruz. Se coloraron varias de estas trampas por parejas a una profundidad de 4 m, las trampas estaban unidas a una barra metálica con pinzas y esta barra por medio de una cuerda estaba atada a un sistema de boyas atadas a los cables que cruzaban la laguna y mantenida así a la profundidad deseada. Las trampas estaban rellenas de agua que habíamos previamente sacado y filtrado por una malla de nylal de  $30\ \mu\text{m}$  de la profundidad donde se colocaban. Las trampas estaban colocadas con diferente orientación espacial, unas estaban con la abertura del embudo hacia el sedimento (para capturar organismos con trayectoria ascendente), otras estaban con la abertura hacia la superficie (para capturar organismos con trayectoria descendente) y otras estaban con la abertura hacia las orillas (para capturar organismos con trayectoria horizontal).

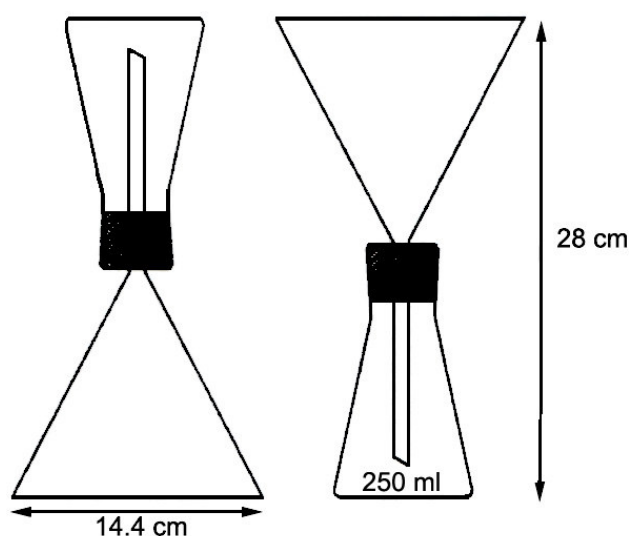


Figura 8. Esquema de las trampas utilizadas para la experiencia de migración vertical, mostrando sus dimensiones.

## **II. 4. PROCESAMIENTO Y RECUESTO DE LAS MUESTRAS**

Las muestras procedentes de redes ya sea la de litoral como la de plancton, eran recogidas en unos botes de plástico y se fijaban con formol, quedando la muestra con una concentración aproximada del 4-5%. Las muestras procedentes de botellas hidrográficas se filtraban con una malla de nital de 30  $\mu\text{m}$  y se colocaba el filtro en unos tubos de vidrio de fondo plano rellenos con formol al 4%. Los filtros que estaban en el interior de los tubos eran extraídos y lavados cuidadosamente con formol al 4%, los filtros eran revisados bajo una lupa binocular para comprobar que no había quedado retenido ningún organismo. Una vez extraídos los filtros las muestras se dejaron a sedimentar. Todo el material recogido en cada uno de los tubos de las trampas de sedimentación fue transferido a uno tubo de vidrio de fondo plano y fijado también con formol al 4 %.

El conteo de las muestras de litoral se efectuó en placas de Petri pequeñas de cristal. Para el recuento de las muestras del perfil vertical del centro de las lagunas, tanto las procedentes de redes, como las de botellas hidrográficas así como para las de las trampas de sedimentación se utilizaron cubetas de sedimentación hechas de tubo hueco de cristal de 2 cm de diámetro en el que se pegaba a modo de fondo un cubreobjetos rectangular o circular. Todas las muestras se miraron con un microscopio invertido Nikon TMS utilizando aumentos de 100 y 200 X. En el caso de las muestras de redes de plancton y de litoral se contó un porcentaje de la muestra, sólo en aquellos casos en que la densidad era muy baja se contó toda la muestra; los organismos del zooplancton de las muestras del perfil vertical se contaron en su totalidad y las muestras de las trampas, dada que su densidad era muy alta se midió el volumen del tubo y se realizó el recuento sobre 2 ml estimándose por cálculo posteriormente el contenido total recogido por la trampa.

En los recuentos se diferenciaban los principales estadios de desarrollo de los copépodos: nauplios, copepoditos y adultos, dentro de los adultos se diferenciaba machos de hembras; en el caso de cladóceros sólo se diferenciaba el sexo y en el caso de anostráceos se diferenciaba estadio juvenil del de adulto y dentro de éstos, machos de hembras. También se hizo el recuento del número de huevos que llevaban las hembras y el número de huevos que había sueltos en las cubetas, tanto de copépodos como de

cladóceros.

Para la determinación de las especies se realizaron preparaciones con glicerina al 10% y se observaron con un microscopio óptico Nikon con aumentos de 400 y 1000 X.

En algunos casos hubo que hacer disecciones de algunos organismos, sobretodo de los copépodos y para ello se utilizaron agujas entomológicas y agujas de tungsteno y una lupa binocular Olympus SZX-12 con aumentos de 90 X.

Para la identificación taxonómica de las especies se ha utilizado la siguiente bibliografía:

**Copépodos:** Rose, 1933, Rylov, 1963, Dussart, 1967 y 1969, Elster & Ohle, 1978, Stella, 1984, Einsle, 1993 y 1996, Dussart & Defaye, 1995.

**Cladóceros:** Arévalo, 1916, Margalef, 1953, Goulden, 1968, Flößner, 1972, Negrea, 1983a, Amoros, 1984, Margaritora, 1985, Kořínek, 1999, Korovchinsky, 1992, Smirnov, 1992 y 1996, Alonso, 1996.

**Anostráceos:** Cottarelli & Mura, 1983, Nourisson & Thiéry, 1988, Alonso, 1996.

**Rotíferos:** Kuticova, 1970, Ruttner-Kolisko, 1974, Koste, 1978, Segers, 1995, Nogrady *et al.*, 1995, De Smet, 1996, De Smet & Pourriot, 1997

Además también se han utilizado monografías y artículos especializados (Alonso, 1984).

Los resultados de los recuentos efectuados sobre un total de 831 muestras, de las cuales 239 corresponden a muestras de litoral, 353 corresponden a muestras del perfil vertical, 163 muestras pertenecen a la migración vertical diaria y 76 muestras a trampas de sedimentación, se encuentran recogidas en los Apéndices 1, 6, 7, 9, 12, 13, 14 y 15.



## II.5. MÉTODOS ESTADÍSTICOS

Se ha utilizado diferentes parámetros estadísticos como la media, varianza, frecuencia y ocurrencia para las diferentes poblaciones y coeficientes de correlación y regresión para las interacciones entre pares de variables, pero además también se ha hecho uso de métodos estadísticos multivariantes para la ordenación y estudio de los datos obtenidos:

- **Análisis de Componentes Principales (PCA):** Esta técnica de ordenación multivariante trabaja con la estructura interna de matrices. Sobre una matriz, en nuestro caso, de correlación se extraen unos ejes ortogonales llamados componentes principales, que son combinaciones lineales de las variables originales, los cuales se ordenan según la mayor proporción de la varianza explicada (valor propio). De este modo obtenemos unos sistemas de coordenadas de pocas dimensiones que nos agrupan las muestras según sus semejanzas y también podemos situar las variables originales con relación a estos ejes principales. Este análisis requiere que los datos sean independientes y presenten una distribución normal, por lo que se han realizado transformaciones de los datos originales previamente a su aplicación, el arcoseno de la raíz cuadrada para los datos de porcentajes y el logaritmo para las densidades de las especies. Estos análisis se han realizado con el programa SPSS para Windows versión 10.

- **Análisis de correspondencia (DCA):** Para esta otra técnica se usó el análisis MVSP ( A Multivariate Statistical Package for Windows versión 3.0) de Kovach, 1998. El análisis de correspondencia está indicado para tratar muestras cuando el volumen de especies es alto y algunas muestras se distribuyen a lo largo de un gradiente, de modo, que las muestras de un lado del gradiente tienen muy poca similitud con las del otro extremo. Para este análisis hemos utilizado datos de presencia y ausencia. El análisis da menos peso a las especies más raras.

- **Análisis de agrupamiento o cluster:** Se ha realizado utilizando el programa SPSS para Windows versión 10.0. Hemos utilizado el análisis de conglomerados jerárquicos, el método de conglomeración ha sido la vinculación inter-grupos y se ha utilizado el método de Sokal y Sneath-5, este método de similaridad para datos binarios tiene como rango de 0 a 1 y se calcula a partir de una tabla 2 x 2 de la siguiente manera:

$$\frac{ad}{\sqrt{(a+b)(a+c)(b+d)(c+d)}}$$

siendo a = número de casos presentes en ambos ítems, d = número de casos ausentes en ambos ítems y b y c = número de casos presentes en un ítem pero ausente en el otro.

Los análisis de la varianza y de  $\chi^2$  se han realizado utilizando el programa SPSS para Windows versión 10.

## II.6. OTROS DESCRIPTORES

Además de los análisis estadísticos se han utilizado otros descriptores e índices también de carácter estadístico y frecuentes en los estudios ecológicos.

- **Diversidad:** Para el cálculo de la diversidad se ha utilizado la fórmula de Shannon-Wiener (Shannon and Weaver, 1949) de la Teoría de la Información. Este índice tiene en cuenta tanto la variedad de especies como la distribución de los organismos en esas especies, también nos permite obtener datos sobre la heterogeneidad espacial de la comunidad al comparar los índices de muestras simples y acumulados en el espacio. Viene dada por la siguiente expresión:

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

donde  $p_i$  es el número de individuos de la especie  $i$  dividido por el total de individuos de la muestra y  $S$  el número de especies.

- **Equitatividad:** Ha sido calculada como un porcentaje utilizándose la siguiente expresión:

$$E = \frac{H'}{H'_{\max}} 100$$

donde  $H'_{\max} = \log_2 S$ , siendo  $S$  el número de especies.

- **Índice de Originalidad Floral (IFO):** Este índice ha sido utilizado para evaluar el grado de diferenciación en la composición específica de la fauna zooplanctónica existente entre los diferentes lagos estudiados, este índice está descrito en Puchalski, 1987 y viene dado por la siguiente expresión:

$$\text{IFO} = \frac{\sum_{i=1}^S \left( \frac{1}{M_i} \right)}{S}$$

donde  $M_i$  = número de muestras del conjunto de lagos estudiados en que aparece la especie  $i$  para cada una de las  $S$  especies de la muestra y  $S$  = número de especies en la muestra.

- **Profundidad Media de Residencia (PMR):** Se ha calculado a partir de la siguiente expresión:

$$\text{PMR} = \frac{\sum (N_k \times d_k)}{\sum N_k}$$

donde  $N_k$  = número de individuos a la profundidad  $k$  y  $d_k$  = profundidad de la  $k$ -ésima muestra.

- **Coefficiente de afinidad:** Este índice tiene excelentes propiedades y ha sido empleado en el estudio de afinidades entre inventarios y especialmente de organismos del plancton (Margalef, 1995). Este índice viene descrito en Fager y MacGowan (1963) y viene dado por la siguiente expresión:

$$\frac{C}{\sqrt{A \cdot B}} - \frac{1}{2 \cdot \sqrt{B}} \quad B > A$$

siendo  $A$ : el número de lagunas en que se encuentra la especie  $A$ ,  $B$ : el número de

lagunas en que se encuentra la especie B y C: número de lagunas que contienen a la vez la especie A y la B.

- **Biomasa:** Se ha calculado multiplicando los datos de densidad de cada especie y los estadios larvarios en los copépodos (nauplios, copepoditos y adultos por separado) por un factor sacado de la bibliografía (Bottrell, *et al.*, 1976; Dumont *et al.*, 1975; Latja & Salonen, 1978 y Telesh *et al.*, 1998) que se ha utilizado como estima del peso de los individuos de tamaño medio.

Además se ha utilizado como descriptores: **el número de especies de zooplancton y la abundancia absoluta y relativa de los organismos planctónicos y litorales.**

Los recuentos del perfil vertical fueron convertidos a organismos por m<sup>2</sup> para cada especie, para la integración de todos los organismos de la columna de agua se utilizó la siguiente expresión:

$$T_i = \sum_{k=1}^n X_{ik} \left( \frac{Z_{k+1} - Z_{k-1}}{2} \right)$$

siendo  $Z_k$  las  $n$  profundidades a las que se han realizado los muestreos,  $X_{ik}$  es el número de individuos por metro cúbico de la especie  $i$  que se estima que hay en la profundidad  $Z_k$  y  $T_i$  representa el total de individuos de la especie  $i$  en una columna de agua de un metro cuadrado de sección que va desde la superficie hasta la profundidad de extinción del oxígeno.

## **CAPITULO III**

### **RELACIÓN DE LAS POBLACIONES DE CRUSTÁCEOS LITORALES CON LAS CONDICIONES AMBIENTALES EN 26 HUMEDALES DE CASTILLA-LA MANCHA**



### **III. RELACIÓN DE LAS POBLACIONES DE CRUSTÁCEOS LITORALES CON LAS CONDICIONES AMBIENTALES EN 26 HUMEDALES DE CASTILLA-LA MANCHA**

#### **III. 1. HUMEDALES ESTUDIADOS: PERIODOS Y MÉTODOS CONCRETOS DE MUESTREO**

Los humedales estudiados presentan diferentes características ecológicas, que están reguladas principalmente por las condiciones climatológicas y la naturaleza geológica del sustrato. Las 45 lagunas estudiadas en los 26 humedales (Tablas 1 y 2) corresponden a dos tipos principales: (1) Lagunas cársticas, con un total de 17 lagunas y (2) lagunas endorreicas esteparias, con un total de 27 lagunas, siendo La Posadilla la única excepción ya que es de origen volcánico. Todas las lagunas de origen cárstico son permanentes a excepción de La Seca y Cordovilla y casi todas las endorreicas son temporales las únicas excepciones son las lagunas de Villafranca (Grande y Chica). Las variables más importantes que diferencian las lagunas son la salinidad y el nivel trófico.

Se realizaron dos campañas de muestreos, la primera en primavera entre los meses de Abril y Mayo de 1997 y la segunda en otoño entre los meses de Octubre y Noviembre de 1997. Todas las muestras fueron recogidas del litoral de las lagunas con una red de litoral o salabre de 75  $\mu\text{m}$  de diámetro de poro (ver métodos, Fig. 2). En las lagunas más homogéneas se muestreó solo un punto y en aquellas que eran más heterogéneas se recogieron más muestras para incluir las diferentes zonas del litoral.

#### **III. 2. RESULTADOS**

##### **III. 2.1. CARACTERIZACIÓN FÍSICO-QUÍMICA DE LAS LAGUNAS**

Las lagunas han sido agrupadas según su salinidad siguiendo la clasificación de Hammer *et al.* (1983) en aguas dulces ( $<0.5 \text{ g l}^{-1}$ ), subsalinas ( $0.5-3 \text{ g l}^{-1}$ ), hiposalinas ( $3-20 \text{ g l}^{-1}$ ) mesosalinas ( $20-50 \text{ g l}^{-1}$ ) e hipersalinas ( $>50 \text{ g l}^{-1}$ ). Los valores de salinidad (Tabla 5) se han obtenido sumando los ocho iones mayoritarios (Fig. 9, Tabla 6). La salinidad, la conductividad y otros parámetros que se midieron *in situ* en las diferentes lagunas en los muestreos de primavera y de otoño se detallan en la Tabla 5. Las lagunas están ordenadas según la permanencia o temporalidad de las aguas y en orden creciente

de su conductividad presentando un rango de conductividad que va desde 0.1 a 104.4 mS cm<sup>-1</sup>. La ordenación de menos a más saladas está basada en los datos de primavera principalmente como recomiendan los expertos en lagos salados (Hammer, 1986; Hammer *et al.*, 1990), pero aquí se han tenido en cuenta en algunos casos también los valores de otoño sobre todo en aquellas lagunas que presentaban una alta fluctuación en la conductividad y la salinidad. Las lagunas saladas presentan en su mayoría una mayor conductividad en otoño que en primavera, esto es debido a dos factores principalmente, por un lado el nivel de las aguas en otoño era en general menor que en primavera y por otro debido a la evaporación estival se había aumentado la concentración de sales, que todavía no se había diluido con las escasas lluvias otoñales. Por otro lado algunas de las lagunas temporales estaban secas y otras tenían una lámina de agua de poco espesor que redisolvió las sales precipitadas. En relación con las variables relacionadas con el nivel trófico de las lagunas es importante señalar las que presentan un aporte de aguas residuales, indicándose en la Tabla 5 las lagunas que tienen vertidos. Las concentraciones de oxígeno podrían servir como indicación de nivel trófico pero hay que interpretar bien los datos. En algunos casos se observan concentraciones muy bajas de oxígeno que indican una demanda de oxígeno alta debido a importantes concentraciones de materia orgánica, sin embargo en la mayoría de lagunas eutrofizadas las concentraciones de oxígeno son generalmente muy altas especialmente en las muestras de primavera debido a la actividad fotosintética de las densas poblaciones de fitoplancton (Vicente *et al.*, 1998).

En cuanto a la profundidad las lagunas se pueden dividir en dos grupos, las lagunas endorreicas muy someras y extensas, con profundidades en su mayoría menores de 1 m y las lagunas de dimensiones menores pero más profundas pudiendo llegar algunas de ellas a 27 m. En general el nivel de las aguas fue mayor en primavera que en otoño, solo unas pocas presentan un ligero aumento en otoño debido a las lluvias locales. Únicamente una laguna se encontraba totalmente seca en el muestreo de primavera mientras que en otoño tenemos siete lagunas secas y bastantes con un nivel igual o inferior a 25 cm. En la mayoría de las lagunas someras el disco de Secchi no se podía medir puesto que la luz llega hasta el fondo de las mismas. Generalmente las temperaturas de primavera son más altas que las de otoño, presentándose en la misma laguna una diferencia entre primavera y otoño de hasta 13°C, las mayores diferencias de temperaturas entre muestreos se ha observado en la provincia de Ciudad Real mientras que en Guadalajara se presentan las menores diferencias térmicas.



Tabla 5 a. Variables limnológicas de las muestras de primavera.

Lagunas	Primavera								
	Fecha	Prof.	Secchi	T	O <sub>2</sub>	O <sub>2</sub>	Cond	Salin	pH
	Día/Mes	(m)		(°C)	mg l <sup>-1</sup>	% sat	mS cm <sup>-1</sup>	g l <sup>-1</sup>	
<b>1 Somolinos</b>	27/5	7.8	F	12.7	11.1	118	0.4	0.4	8.3
<b>2 Marquesado</b>	25/5	5.1	F	11.9	11.5	135	0.5	0.5	8.2
<b>3 La Llana</b>	15/5	7.0	F	17.1	10.6	120	0.5	0.5	8.4
<b>4 Cardenillas</b>	15/5	11.0	3	17.8	14.9	180	0.5	0.5	8.5
<b>5 La Parra</b>	15/5	16.0	9.5	16.4	9.0	101	0.5	0.5	8.4
<b>6 El Tejo</b>	10/5	27.0	8.5	14.0	10.6	116	0.5	0.5	8.9
<b>7 La Cruz</b>	11/6	22.0	8.7	16.3	10.9	123	0.5	0.5	9.1
<b>8 Taravilla</b>	26/5	11.1	6.8	13.5	10.9	110	0.6	0.5	8.1
<b>9 El Tobar</b>	14/5	19.5	7.5	13.4	10.3	113	0.5	0.4	8.2
<b>10 Tobar Chico</b>	15/5	2.0	F	12.7	10.5	115	0.6	0.4	8.1
<b>11 Lagunillo del Tejo</b>	4/4	8.0	7.3	12.8	9.7	100	0.6	0.5	9.4
<b>12 Arquillo</b>	13/6	6.8	4	16.6	10.9	123	0.6	0.5	8.1
<b>13 Ojos de Villaverde</b>	13/6	0.75	F	18.4	5.5	65	0.7	0.5	7.9
14 Beleña Chica	26/5	0.9	F	19.0	6.9	81	0.1	0.1	7.5
15 Beleña Grande	27/5	0.8	F	17.6	6.3	88	0.1	0.1	6.9
16 La Seca	4/4	2.5	F	13.9	12.0	130	0.6	-	8.2
<b>17 Lagunillo Cardenillas</b>	15/5	5.0	1.0	19.7	7.2	86	1.6	1.2	8.6
<b>18 Alboraj</b>	12/6	3.2	2.2	24.1	8.1	102	3.1	2.5	7.8
<b>19 Villafranca Chica</b>	30/4	1.75	F	22.7	17.0	212	4.1	4.2	9.8
<b>20 El Taray</b>	30/4	1.6	F	19.9	7.2	87	4.7	3.8	7.7
<b>21 Villafranca Grande</b>	29/4	2.25	F	22.3	12.0	145	5.8	5.7	9.4
22 Posadilla	29/4	0.85	0.5	21.4	3.0	62	0.9	0.8	8.4
23 Cordovilla	12/6	0.2	F	18.5	11.4	135	4.9	3.3	7.6
24 Retamar	1/5	1.25	F	20.3	9.7	115	3.4	2.7	9.1
25 Alcahozo Chico	2/5	-	-	-	-	-	-	-	-
26 El Hito	17/4	0.55	F	15.6	12.2	133	5.0	6.1	9.8
27 La Sal	19/4	1.2	F	15.2	10.8	118	5.6	6.8	9.1
28 Pedro Muñoz (**)	1/5	0.9	0.8	22.9	7.1	86	6.9	6.9	8.2
29 Manjavacas (**)	2/5	0.6	F	17.4	9.1	117	5.9	5.4	8.3
30 Navalafuente	1/5	0.1	F	28.4	13.7	186	7.1	6.6	9.2
31 Dehesilla	1/5	0.2	F	23.4	17.1	212	9.3	9.1	9.8
32 Sancho Gómez	1/5	0.4	F	22.9	13.3	160	10.0	9.4	9.9
33 Petrola (**)	28/4	0.7	F	23.1	13.0	163	11.8	11.1	9.3
34 Inesperada (**)	29/4	0.5	F	20.0	10.3	124	11.6	10.3	10.0
35 Las Yeguas	30/4	1.1	0.4	23.9	22.8	290	15.4	15.5	9.2
36 Altillo II	18/4	0.08	F	17.7	10.7	128	15.8	13.1	9.3
37 Albardiosa	18/4	0.25	F	20.4	11.3	137	18.8	13.5	10.2
38 Altillo I	18/4	0.1	F	18.8	12.8	149	26.8	18.4	9.6
39 Cno. de Villafranca (**)	30/4	0.4	F	24.7	7.5	95	23.3	32.7	8.4
40 Alcahozo	2/5	0.4	F	13.8	11.0	112	27.5	31.1	9.5
41 El Longar (**)	18/4	0.5	F	15.5	11.1	122	35.7	38.2	9.1
42 Salicor	1/5	0.17	F	14.9	8.2	87	39.6	41.8	9.4
43 Tirez	18/4	0.4	F	19.6	9.0	107	72.3	100.5	8.7
44 Peñahueca	19/4	0.7	F	(12.8	8.7	89	63.0	76.6	7.6)
45 Quero	19/4	0.3	F	18.2	7.6	86	49.3	66.4	9.3

(-) Indica que la laguna estaba seca en la fecha de muestreo, (\*) indica que no hay datos de ese muestreo, (\*\*) indica las lagunas que reciben vertidos de aguas residuales. Los datos entre paréntesis indican que no había crustáceos en ese muestreo. Los nombres en negrilla indican lagunas permanentes. F: Secchi llega hasta el fondo.

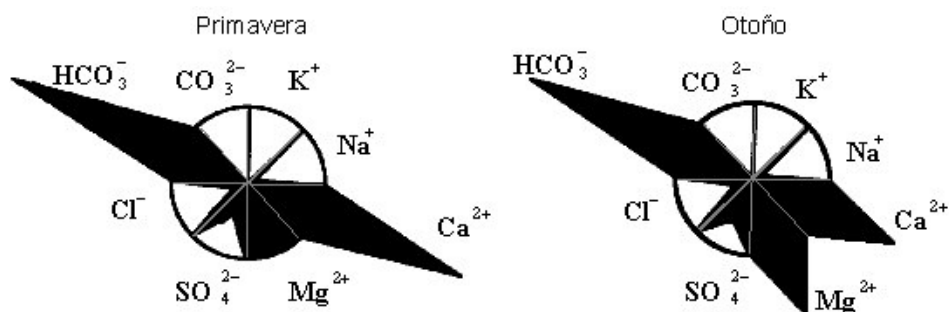
Tabla 5 b. Variables limnológicas de las muestras de otoño.

Lagunas	Otoño								
	Fecha Día/Mes	Prof. (m)	Secchi	T (°C)	O <sub>2</sub> mg l <sup>-1</sup>	O <sub>2</sub> % sat	Cond mS cm <sup>-1</sup>	Salin g l <sup>-1</sup>	pH
<b>1 Somolinos</b>	23/10	7.9	F	11.4	9.8	98	0.4	0.4	8.3
<b>2 Marquesado</b>	27/10	5.2	4.9	13.1	11.0	121	0.4	0.4	8.3
<b>3 La Llana</b>	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<b>4 Cardenillas</b>	16/11	11.0	3.5	19.3	6.4	77	0.4	0.4	8.7
<b>5 La Parra</b>	16/11	16.0	6.0	18.5	8.9	105	0.4	0.4	8.4
<b>6 El Tejo</b>	16/11	27.0	8.5	12.5	8.8	92	0.5	0.5	8.9
<b>7 La Cruz</b>	7/11	22.0	4.8	12.1	8.6	87	0.5	0.5	8.9
<b>8 Taravilla</b>	22/10	10.75	2.7	16.2	7.7	87	0.5	0.5	8.2
<b>9 El Tobar</b>	21/10	19.5	3.2	14.0	8.2	85	0.6	0.5	8.4
<b>10 Tobar Chico</b>	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<b>11 Lagunillo del Tejo</b>	16/11	8.0	3.1	19.4	4.9	59	0.6	-	9.3
<b>12 Arquillo</b>	30/10	6.65	1.7	14.3	8.1	85	0.5	0.5	8.1
<b>13 Ojos de Villaverde</b>	30/10	0.75	F	15.4	15.2	164	0.6	0.6	8.2
14 Beleña Chica	23/10	-	-	-	-	-	-	-	-
15 Beleña Grande	23/10	0.25	F	17.6	13.1	147	0.1	0.1	10.1
16 La Seca	16/11	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>17 Lagunillo Cardenillas</b>	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<b>18 Alboraj</b>	29/10	3.6	1.7	17.3	3.8	48	3.4	2.7	7.5
<b>19 Villafranca Chica</b>	5/11	1.6	0.6	13.6	8.0	82	4.3	4.0	7.7
<b>20 El Taray</b>	6/11	0.8	0.5	11.1	8.6	85	5.1	5.6	8.0
<b>21 Villafranca Grande</b>	5/11	1.5	0.9	14.1	7.5	78	8.3	8.1	7.6
22 Posadilla	20/11	0.13	F	9.8	13.1	122	3.1	2.7	9.8
23 Cordovilla	29/10	0.2	F	16.7	9.2	97	4.3	3.3	7.7
24 Retamar	7/11	0.6	F	9.2	10.8	112	7.1	5.9	9.4
25 Alcahozo Chico	7/11	0.3	F	14.5	-	-	3.7	-	-
26 El Hito	-	-	-	-	-	-	-	-	-
27 La Sal	5/11	0.4	F	14.2	7.7	81	13.8	11.9	7.8
28 Pedro Muñoz (**)	20/11	0.5	F	10.5	16.4	154	9.5	8.0	8.9
29 Manjavacas (**)	21/11	0.7	F	9.9	9.4	108	9.7	9.5	8.3
30 Navalafuente	21/11	-	-	-	-	-	-	-	-
31 Dehesilla	21/11	0.07	F	15.1	13.4	142	7.2	5.5	8.6
32 Sancho Gómez	21/11	0.07	F	15.0	10.6	113	11.0	9.7	8.4
33 Petrola (**)	29/10	0.7	F	15.2	9.0	163	10.0	9.8	8.7
34 Inesperada (**)	20/11	0.2	F	8.2	7.8	71	13.8	13.2	8.7
35 Las Yeguas	6/11	0.2	F	11.1	5.9	58	45.6	46.9	8.7
36 Altillo II	5/11	-	-	-	-	-	-	-	-
37 Albardiosa	5/11	-	-	-	-	-	-	-	-
38 Altillo I	5/11	-	-	-	-	-	-	-	-
39 Cno. de Villafranca (**)	6/11	0.1	F	11.7	0.2	2	69.6	107.6	8.7
40 Alcahozo	7/11	0.1	F	10.8	12.6	120	44.4	60.2	9.1
41 El Longar (**)	5/11	0.3	F	(15.5	5.2	57	28.3	23.0	8.6)
42 Salicor	6/11	0.1	F	9.5	5.9	56	57.5	98.9	8.3
43 Tirez	5/11	0.15	F	(14.3	8.3	89	72.9	132.3	8.4)
44 Peñahueca	5/11	0.3	F	16.5	5.4	60	104.4	207.7	7.7
45 Quero	5/11	0.02	F	(16.1	4.9	51	104.2	210	8.1)

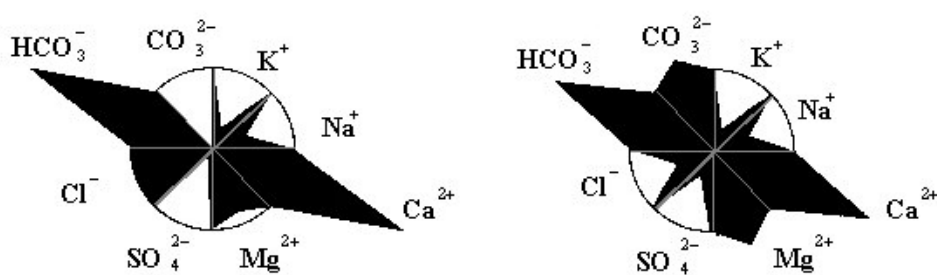
(-) Indica que la laguna estaba seca en la fecha de muestreo, (\*) indica que no hay datos de ese muestreo, (\*\*) indica las lagunas que reciben vertidos de aguas residuales. Los datos entre paréntesis indican que no había crustáceos en ese muestreo. Los nombres en negrilla indican lagunas permanentes. F: Secchi llega hasta el fondo.

Las lagunas cársticas de aguas dulces son todas de aguas duras bicarbonatadas (alcalinidad  $\gg \text{Cl}^- > \text{SO}_4^{2-}$ , siendo el  $\text{Ca}^{2+}$  y el  $\text{Mg}^{2+}$ , los cationes predominantes), excepto las dos temporales (Beleña Grande y Chica) las cuales presentan aguas blandas con un sustrato siliceo arenoso. Los lagos subsalinos forman un grupo heterogéneo: Lagunillo de Cardenillas es una dolina cárstica en un sustrato dolomítico, con aguas magnésico bicarbonatadas, Alboraj también es de origen cárstico, pero está en un sustrato rico en yeso, siendo sus aguas sulfatadas cálcicas y La Posadilla es una laguna temporal de origen volcánico y tiene aguas sódico bicarbonatadas. Las lagunas hiposalinas tienen aguas sulfatado-cloruradas siendo el  $\text{Mg}^{2+}$  el principal cation, y el menos frecuente el  $\text{Ca}^{2+}$ , pero teniendo todas ellas una proporción más alta de cationes alcalinoterreos. En la mayoría de las lagunas meso-hipersalinas el  $\text{Cl}^-$  es más importante que el  $\text{SO}_4^{2-}$ , especialmente en otoño. En la mitad de estas lagunas meso-hipersalinas, el  $\text{Mg}^{2+}$  es el catión más importante mientras que en la otra mitad los cationes principales son el  $\text{Na}^+$  y el  $\text{K}^+$ . En las Tablas 6a y 6b se muestran los resultados de los contenidos iónicos de las lagunas y en las figuras 9a-9c se representan los diagramas de Maucha de algunas de las lagunas representativas de cada uno de los grupos indicados.

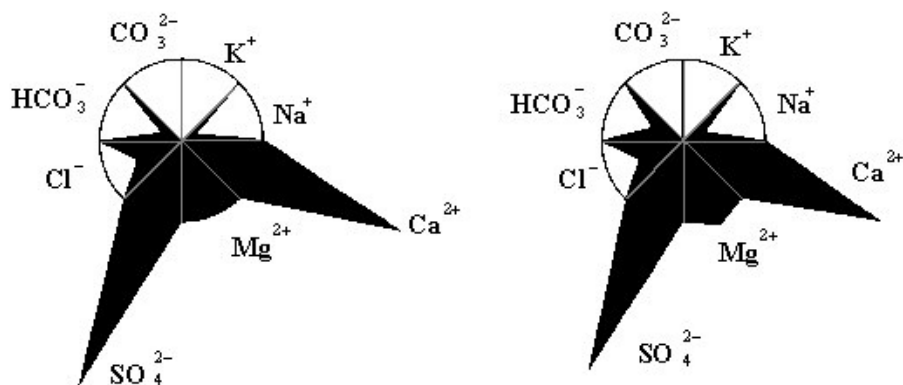
La mayoría de lagunas endorreicas están sujetas a importantes impactos antropogénicos, debidos tanto a descargas de aguas residuales sobre las lagunas como a disminución del nivel de agua debido a la sobreexplotación de las aguas.



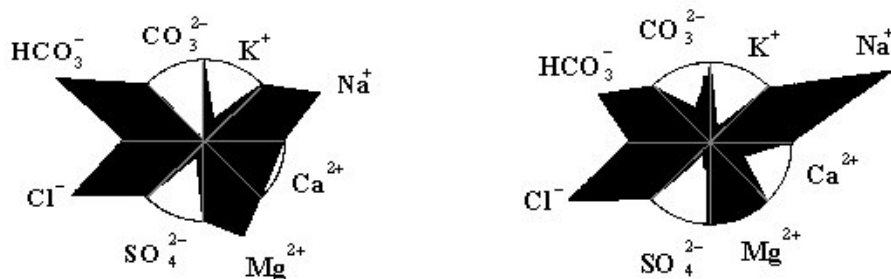
Laguna de Arquillo, laguna permanente de aguas dulces.



Laguna de Beleña Grande, laguna temporal de aguas dulces.



Laguna de Alboraj, laguna permanente subsalina.



Laguna de La Posadilla, laguna temporal subsalina.

Figura 9a. Composición iónica de varias lagunas, indicando el tipo representativo de laguna que representan.

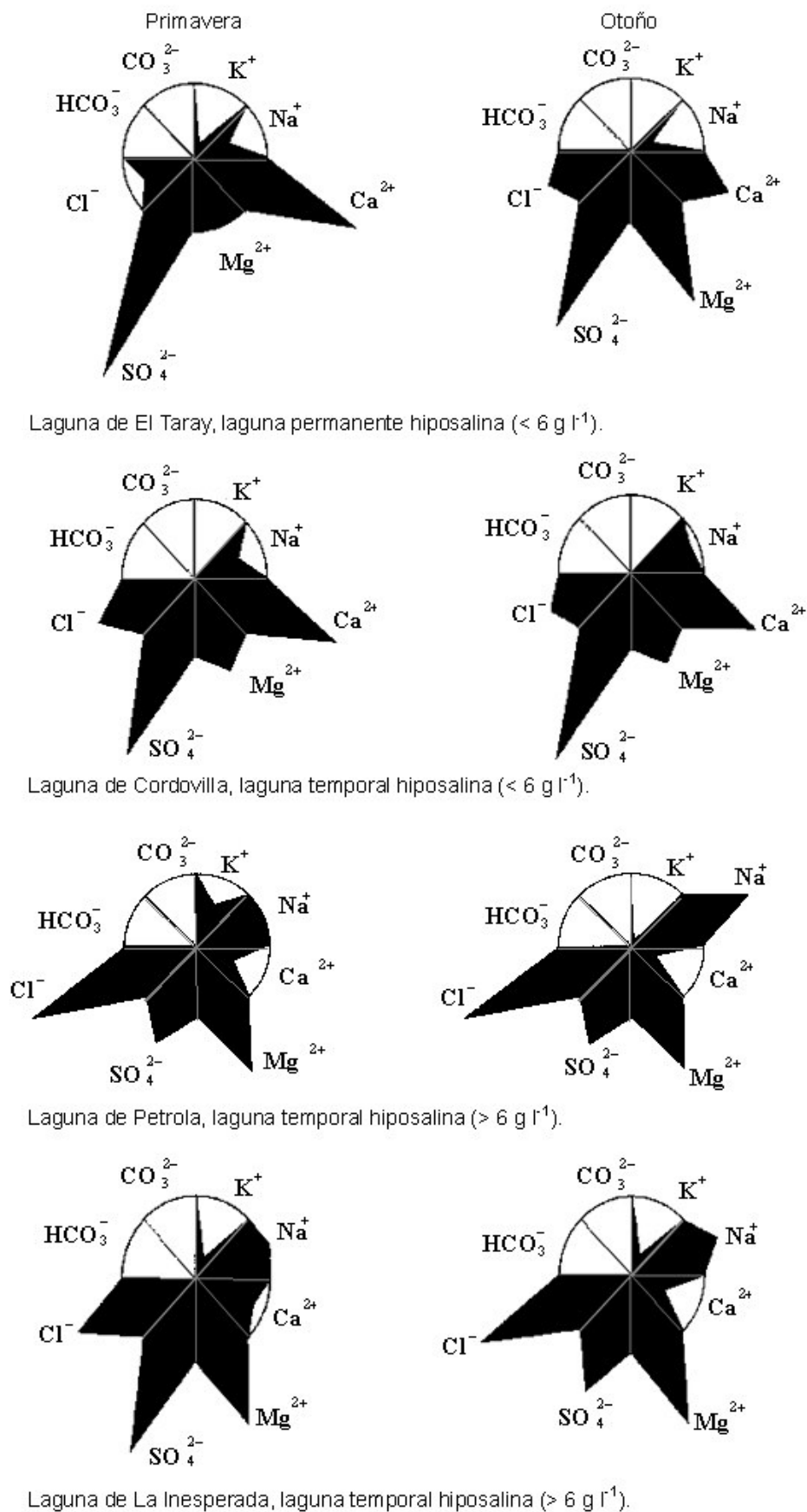
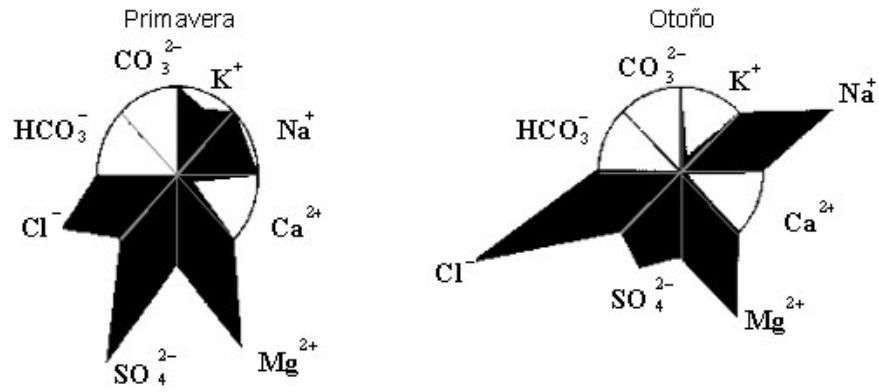
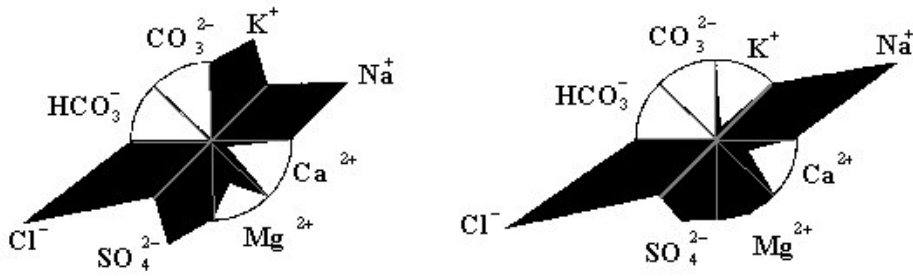


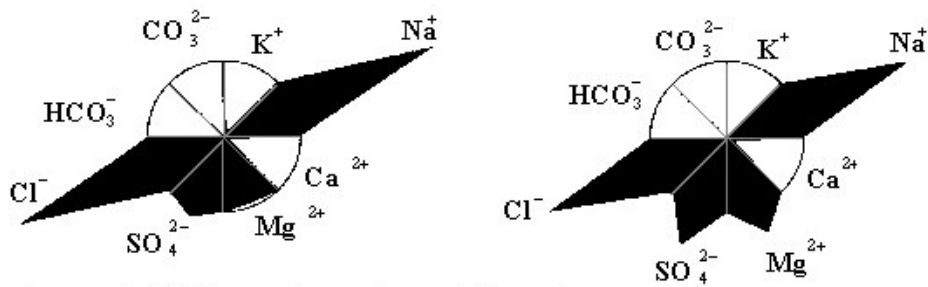
Figura 9b. Composición iónica de varias lagunas, indicando el tipo representativo de laguna que representan.



Laguna del Camino de Villafranca, laguna temporal mesosalina.



Laguna de El Longar, laguna temporal mesosalina.



Laguna de Peñahueca, laguna temporal hipersalina.

Figura 9c. Composición iónica de varias lagunas, indicando el tipo representativo de laguna que representan.

Tabla 6a. Composición iónica (meq l<sup>-1</sup>), fósforo total (µM) y clorofila-a (mg m<sup>-3</sup>) de las muestras de primavera.

Lagunas	Alc	K <sup>+</sup>	Na <sup>+</sup>	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Cl	P <sub>TOT</sub>	Clo-a
1. Somolinos	5	0.02	0.1	3.7	2	0.1	0.3	0.4	1.3
2. Marquesado	5.8	0.01	1	3.6	3.3	0.2	0.3	0.2	0.5
3. La Llana	5.4	0.04	0.1	2.3	3.4	-	0.2	*	0.9
4. Cardenillas	5.6	0.1	0.1	1.9	3.4	0.1	0.2	*	3.6
5. La Parra	5.7	0.1	0.1	2.4	3.2	0.1	0.2	*	2.9
6. El Tejo	6.6	0.1	0.2	0.4	2.8	0.1	0.2	*	4.7
7. La Cruz	6.9	0.1	0.2	0.5	2.7	0.04	0.3	*	7.7
8. Taravilla	5.6	0.02	0.2	4.2	2.2	0.1	0.3	0.5	1.1
9. El Tobar	4.1	0.3	1	2.9	2.0	0.6	1.2	0.4	0.6
10. Tobar Chico	4	0.3	1	4	1	0.6	1.1	0.1	3.3
11. Lagunillo del Tejo	7.8	0.1	0.2	0.6	7.9	0.4	0.2	*	2.7
12. Arquillo	5.7	0	0.2	7	0.6	0.8	0.3	0.1	1.8
13. Ojos de Villaverde	5.7	0	0.2	6	0.9	0.6	0.5	0.1	2.0
14. Beleña Chica	1.3	0.2	0.1	0.9	0.8	0	0.4	3.4	3.1
15. Beleña Grande	1.1	0.1	0.2	1.2	0.4	0	0.3	0.7	1.8
16. La Seca	*	*	*	*	*	*	*	*	*
17. Lag. Cardenillas	21.4	0.3	0.7	2.7	8.7	0.4	0.7	*	10.1
18. Alboraj	2.4	0.1	1.8	30.8	9.4	29.7	5.3	0.5	3.2
19. Villafranca Chica	0.5	3.5	7.4	26.9	22.5	54.3	12.1	0.4	5.3
20. El Taray	2.2	1.5	6.8	34.4	14.8	45.8	11.8	1.6	1.3
21. Villafranca Grande	0.5	6.5	11.6	30.4	48	69	23.2	0.6	9.7
22. Posadilla	5.9	1	5.1	3	4.2	0.7	5.2	19.8	1.4
23. Cordovilla	2.7	0.2	9.3	29.3	17.6	31.5	18.3	0.4	1.1
24. Retamar	0.8	4.8	7.3	19.2	16	20.8	20.8	1.2	0.8
25. Alcahozo Chico	-	-	-	-	-	-	-	-	-
26. El Hito	0.9	14.8	8.3	50	24.8	57.9	40.6	13.8	0.4
27. La Sal	1.6	12	26.5	27	32.6	76.3	28.3	1.8	0.8
28. Pedro Muñoz	3	16	20.7	29.4	34.6	50	46.4	46.0	3.8
29. Manjavacas	2.5	17.2	15.6	21.2	32.5	36.9	42.8	7.9	15.2
30. Navalafuente	1.1	14	18.2	46.2	34.2	50.2	51	2.0	0.5
31. Dehesilla	0.9	10.9	22.2	40	92.2	76.7	71	1.1	1.9
32. Sancho Gómez	0.7	7.7	24.6	37.6	100.5	85.5	69	2.6	< 0.5
33. Petrola	5.1	27.1	43.6	28.5	83.5	62.5	105	4.5	4.8
34. Inesperada	2.2	12	45.8	36	82	93.8	69.4	10.2	3.2
35. Las Yeguas	2.7	56.6	57.9	32	108	116.7	122	27.3	76.9
36. Altillo II	2	44.4	79	40	32.6	91.2	109	2.1	16.8
37. Albardiosa	0.6	25.6	90.3	35	61	68.8	150	3.1	13.5
38. Altillo I	0.8	50	167	33.6	20.8	91.7	205	3.0	1.9
39. Cno. Villafranca	3.8	102	107	28	204	254.4	172	33.2	1.3
40. Alcahozo	1.1	37	125	56	338.5	249.8	268	2.8	1.7
41. El Longar	10.3	197	266	32	80.6	208.5	343	56.0	284.1
42. Salicor	3	16.1	229	58.8	439.3	392	294	2.3	1.5
43. Tirez	9.7	418	982	34	66.6	653.8	810	17.3	57.4
44. Peñahueca	6.5	25.6	899	25	288	316.4	794	9.6	24.9
45. Quero	9.7	122	399	120	450	643.7	375	14.7	26.8

(-) Indica que la laguna estaba seca en la fecha de muestreo, (\*) indica que no hay datos de ese muestreo.

Tabla 6b. Composición iónica (meq l<sup>-1</sup>), fósforo total (µM) y clorofila-a (mg m<sup>-3</sup>) de las muestras de otoño.

Lagunas	Alc	K <sup>+</sup>	Na <sup>+</sup>	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	Cl <sup>-</sup>	P <sub>TOT</sub>	Clo-a
1. Somolinos	4.3	0.04	0.2	3.4	1.6	0.1	0.2	0.2	2.7
2. Marquesado	4.9	0.03	0.2	3.8	1.9	0.1	0.2	0.1	1.9
3. La Llana	4.6	*	*	*	*	0.1	0.2	*	2.1
4. Cardenillas	5.4	*	*	*	*	0.2	0.2	*	1.4
5. La Parra	5.4	*	*	*	*	0.1	0.2	*	2.6
6. El Tejo	6.2	*	*	*	*	0.1	0.4	*	2.5
7. La Cruz	6.3	*	*	*	*	0.1	0.3	*	13.3
8. Taravilla	5.1	0.02	0.2	3.8	2.2	0.1	0.2	0.3	6.7
9. El Tobar	*	*	*	*	*	*	*	*	*
10. Tobar Chico	*	*	*	*	*	*	*	*	*
11. Lagunillo del Tejo	8.5	*	*	*	*	0.5	0.4	*	2.8
12. Arquillo	5.5	0.1	0.2	3.3	3.8	1	0.4	0.4	8.3
13. Ojos de Villaverde	5.9	0.1	0.3	5.4	2.8	1.1	0.5	0.2	0.7
14. Beleña Chica	1	1.4	0.4	0.7	0.4	0.6	1	4.6	4.1
15. Beleña Grande	1.2	0.1	0.2	0.8	0.5	0.1	0.2	1.9	3.6
16. La Seca	-	-	-	-	-	-	-	-	-
17. Lag. Cardenillas	22.9	*	*	*	*	0.4	0.9	*	11.4
18. Alboraj	4.5	0.3	2.8	29.4	10.9	29.5	5.6	0.9	5.4
19. Villafranca Chica	3	0.7	5.5	33.3	24.6	46.2	14.1	0.9	42.5
20. El Taray	5	0.8	9.2	37.1	54.7	58.8	27	3.1	37.0
21. Villafranca Grande	3.1	1.6	17.4	40.4	82.4	87.8	44.8	1.2	21.1
22. Posadilla	19.8	1.9	21.5	3.9	8.5	1.9	19	32.2	460.7
23. Cordovilla	3	0.4	12.3	25.8	17.8	32.5	15	0.5	3.6
24. Retamar	1.2	1.2	17.5	32.6	41	45.3	57.2	0.9	5.4
25. Alcahozo Chico	*	*	*	*	*	*	*	*	*
26. El Hito	5.4	6	29	21.2	96.8	83.6	64.1	7.0	10.9
27. La Sal	3.2	2.5	43.5	46.2	110.2	76	133	2.5	48.7
28. Pedro Muñoz	5.1	6.8	36.3	34.4	48.3	64.1	66	48.7	334.5
29. Manjavacas	7.7	2.7	7.5	17.8	13	18	12	31.8	109.0
30. Navalafuente	-	-	-	-	-	-	-	-	-
31. Dehesilla	1.4	1.6	16.7	24.8	55.2	38.4	54	0.1	4.9
32. Sancho Gómez	3.3	2.1	29.8	27.8	104.7	74.4	94	2.1	3.3
33. Petrola	7.4	3.5	72	15.2	85	60.4	98.6	6.3	128.5
34. Inesperada	5.1	13.8	64.6	24.8	104.8	93.7	130	30.4	96.0
35. Las Yeguas	20.3	32.4	332	53.6	346.5	318	457	26.8	86.2
36. Altillo II	-	-	-	-	-	-	-	-	-
37. Albardiosa	-	-	-	-	-	-	-	-	-
38. Altillo I	-	-	-	-	-	-	-	-	-
39. Cno. Villafranca	42.1	76	833	33.6	770.6	566.9	1288	145.0	414.4
40. Alcahozo	10.1	5.2	254	34.4	752.6	405.2	684	5.5	< 0.5
41. El Longar	8.8	13.4	224	38.2	92.2	106.6	275	62.8	47.9
42. Salicor	13.6	28.8	605	96	704.2	1118.2	533	27.6	40.7
43. Tirez	4.4	30.3	890	324	715.8	1268.8	966	36.9	43.0
44. Peñahueca	8.9	34	2113	96	1111.9	1344.9	2180	53.6	9.1
45. Quero	34.3	57.5	1635	16	1635.6	1396.1	2300	14.0	0.7

(-) Indica que la laguna estaba seca en la fecha de muestreo, (\*) indica que no hay datos de ese muestreo.



### III. 2.2. BRANQUIÓPODOS

Los branquiópodos son organismos mayoritariamente propios de aguas continentales, en el presente estudio se han encontrado únicamente dos grupos de branquiópodos: cladóceros y anostráceos, los primeros han sido mucho más abundantes que los segundos, encontrándose en 42 lagunas de 44 muestreadas en primavera y en 29 lagunas de 34 muestreadas en otoño, mientras que los segundos característicos de lagunas temporales se encontraron en 10 lagunas en primavera y en 4 lagunas en otoño. La presencia de anostráceos en estas lagunas es importante, ya que se trata de un grupo casi relictivo y de gran interés biogeográfico. En el Apéndice 1 se detallan todas las especies encontradas en las 45 lagunas en las muestras de primavera y otoño.

#### III. 2.2.1. CLADÓCEROS

En este estudio se han encontrado un total de 45 especies de cladóceros. Representantes de este grupo se encontraron en 44 de las lagunas estudiadas, la única laguna en la que no se encontraron cladóceros es la laguna de Quero (nº 45). En la Tabla 7 se muestra la abundancia relativa encontrada en las muestras de litoral de las diferentes lagunas, estas fueron agrupadas en lagunas permanentes y temporales y colocadas en orden creciente de conductividad dentro de los grupos de salinidad que se hicieron siguiendo la clasificación de Hammer *et al.* (1983). Además hemos hecho una subdivisión dentro del grupo hiposalino: niveles bajos ( $3-6 \text{ g l}^{-1}$ ) y niveles altos ( $6-20 \text{ g l}^{-1}$ ) de salinidad.

Se muestra una significativa correlación negativa entre la riqueza de especies y la salinidad (Fig. 10) como se describe en trabajos similares (Hammer, 1986, Metz & Forró, 1989). Sin embargo nuestros datos, considerados como un grupo faunal simple, no se aproxima bien al modelo de Hammer y se acerca más al propuesto por Williams *et al.* (1990), el cual resalta la importancia de la escala o rango de salinidad sobre las observaciones que son consideradas. La figura 10 muestra la relación del número de especies con la salinidad. La correlación negativa es más notable en los rangos de alta salinidad. Por lo demás, puede observarse que hay una alta variabilidad en el número de especies de aguas dulces de conductividad similar, así como una baja riqueza de especies en aguas subsalinas, más baja que la observada en aguas hiposalinas, especialmente si las lagunas son permanentes. La riqueza de especies era generalmente

más alta en primavera que en otoño, hay que tener en cuenta que el muestreo de otoño se efectuó después del correspondiente período seco anual, que dura todo el verano y se prolonga hasta bien entrado el otoño aunque en esta época sea ya un poco más probable la aparición de precipitaciones.

La composición de especies está fuertemente relacionada con la salinidad (Tabla 7 y Apéndice 2 para datos de primavera y otoño por separado), aunque algunos taxones muestren un cierto grado de tolerancia a la salinidad, especialmente en el rango de salinidad bajo. Este hecho es en parte el responsable de eclipsar las relaciones entre la composición y riqueza de especies y la conductividad en los rangos intermedios de conductividad (Fig. 10). En la Tabla 7 se observa una clara relación entre la distribución de las especies y la salinidad. También estos datos ponen de manifiesto la existencia de algunas especies muy eurioicas, especies de aguas dulces capaces de vivir tanto en aguas blandas o duras, como en aguas subsalinas e hiposalinas con un rango de salinidad inferior a  $6 \text{ gl}^{-1}$ , como son *Alona affinis*, *Chydorus sphaericus* y *Simocephalus vetulus*.

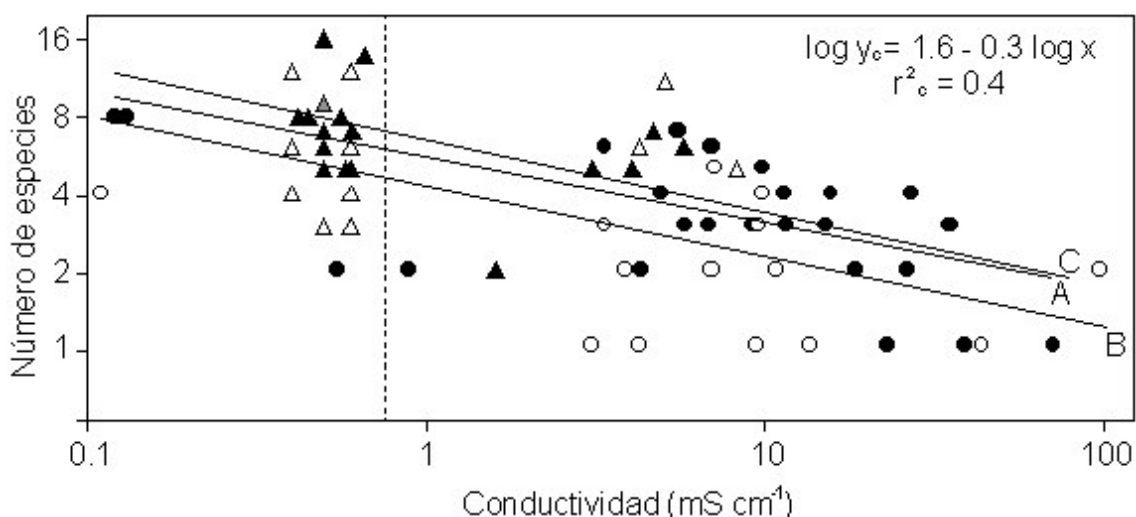


Figura 10. Las relaciones entre la riqueza de especies y la conductividad. Los triángulos indican aguas permanentes y los círculos aguas temporales. Los de color negro son las muestras de primavera y los blancos las de otoño. Las líneas de regresión: (A) primavera, (B) otoño y (C) ambas muestras (la ecuación de la recta de regresión dada pertenece a la línea C). La línea punteada separa las aguas dulces de las salinas según Hammer *et al.*, (1983).



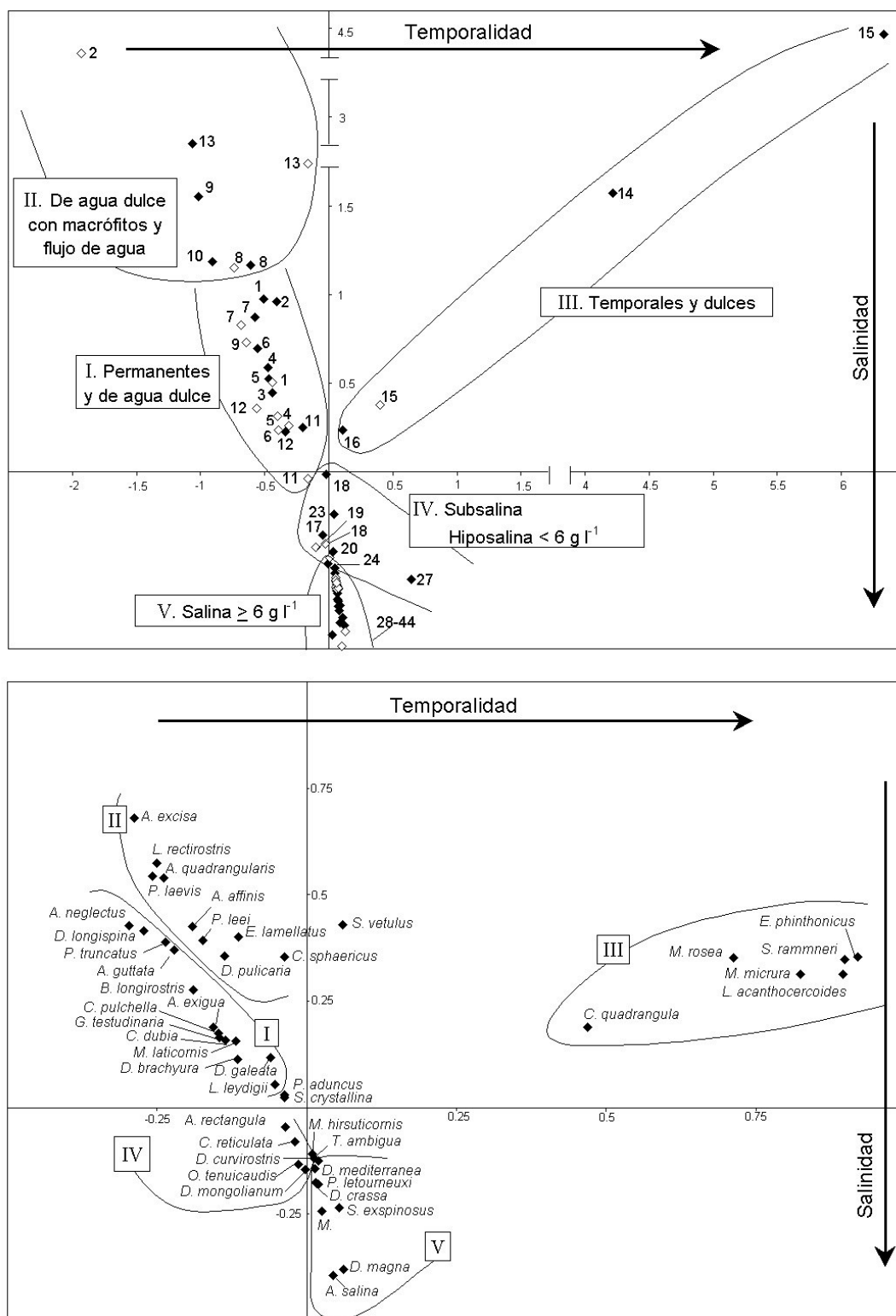
De la Tabla 7, el Apéndice 2 y de los resultados del análisis de componentes principales con los porcentajes de las diferentes especies de cladóceros (Figs. 11, 12 y 13), se pueden establecer cinco grupos principales de lagunas caracterizadas por una composición específica diferente: (I) Lagunas pequeñas y profundas de aguas duras (lagunas 1, 3-7, 11, 12 y 2 sólo en las muestras de primavera), (II) Lagunas permanentes con aguas duras, alimentadas por manantiales o surgencias de agua y ricas en macrófitos (lagunas 8-10, 13 y 2 después de las lluvias de otoño), (III) Lagunas de aguas blandas, temporales y poco profundas (lagunas 14-16), (IV) Lagunas subsalinas e hiposalinas de rango menor de  $6 \text{ g l}^{-1}$ , especialmente las permanentes (lagunas 17-27) y (V) Lagunas saladas que sufren períodos de desecación ya sean largos o cortos (lagunas 28-44).

Los resultados del Análisis de Componentes Principales (PCA-1) realizado con las muestras de primavera y de otoño se representan en las figuras 11 y 12, mostrando la posición de las lagunas (parte superior) y de las especies (parte inferior) determinada por las componentes principales, en la figura 11 se representa la primera y la segunda componente y en la figura 12 la segunda y la tercera componente. La primera componente explica el 11% del total de la varianza, separando el grupo (III) que corresponde a aguas dulces temporales (lagunas 14-16), especialmente lagunas de aguas blandas en primavera, estas lagunas en los muestreos de otoño estaban secas solo la laguna 15 tenía agua con un nivel muy bajo. También las lagunas temporales y salinas se encuentran en la parte positiva de este eje, muy cerca de su origen. Esta componente parece estar relacionada con la temporalidad de las aguas así como con la dureza de las mismas. La segunda componente explica el 10% del total de la varianza, separa las especies respecto a la salinidad, quedando las especies de aguas dulces en la parte positiva frente a las especies de aguas saladas en la parte negativa, con las especies de un rango de salinidad baja (grupo IV) tenemos correlaciones negativas débiles con este eje, y encontramos las aguas más salinas (grupo V) con correlaciones negativas más altas. Además, esta componente separa bastante las especies que se encuentran en lagunas con aguas dulces que tienen manantiales y son ricas en macrófitos (grupo II) en la parte más alejada del lado positivo del eje frente a las especies características de las lagunas salinas (grupo V) en la parte opuesta del eje. Las lagunas permanentes de aguas dulces y profundas (grupo I) aparecen en una posición intermedia. Así, esta componente tiene alguna relación también con el nivel trófico. La tercera componente explica el 7% del total de la varianza, separa principalmente las lagunas subsalinas e hiposalinas permanentes de salinidad menor de  $6 \text{ g l}^{-1}$  (grupo IV) de las lagunas salinas (grupo V),

así como lagunas ricas en macrófitos con manantiales (grupo II), de aquellas que no presentan un desarrollo de la zona litoral y no tienen flujo de agua.

En la mayoría de las lagunas, las muestras de otoño presentan una tendencia a estar más centradas que las de primavera (Fig. 11 y 12) en los tres componentes excepto en la parte negativa del componente 2 y 3 que indican mayor salinidad y condiciones de sequedad, respectivamente. Esto es porque en primavera, la mayoría de los lagos estaban llenos de agua, mientras que en otoño estaban secos o tenían niveles de agua muy bajos y en consecuencia mayor salinidad y menor diversidad. Sin embargo, hay algunas excepciones, especialmente en las lagunas 2, 19 y 20, que fueron muestreadas cuando la zona litoral estaba inundada debido a lluvias locales ocurridas en otoño. Las muestras de estas lagunas en otoño tienen relaciones mayores con las componentes principales que las muestras de primavera.

Realizamos un segundo análisis de componentes principales (PCA-2) solo con las muestras de primavera porque: (1) la mayoría de las lagunas estaban en mejores condiciones en primavera, y algunas lagunas no pudieron ser muestreadas en otoño ya que estaban secas, y (2) los cladóceros fueron los crustáceos dominantes en la mayoría de las muestras de primavera, mientras que los copépodos lo fueron en las muestras de otoño, especialmente en las lagunas de aguas salinas (Tabla 12). Este PCA-2 muestra los mismos grupos que el PCA-1, pero aquí las tres primeras componentes no son independientes, están todas relacionadas con el gradiente de salinidad, especialmente la primera y la segunda componente. La primera componente no está representada porque no da ninguna información adicional. La figura 13 muestra la posición de las especies en relación con la segunda y tercera componente del PCA-2, mostrando los mismos cinco grupos de especies descritos anteriormente. El segundo factor explica el 11% del total de la varianza mostrando una cercana relación con la salinidad y separa bastante las aguas blandas y temporales del resto. La tercera componente del análisis explica el 9% del total de la varianza, y está relacionada con la profundidad y el desarrollo de la zona de litoral de las lagunas de aguas dulces, quedando en la parte positiva las lagunas más profundas y pobres en vegetación en su zona litoral (grupo II) frente a lagunas más someras pero con vegetación bien desarrollada en su zona litoral (grupo I) que quedan en la posición más negativa del eje. La principal diferencia entre los grupos resultantes de los dos PCAs es la posición de dos especies (*Alona quadrangularis* y *Pleuroxus laevis*) que estaban en el grupo II en el PCA-1 y pasan a estar en el grupo I en el PCA-2.



**Figura 11. Superior:** Posición relativa de cada laguna en primavera (◆) y en otoño (◇) en el plano determinado por la primera y segunda componente principal extraídas del PCA-1. La primera componente está relacionada con la temporalidad y la segunda con la salinidad. **Inferior:** Posición relativa de cada especie de cladóceros en el plano determinado por la primera y segunda componente extraída del PCA-1.

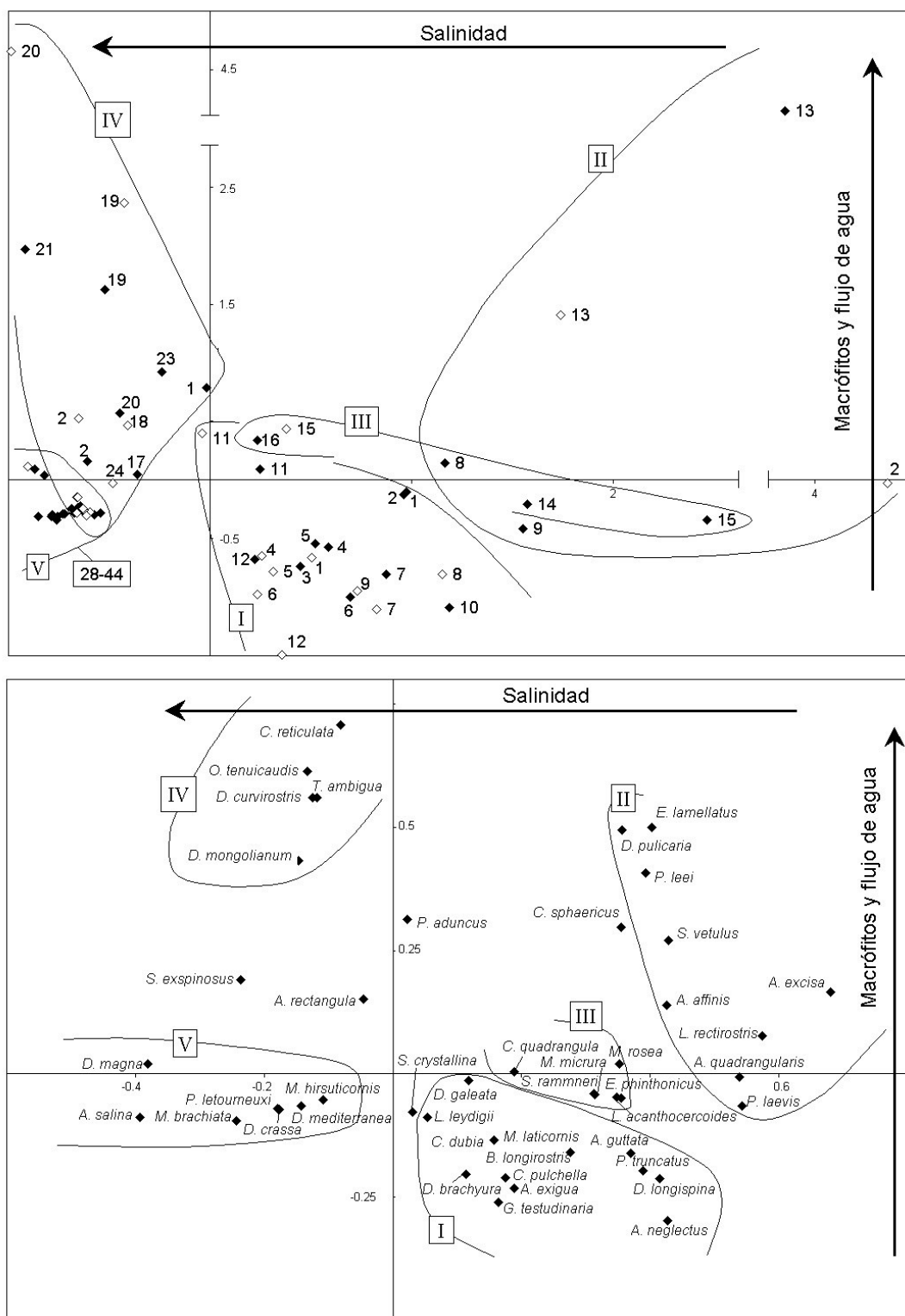


Figura 12. **Superior:** Posición relativa de cada laguna en primavera (◆) y en otoño (◇) en el plano determinado por la segunda y tercera componente principal extraídas del PCA-1. La segunda componente está relacionada con la salinidad y la tercera con el flujo de agua en la zona litoral rica en macrófitos. **Inferior:** Posición relativa de cada especie de cladóceros en el plano determinado por la segunda y tercera componente extraída del PCA-1.

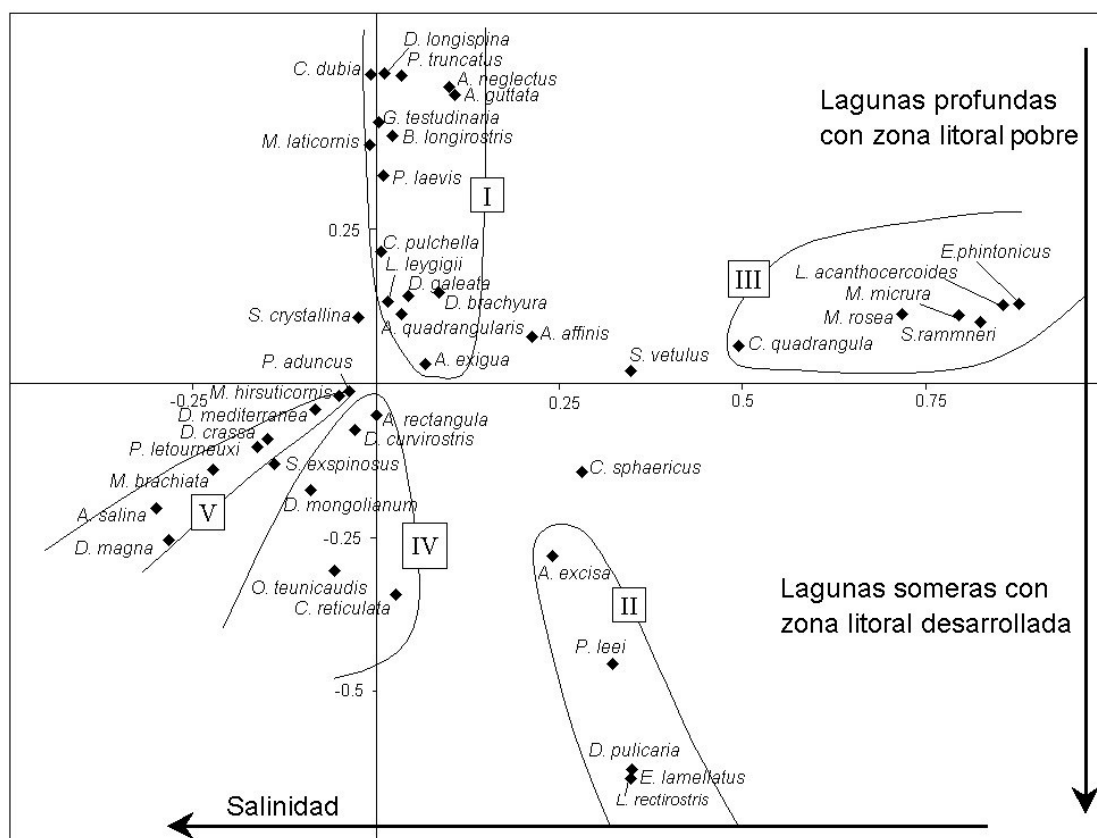


Figura 13. Posición relativa de cada especie de cladóceros en primavera en el plano determinado por la segunda y tercera componente extraída del PCA-2. La segunda componente está relacionada con la salinidad y la tercera con la presencia de una zona litoral desarrollada con abundantes macrófitos.

Para reforzar nuestra interpretación de los análisis de los componentes principales, calculamos el coeficiente de correlación de Pearson entre los factores obtenidos de las muestras en los PCA y los principales parámetros limnológicos (Tabla 8). La primera componente principal del PCA-1 tiene una correlación significativa con la profundidad, nitratos, alcalinidad y pH. Esto explica porque las lagunas temporales (someras) y de aguas dulces y blandas (baja alcalinidad y pH) que enlazan especies del grupo III, están fuertemente asociadas positivamente con la componente 1. Evidentemente, estas correlaciones son bajas, esto implica que en la distribución de estas especies intervienen una serie de factores que no han sido cuantificados, como son los relacionados con la temporalidad de las aguas. Las relaciones entre salinidad y la segunda componente principal del PCA-1 se ven muy bien en la Tabla 8, muestra una alta correlación



negativa con todos los parámetros relativos a salinidad y mineralización de las aguas ( $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ , conductividad, dureza, la relación sulfato+cloruro / alcalinidad). La segunda componente también muestra una alta correlación con otros parámetros relacionados con el estado trófico, dado que las lagunas endorreicas salinas están bastante contaminadas (correlación negativa con el fósforo total, amoníaco, DBO y los sólidos en suspensión, y correlación positiva con el Eh). La tercera componente principal está correlacionada negativamente con la profundidad y positivamente con la sílice,  $\text{Ca}^{2+}$ , dureza y la relación entre cationes divalentes/monovalentes, los cuales pueden ser factores que indican condiciones intermedias de salinidad, cuyas características químicas de las aguas difieren de las aguas más salinas y de las lagunas profundas de sustrato dolomítico. De nuevo, las correlaciones son bajas, estos otros parámetros no cuantificados que están implicados en la distribución de las especies de los grupos II y IV, son el flujo de agua o el desarrollo de los macrófitos (algunas correlaciones tales como la de los nitritos y la abundancia de bacterias aeróbicas puede estar relacionada con la fluctuación de las aguas someras).

Las correlaciones con las componentes extraídas del PCA-2, también se indican en la Tabla 8. Las primeras dos componentes principales reflejan ambas una fuerte relación con la salinidad. La segunda componente principal del PCA-2 está altamente relacionada con la mineralización y las variaciones de salinidad y tiene un coeficiente de correlación de 0.81 con el segundo factor extraído del PCA-1. El tercer factor del PCA-2 está débilmente relacionado negativamente con las características químicas del agua, pero solo en aquellas variables que diferencian las dolinas profundas en un sustrato dolomítico de las otras aguas. Este tercer factor del PCA-2 está correlacionado altamente con el tercer factor extraído del PCA-1 con un coeficiente de -0.83, porque ambos factores separan los mismos grupos de lagunas y especies. La correlación positiva más alta que observamos en este factor es con la profundidad, lo cual implica una correlación negativa con la temperatura de primavera.

Tabla 8. Coeficientes de correlación de los principales parámetros limnológicos y los factores de las tres principales componentes (F1, F2 y F3), de la matriz especies-lagunas para las muestras de primavera y otoño extraído del PCA-1; F2' y F3' extraídos del PCA-2, para las muestras de primavera.

	PCA-1			PCA-2	
	F1	F2	F3	F2'	F3'
Profundidad	-0.31	0.46	-0.24	-	0.57
Conductividad	-	-0.68	-	-0.50	-0.37
Temperatura	-		-	-	-0.42
pH	-	-0.39	-	-0.61	-
Eh	-	0.68	-	0.48	0.32
Alcalinidad	-0.28		-	-	-
Dureza	-	-0.59	0.24	-0.62	-0.39
Cl <sup>-</sup>	-	-0.71	-	-0.50	-0.37
SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	-	-0.73	-	-0.52	-0.42
Ca <sup>2+</sup>	-	-0.68	0.26	-0.55	-0.48
K <sup>+</sup>	-	-0.59	-	-0.47	-
Mg <sup>2+</sup>	-	-0.70	-	-0.54	-0.33
Na <sup>+</sup>	-	-0.67	-	-0.48	-0.34
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	-	-0.58	-	-0.45	-0.33
NO <sub>2</sub> <sup>-</sup>	-	-	0.43	-	-0.58
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	-0.26	-	-	-	-
P sol.	-	-0.36	-	-	-
P total	-	-0.49	-	-	-
Silicatos	-	-	0.29	-	-
Mn	-	-0.27	-	-	-
Bacterias aeróbicas	-	-0.24	0.27	-	-
Sólidos en suspensión	-	-0.60	-	-0.37	-0.37
Clorofila a	-	-0.31	-	-	-
DBO	-	-0.51	-	-	-0.39
Mg <sup>2+</sup> /Ca <sup>2+</sup>	-	-0.41	-	-	-
Na <sup>+</sup> /K <sup>+</sup>	-	-	0.20	-	-
(Mg <sup>2+</sup> +Ca <sup>2+</sup> )/(Na <sup>+</sup> +K <sup>+</sup> )	-	0.46	0.28	0.30	-
(SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> +Cl <sup>-</sup> )/Alk	-	-0.58	-	-0.40	-0.35

Solo se indican los coeficientes de correlación que son significativos ( $p < 0.05$ ).

### III. 2.2.2. ANOSTRÁCEOS

Los anostráceos son estenoicos, es decir, muy fieles a determinados tipos de ambientes, lo que les convierte en excelentes indicadores ecológicos. Generalmente se encuentran en charcas temporales con agua desde muy poco mineralizada hasta muy salada. (Alonso, 1996). Dado la escasez de estas especies relictas o confinadas a ambientes extremos es interesante ampliar la lista de lugares en los que se encuentran.

En este estudio se han encontrado 5 especies de anostráceos presentes en 12 lagunas (Tabla 9). De estas especies una sola *Chirocephalus diaphanus* está en aguas dulces mientras que las otras cuatro especies se encuentran en lagunas con aguas desde hiposalinas  $< 6 \text{ g l}^{-1}$  hasta hipersalinas.

La especie *Chirocephalus diaphanus* se encuentran en la laguna temporal de origen cárstico denominada La Seca (Cuenca), solo se encontró un ejemplar en las muestras, pero desde la barca se veían muchos ejemplares nadando. También se encontró en primavera de este mismo año en la Torca del Agua y en otros años en varias lagunas o pozas temporales de la provincia de Cuenca, en los Callejones de las Majadas, en dos lagunas temporales de Cañada del Hoyo, en el humedal de Arcas y en la Torquilla de Valdemeca (datos no publicados de la autora y/o de la directora de la tesis). Según Alonso (1996) se trata de la especie más frecuente en la Península Ibérica, donde se reparte sin ningún patrón concreto de distribución. Boix (2002) hizo una revisión bibliográfica sobre ésta y otras especies de anostráceos y notostráceos en el ámbito iberobaleár y dio una relación de los lugares donde se ha citado esta especie desde 1892-2000 y aporta nuevas localizaciones de la misma, no encontrándose en su lista ninguna de las lagunas citadas por nosotros, por lo que se trata de nuevas localizaciones para esta especie.

Sólo la especie *Branchinecta media* se ha encontrado en más de una laguna con presencia en ocho lagunas tanto en muestras de primavera como de otoño (Tabla 9). Esta especie era muy abundante en las lagunas de La Dehesilla y Sancho Gómez, mientras que en el resto de lagunas solo se encontró 1 ó 2 ejemplares. Por lo que hemos encontrado nosotros es la especie que mayor rango de tolerancia de salinidad soporta entre  $6 \text{ g l}^{-1}$  en la laguna de El Hito y  $60 \text{ g l}^{-1}$  en Alcahozo), aunque otros autores la han encontrado en un rango de salinidad algo mayor entre 5-78  $\text{g l}^{-1}$ , Martino (1988). En la Península Ibérica aparece en los Monegros, La Mancha y el bajo Guadalquivir. No es

muy frecuente. (Alonso, 1996). Esta especie ha sido encontrada en las lagunas de Valdelafuén, Pez, Rollico y Rebollón por Marín (1983); en las lagunas de El Salobral Saladar, Pueyo y Pito por Marín (1983) y por Martino (1988) y en las lagunas de Pez, Rollico, Playa, Rebollón, Salada Grande y Salada Chica de Alcañiz y Piñol por Alcorlo *et al.*, (1997). Hay que añadir a este listado las localizaciones encontradas por nosotros expuestas en la Tabla 9.

La especie *Branchinecta orientalis* se ha encontrado únicamente en la laguna de El Hito (Cuenca) en las muestras de primavera. A pesar de que en las muestras solo se recogió un ejemplar, en la laguna eran visibles muchos individuos. En la fecha de muestreo esta laguna presentaba una salinidad de  $6 \text{ g l}^{-1}$ , siendo sus aguas sulfatado cloruradas magnésicas. Esta laguna es el único enclave conocido en Europa Occidental para esta especie. Esta especie había sido citada anteriormente por Margalef (1947) y por Alonso (1985a) en esta laguna aunque había sido citada como *Branchinecta cervantesi* (Alonso, 1996).

La especie *Branchinella spinosa* se encontró en la laguna de Pétrola (Albacete) en primavera. Se encontró un único ejemplar (una hembra), pero en muestras recogidas simultáneamente para el estudio de los macroinvertebrados se encontró otro ejemplar macho, gracias a esto se pudo identificar esta especie correctamente. La laguna presentaba una salinidad de  $11 \text{ g l}^{-1}$ , el rango de salinidad de las lagunas salinas de Andalucía donde se encuentra, está entre  $13\text{-}52 \text{ g l}^{-1}$  (Martino, 1988). Durante el periodo de estudio la laguna presentaba vertidos urbanos procedente de Pétrola, ésta presenta una depuradora pero no tiene tratamiento terciario por lo que los vertidos llegan al lago cargados de nutrientes, esto puede plantear un serio problema para la conservación de esta especie. En la Península Ibérica aparece en todas las cuencas endorreicas donde hay aguas saladas, Monegros, La Mancha y bajo Guadalquivir (Alonso, 1996). En la zona de los Monegros, ha sido citada su presencia en dos lagunas, la laguna de Piñol (Brehm y Margalef, 1948) y la laguna del Camarón (Alcorlo, 1999); y también en lagunas endorreicas grandes como en la laguna de Gallocanta (Martino, 1988; Comín *et al.*, 1991) y en la laguna de Zarracatín (Alonso, 1978).

*Artemia salina* es la especie que mayor salinidad soporta encontrándose en aguas hipersalinas. Se ha encontrado en la laguna de Quero, durante el muestreo de primavera. Esta laguna se trata de una salina que actualmente se explota con uso comercial. *Artemia* es cosmopolita, su hábitat característico son las salinas (naturales o artificiales) de aguas permanentes muy saladas y limpias. En la Península Ibérica, además de en las

salinas naturales se encuentra en lagunas saladas por ejemplo en la Salada de Chiprana, en los Monegros (Alonso, 1985b; Martino, 1988; Vidondo *et al.*, 1993; Díaz *et al.*, 1998) en donde hay una población estable de *Artemia*.

En cuanto a la morfología de estas especies es la típica descrita por Alonso, 1996, sin embargo las poblaciones de la especie *Chirocephalus diaphanus* encontradas por nosotros presentan claras diferencias respecto a los ejemplares de las poblaciones encontradas en Italia por Cotarelli y Mura (1983, pág. 39), las hembras encontradas en Italia son menores y presentan sacos ovígeros que alcanzan hasta el quinto metámero abdominal mientras que las especies españolas tanto las encontradas por nosotros como las descritas por Alonso (1996) son mayores y sus sacos ovígeros alcanzan el antepenúltimo somito abdominal. Esta especie que se restringe a pequeños enclaves de aguas temporales es probable que se hubiera diferenciado genéticamente en las diferentes regiones geográficas, sin embargo estas diferencias de tamaño podrían también ser en parte debidas a variables ambientales, tales como la temperatura, o la estabilidad y permanencia de las masas de agua.

Tabla 9. Lagunas que presentan anostráceos. P: Muestras de primavera, O: Muestras de otoño y A: ambas muestras.

	16	25	26	29	31	32	33	36	37	38	40	45
	La Seca	Alcahozo Chico	El Hito	Manjavacas	Dehesilla	Sancho Gómez	Petrola	Altillo II	Albardiosa	Altillo I	Alcahozo	Quero
	P	O	P	P	O	A	P	P	P	P	A	P
<i>Chirocephalus diaphanus</i>	*											
<i>Branchinecta orientalis</i>			*									
<i>Branchinectella media</i>		*		*	*	*		*	*	*	*	
<i>Branchinella spinosa</i>							*					
<i>Artemia salina</i>												*

### III. 2.3. COPEÉPODOS

En este estudio se han encontrado un total de 32 especies de copépodos, de las cuales 24 pertenecen a ciclópodos, 6 a diatómidos y 2 a harpacticoides, en 42 de las lagunas estudiadas. En unas pocas lagunas no se encontraron copépodos, éstas fueron Alcahazo Chico, Altillo I y El Longar. En la Tabla 10 se muestra la abundancia relativa encontradas en los diferentes muestreos, la tabla presenta la misma ordenación que la presentada anteriormente para los cladóceros. En el Apéndice 1 se detallan todas las especies encontradas en las muestras de primavera y otoño.

También en el caso de los copépodos hay una significativa correlación negativa entre la riqueza de especies de este grupo y la conductividad (Fig. 14), aunque es mayor la correlación en las muestras de primavera que en las de otoño. Las lagunas permanentes dulces presentan una alta variabilidad, a pesar de esto son las que presentan un mayor número de especies, también se observa que la riqueza de especies de aguas subsalinas es menor comparándolas con aguas hiposalinas, del mismo modo que ocurría con los cladóceros.

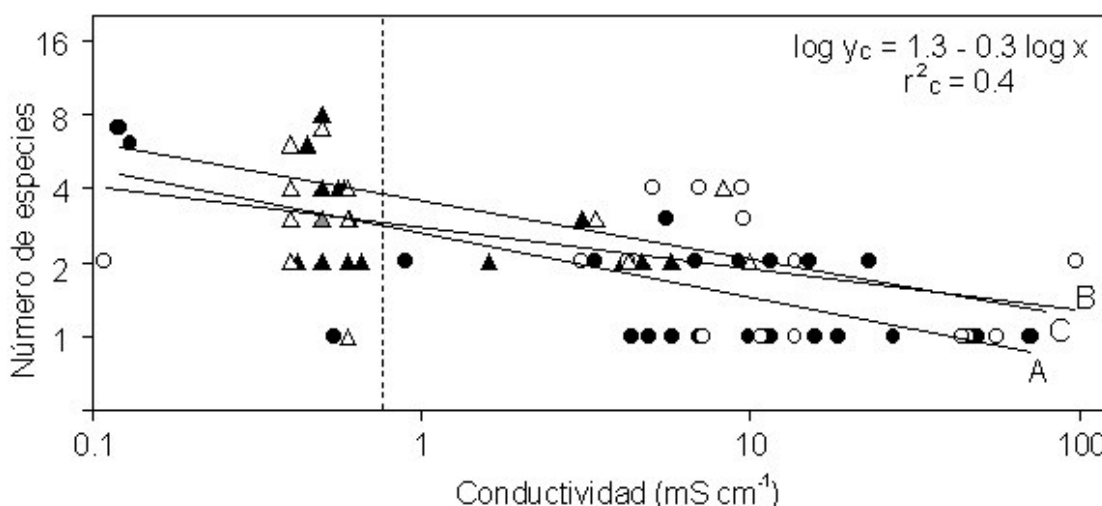


Figura 14. Las relaciones entre la riqueza de especies y la conductividad. Los triángulos indican aguas permanentes y los círculos aguas temporales. Los de color negro son las muestras de primavera y los blancos las de otoño. Las líneas de regresión: (A) primavera, (B) otoño y (C) ambas muestras (la ecuación de la recta de regresión dada pertenece a la línea C). La línea punteada separa las aguas dulces de las salinas según Hammer *et al.*, (1983).

La composición de especies está fuertemente relacionada con la salinidad (Tabla 10 y Apéndice 3 para datos de primavera y otoño por separado) aunque ciertas especies presentan un amplio grado de tolerancia a la salinidad, capaces de vivir desde aguas dulces hasta aguas hipersalinas como es *Megacyclops viridis* y también las especies *Diacyclops bicuspidatus* y *Cyclops abyssorum* presentan un amplio rango de tolerancia desde aguas dulces hasta mesosalinas. Estas especies se han clasificado por los caracteres clásicos de los libros de claves existentes citados en la metodología, podría ser que estas especies típicas de aguas dulces, aún conservando sus caracteres taxonómicos se hubieran diferenciado en variedades o ecotipos adaptados a mayores salinidades. Por otro lado, el calanoide *Arctodiaptomus salinus* es típico de aguas saladas, pero presenta una forma adaptada al agua dulce, que si bien conserva los caracteres taxonómicos definitorios de la especie, cuando vive en agua dulce como en el caso de la laguna de El Tobar, y también en Banyoles, Miracle (1976) es de menor tamaño y mucho menos pigmentado. Esta forma la hemos denominado forma cárstica. Sin embargo hay un grupo definido de especies que es claramente poco tolerante a la salinidad y que solo se ha encontrado en un rango de salinidad inferior a  $6 \text{ g l}^{-1}$ , éstas son *Tropocyclops prasinus*, *Eucyclops serrulatus*, *Paracyclops fimbriatus* y *Canthocamptus staphylinus*.

De la Tabla 10 y de los resultados obtenidos en los análisis de componentes principales (Fig. 15) se pueden establecer cinco grupos principales de especies: (I) Especies típicas de aguas dulces permanentes como son *T. prasinus*, *Eucyclops macruroides*, *E. macrurus* y *Macrocyclus distinctus*, (II) Especies tolerantes a la temporalidad y también a la salinidad encontrándose en un rango que va desde aguas dulces hasta aguas hiposalinas tanto en aguas permanentes como temporales por ejemplo *Acanthocyclops robustus* y *Canthocamptus staphylinus*, (IIIa) Especies pertenecientes a aguas temporales dulces como son *Mixodiaptomus ortizi* y *Hemidiaptomus roubaui lauterborni*, (IIIb) Especies pertenecientes a aguas temporales que toleran aguas subsalinas como son *Mixodiaptomus incrassatus* y *Acanthocyclops americanus* e incluso aguas hiposalinas como *Metacyclops minutus*, (IV) Especies tolerantes que soportan un rango de salinidad  $>6 \text{ g l}^{-1}$ , como son *Megacyclops viridis* y *Cyclops cf abyssorum* y (V) Especies típicas de aguas temporales y salinas como es *Arctodiaptomus salinus*.





Los resultados del Análisis de Componentes Principales (PCA-1) realizado con las muestras de primavera y de otoño se representan en la figura 15, mostrando la posición determinada por las dos primeras componentes principales de las lagunas (parte superior) y de las especies (parte inferior). La primera componente explica el 9 % del total de la varianza y está claramente asociada con la temporalidad de las aguas, al igual que en caso de los cladóceros, separa los grupos (IIIa y b) correspondiente a aguas temporales de poca salinidad. Los mayores valores respecto a este factor los presentan las lagunas temporales dulces (14 y 15), teniendo las muestras de primavera de estas lagunas un mayor valor que las de otoño, ya que en otoño una de ellas estaba seca y la otra tenía un nivel muy bajo de las aguas y su dureza era mayor. Solo la laguna 16 que debería pertenecer a este grupo no aparece aquí ya que solo se encontró una especie *Megacyclops viridis* que tiene un amplio rango de tolerancia a la salinidad y el análisis la ha incluido en otro grupo. El grupo (III) en la figura 13 a, se ha subdividido en el subgrupo III a que son las lagunas temporales dulces y el III b temporales y subsalinas (laguna 22). Las lagunas permanentes (grupos I y II) se encuentran en la parte opuesta de este eje. También se encuentran en esta parte las lagunas meso e hipersalinas (grupo V) con valores negativos muy cercanos al cero y las del grupo IV temporales hiposalinas  $> 6 \text{ gl}^{-1}$  con valores también muy cercanos al cero en la parte positiva. La segunda componente explica el 7 % del total de la varianza explicada, separa las lagunas con respecto a la salinidad, quedando las lagunas de aguas dulces en la parte positiva del eje frente a las de aguas saladas en la parte negativa. Los grupos de especies de la figura 15 se corresponden con esta tipificación de las lagunas y se les ha definido con la misma cifra en romanos. En la figura se aprecia como las especies más típicamente de aguas temporales más dulces tienen correlaciones positivas altas con la primera componente y las que son característicamente de aguas permanentes correlaciones altas negativas, quedando cerca del eje y con poca correlación las que son de aguas saladas que en su gran mayoría son temporales. Por otro lado las especies de aguas dulces presentan correlaciones positivas altas con el segundo eje y las tolerantes a la salinidad o características de aguas saladas se encuentran en la parte negativa del mismo.

Para reforzar nuestra interpretación de los análisis de los componentes principales, calculamos el coeficiente de correlación de Pearson entre los factores obtenidos de las muestras en los PCA y los principales parámetros limnológicos (Tabla 11). La primera

componente principal del PCA tiene una correlación significativa con la profundidad, alcalinidad y pH. Esto explica porque lagunas temporales (someras) y de aguas dulces y blandas (baja alcalinidad y pH) que enlazan especies del grupo III, están fuertemente correlacionadas con la componente 1. Las correlaciones encontradas con las variables disponibles fueron bajas, ya que factores como la temporalidad no han sido cuantificados. Las relaciones entre la salinidad y la segunda componente se pueden apreciar muy bien en la Tabla 11, se muestra una alta correlación negativa con todos los parámetros relativos a la salinidad y mineralización de las aguas ( $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ , Conductividad, Dureza, la relación sulfato+cloruro/alcalinidad). También muestra una alta correlación con los parámetros relacionados con el estado trófico de las lagunas (correlación negativa con el fósforo total, amoníaco, DBO y los sólidos en suspensión, y correlación positiva con el Eh). La tercera componente que no ha sido representada en los PCA, por explicar una porción muy pequeña de la varianza, solo presentaba una débil correlación con la relación entre cationes divalentes/monovalentes.

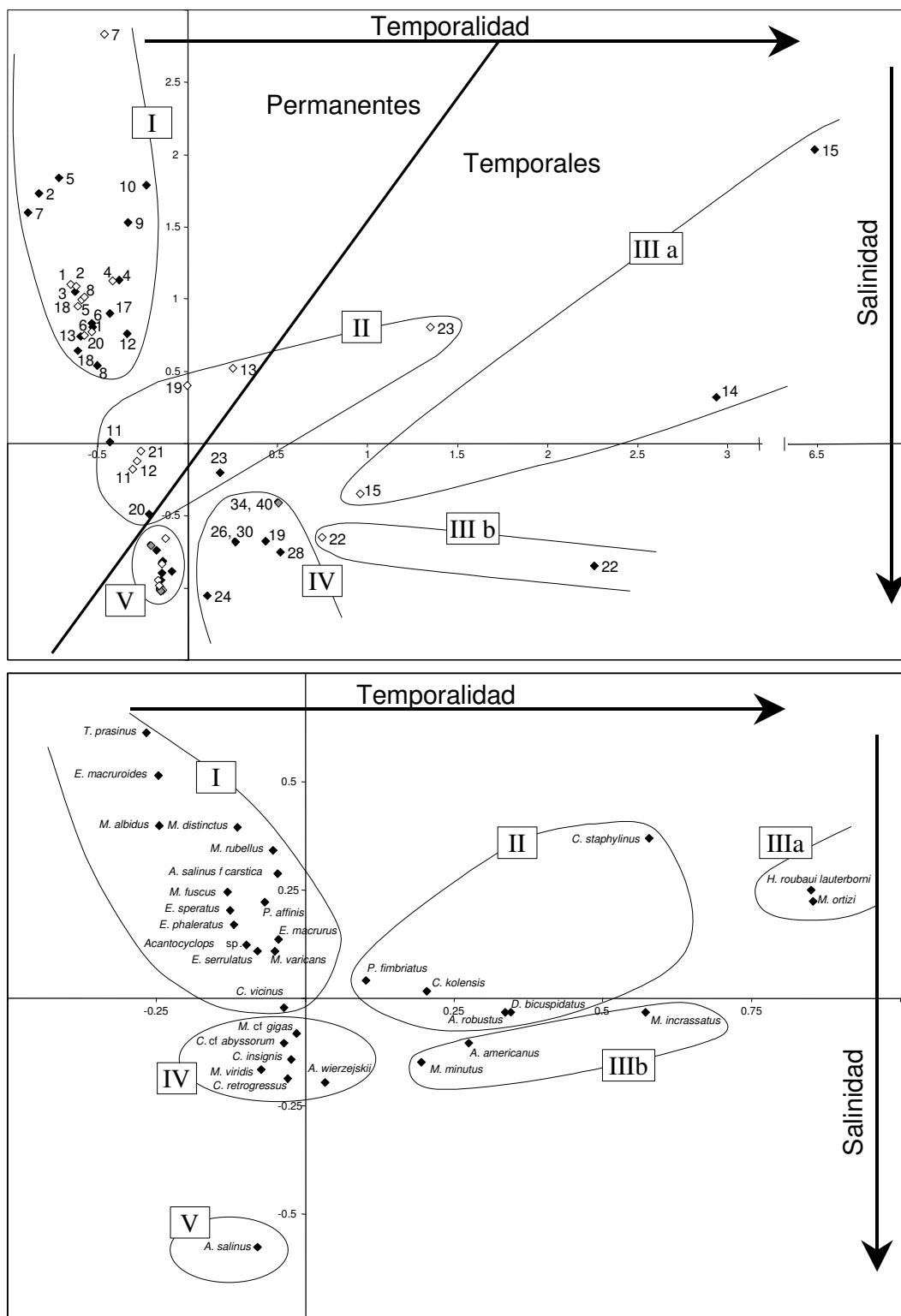


Figura 15. **Superior:** Posición relativa de cada laguna en primavera (♦) y en otoño (◊) en el plano determinado por la primera y segunda componente principal extraídas del PCA-1. La primera componente está relacionada con la temporalidad y la segunda con la salinidad. **Inferior:** Posición relativa de cada especie de copépodo en el plano determinado por la primera y segunda componente extraída del PCA-1. Las lagunas y las especies se han agrupado según los grupos (I a VI) descritos en el texto.

Tabla 11. Coeficientes de correlación de los principales parámetros limnológicos y los factores de las tres principales componentes (F1, F2 y F3), de la matriz especies-lagunas para las muestras de primavera y otoño extraído del PCA-1.

	PCA-1		
	F 1	F 2	F 3
Profundidad	-0.29*	0.64**	-
Conductividad	-	-0.45**	-
Temperatura	-	-	-
pH	-0.19	-0.35**	-
Eh	-	0.78**	-
Alcalinidad	-0.17	-	-
Dureza	-	-0.38**	-
Cl <sup>-</sup>	-	-0.33**	-
SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	-	-0.38**	-
Ca <sup>2+</sup>	-	-0.61**	-
K <sup>+</sup>	-	-0.29**	-
Mg <sup>2+</sup>	-	-0.37**	-
Na <sup>+</sup>	-	-0.29*	-
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	-	-0.34**	-
NO <sub>2</sub> <sup>-</sup>	-	-	-
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	-	-	-
P sol.	-	-0.31**	-
P total	-	-0.31**	-
Silicatos	-	-	-
Mn	-	-	-
Bacterias aeróbicas	-	-	-
Sólidos en suspensión	-	-	-
Clorofila-a	-	-	-
DBO	-	-0.33**	-
Mg <sup>2+</sup> /Ca <sup>2+</sup>	-	-0.32**	-
Na <sup>+</sup> /K <sup>+</sup>	-	-	-
(Mg <sup>2+</sup> + Ca <sup>2+</sup> )/(Na <sup>+</sup> +K <sup>+</sup> )	-	0.5**	-0.17
(SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> + Cl <sup>-</sup> )/Alk	-	-0.46**	-

Se indican solo los coeficientes de correlación que son significativos (\*\*p < 0.01;

\* p < 0.05), y tres valores más muy cercanos a la última significación.

### III. 2.4. ESTUDIO CONJUNTO DE LA COMUNIDAD DE CRUSTÁCEOS: COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD

En la mayoría de lagunas saladas (sub, hipo y mesosalinas), los cladóceros son el grupo de crustáceos dominante en primavera, mientras que los copépodos son dominantes en otoño, cuando las lagunas presentan unos niveles de agua más bajos (Tabla 12), sin embargo en las lagunas hipersalinas hay muy pocos cladóceros, encontramos que los copépodos son el grupo dominante siempre. Por otro lado, en las lagunas de agua dulce encontramos que los copépodos son el grupo dominante tanto en primavera como en otoño. Dado que la mayoría de estas lagunas son profundas, la composición del litoral es probable que esté influenciada por la invasión de especies pelágicas de ambos grupos, lo cual puede enmascarar los resultados.

Considerando todas las lagunas, en primavera encontramos 24 lagunas en las que los cladóceros presentan un porcentaje superior al resto de grupos mientras que en otoño solo encontramos 5 lagunas con un porcentaje más alto en este grupo. Los copépodos son el grupo dominante en 17 lagunas en primavera y en 21 lagunas en otoño. Y el grupo de los anostráceos se encontró en 12 de las lagunas, todas ellas temporales, siendo dominante en dos lagunas en primavera y en tres en otoño. Todas las lagunas en las que este grupo se encontró en mayor proporción son lagunas salinas.

En la Figura 16 se representan las frecuencias del número de especies presentes por laguna en primavera, otoño y en conjunto. Se ha agrupado las lagunas en clases en las que el número de especies por laguna va de cuatro en cuatro, siendo la última la de aquellas lagunas con más de 16 especies. Como frecuencia se ha representado el porcentaje de lagunas de cada clase. En esta figura se puede observar que la mayoría de lagunas presenta entre 5 y 8 especies tanto en primavera como en otoño y por tanto también en el conjunto de ambos datos. Los porcentajes correspondientes a las dos primeras clases (de 1 a 4 especies y de 5 a 8) en otoño son un poco más elevados que el resto puesto que los porcentajes correspondientes a mayores números de especies son menores. La menor riqueza de especies en otoño puede deberse a que muchas lagunas tenían un nivel más bajo de sus aguas en esta estación del año y una mayor salinidad. En primavera se encuentra un porcentaje de lagunas en la tercera clase es decir de 9-12 especies parecido al de la primera clase de manera que después del máximo de la segunda clase, las frecuencias van disminuyendo paulatinamente. En cambio en otoño

Tabla 12. Proporción de cladóceros, copépodos y anostráceos.

Lagunas	Primavera			Otoño		
	Cladó	Copé	Anost	Cladó	Copé	Anost
1 Somolinos	18,2	<b>81,8</b>	0	<b>63,4</b>	36,6	0
2 Marquesado	19,5	<b>80,5</b>	0	27,8	<b>72,2</b>	0
3 La Llana	10,6	<b>89,5</b>	0	*	*	*
4 Cardenillas	6,3	<b>93,7</b>	0	48,4	<b>51,6</b>	0
5 La Parra	<b>73,9</b>	26,1	0	23,1	<b>76,9</b>	0
6 El Tejo	44,1	<b>55,9</b>	0	48,1	<b>51,9</b>	0
7 La Cruz	<b>96,6</b>	3,4	0	<b>56,8</b>	43,2	0
8 Taravilla	<b>61,1</b>	38,9	0	42,3	<b>57,8</b>	0
9 El Tobar	<b>61,1</b>	39,0	0	38,3	<b>61,7</b>	0
10 Tobar Chico	41,3	<b>58,7</b>	0	*	*	*
11 Lag. del Tejo	<b>51,4</b>	48,6	0	9,0	<b>91,0</b>	0
12 Arquillo	<b>70,6</b>	29,4	0	0,8	<b>99,2</b>	0
13 Ojos de Villaverde	<b>64,9</b>	35,1	0	<b>70,5</b>	29,5	0
14 Beleña Chica	34,2	<b>65,9</b>	0	-	-	-
15 Beleña Grande	<b>59,6</b>	40,4	0	<b>91,4</b>	8,6	0
16 La Seca	2,7	<b>97,3</b>	0,01	-	-	-
17 Lag. Cardenillas	48	<b>52</b>	0	*	*	*
18 Alboraj	<b>59,1</b>	40,9	0	4,2	<b>95,8</b>	0
19 Villafranca Chica	<b>93,3</b>	1,7	0	3,4	<b>96,6</b>	0
20 Taray	<b>93,1</b>	6,9	0	21,6	<b>78,4</b>	0
21 Villafranca Grande	1,2	<b>98,8</b>	0	8,2	<b>91,8</b>	0
22 Posadilla	<b>97,7</b>	2,3	0	36,7	<b>63,3</b>	0
23 Cordovilla	14,3	<b>85,7</b>	0	3,3	<b>96,7</b>	0
24 El Retamar	<b>70,8</b>	29,2	0	50,0	50,0	0
25 Alcahozo Chico	-	-	-	<b>99,7</b>	0	0,33
26 El Hito	<b>96,8</b>	3,2	0,01	-	-	-
27 La Sal	<b>74,0</b>	26,0	0	4,0	<b>96,0</b>	0
28 Pedro Muñoz	<b>50,1</b>	50,0	0	0,1	<b>99,9</b>	0
29 Manjavacas	<b>66,0</b>	33,6	0,39	2,2	<b>97,8</b>	0
30 Navalafuente	<b>83,1</b>	16,9	0	-	-	-
31 Dehesilla	<b>99,4</b>	0,6	0	15,9	24,2	<b>59,9</b>
32 Sancho Gómez	<b>99,2</b>	0,6	0,16	19,9	29,7	<b>50,4</b>
33 Petrola	1,0	<b>99,0</b>	0,01	2,3	<b>97,7</b>	0
34 Inesperada	<b>96,1</b>	3,9	0	50,0	50,0	0
35 Las Yeguas	5,8	<b>94,2</b>	0	0	<b>100</b>	0
36 Altillo II	41,7	<b>58,3</b>	0,01	-	-	-
37 Albardiosa	1,0	<b>99,0</b>	0,01	-	-	-
38 Altillo I	0,1	0	<b>99,9</b>	-	-	-
39 Cno. Villafranca	<b>86,5</b>	13,5	0	0	<b>100</b>	0
40 Alcahozo	<b>92,7</b>	1,5	5,88	25,0	25,0	<b>50,0</b>
41 El Longar	<b>100</b>	0	0	0	0	0
42 Salicor	0,5	<b>99,5</b>	0	0	<b>100</b>	0
43 Tirez	0,5	<b>99,5</b>	0	0	0	0
44 Peñahueca	0	0	0	10,8	<b>89,3</b>	0
45 Quero	0	33,3	<b>66,7</b>	-	-	-
AGUA DULCE (< 0.5 gl <sup>-1</sup> )	44,75	<b>55,25</b>	0,01	<b>43,33</b>	56,68	0,00
AGUA SALINA (> 0.5 gl <sup>-1</sup> )	<b>52,56</b>	37,51	<b>6,18</b>	16,24	<b>67,37</b>	<b>7,30</b>

Los grupos dominantes se indican en negrilla. El promedio de lagunas de agua dulce y de agua salina se indica al final de la Tabla. (-) Lagunas secas en la fecha de muestreo; y (\*) datos no tomados.

hay un drástico descenso, después del máximo, teniendo un mínimo la clase intermedia de 9-12 especies. En el Apéndice 4 se detalla el número de especies de cada grupo y muestreo.

En la Figura 17 se muestra una significativa correlación negativa entre la riqueza de especies y la conductividad, como se describe en los trabajos de Hammer, 1986 y Metz & Forró, 1989. Pero en el rango de conductividades medias y altas las lagunas de agua dulce de similar conductividad presentan una alta variabilidad en el número de especies, y las lagunas subsalinas presentan una menor riqueza de especies comparadas con las lagunas hiposalinas, especialmente si estas son permanentes. La riqueza de especies es generalmente mayor en primavera que en otoño.

En la Figura 18 se observa que la mayoría de lagunas (44 %) presentan una diversidad entre 0.5 y 1.5 bits, siendo dentro de este rango mayor en primavera que en otoño. Sin embargo en otoño el porcentaje de lagunas que presenta una diversidad entre 1.5 y 2.5 bits es mayor que en primavera y muy similar al de las lagunas entre 0.5 y 1.5 bits, mientras que el porcentaje de lagunas con una diversidad superior a 2.5 bits es mayor en primavera que en otoño y el de  $< 0.5$  bits es mayor en otoño. Como en las frecuencias del número de especies de la figura 16 había un drástico decrecimiento en otoño después del máximo de 5 a 8 especies, es de suponer que la diversidad intermedia de 1.5 a 2.5 bits tiene un componente importante de equitatividad, que en otoño es mayor debido a que no se producen rápidos crecimientos de algunas poblaciones como en primavera. En la Figura 19 se muestra una significativa correlación positiva entre la equitatividad y la diversidad. Sin embargo hay algunas lagunas con equitatividades más altas de lo que corresponde a su diversidad. Esto se observa sobre todo en las lagunas temporales con una conductividad muy alta que presentan las máximas equitatividades alrededor de 0.9 y en cambio tienen diversidades no muy altas. La mayoría de las lagunas presenta una equitatividad superior a 0.5 lo cual nos indica que la diversidad calculada para la comunidad zooplanctónica del litoral se aproxima bastante a la diversidad máxima esperada de acuerdo con el mínimo de especies encontradas. Las lagunas dulces presentan una equitatividad media algo mayor que las saladas, el conjunto de lagunas permanentes presentan la misma equitatividad media que las dulces y el conjunto de las lagunas temporales presentan una equitatividad igual que las saladas. (Tabla del Apéndice 5).

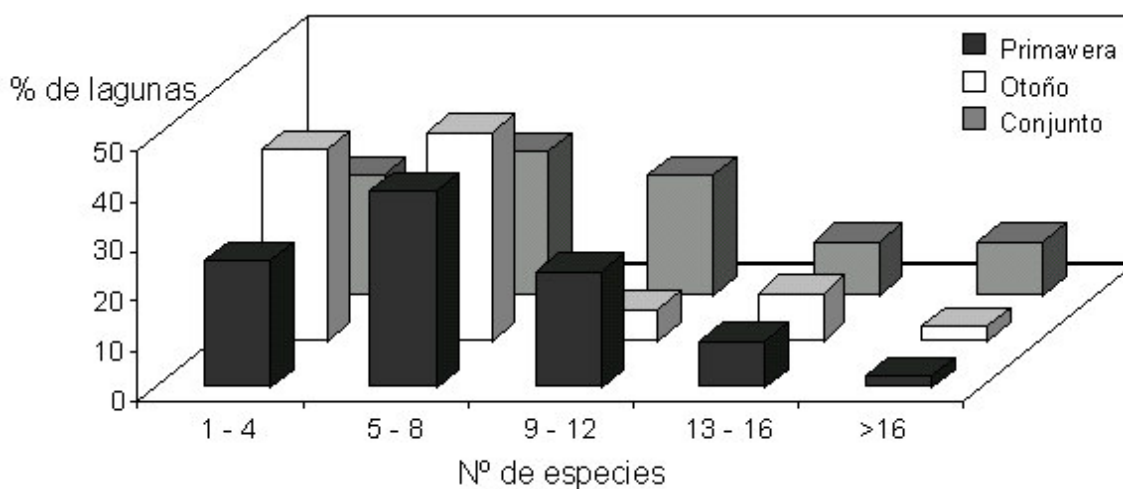


Figura 16. Porcentaje de lagunas según el número de especies que presentan cada una de ellas.

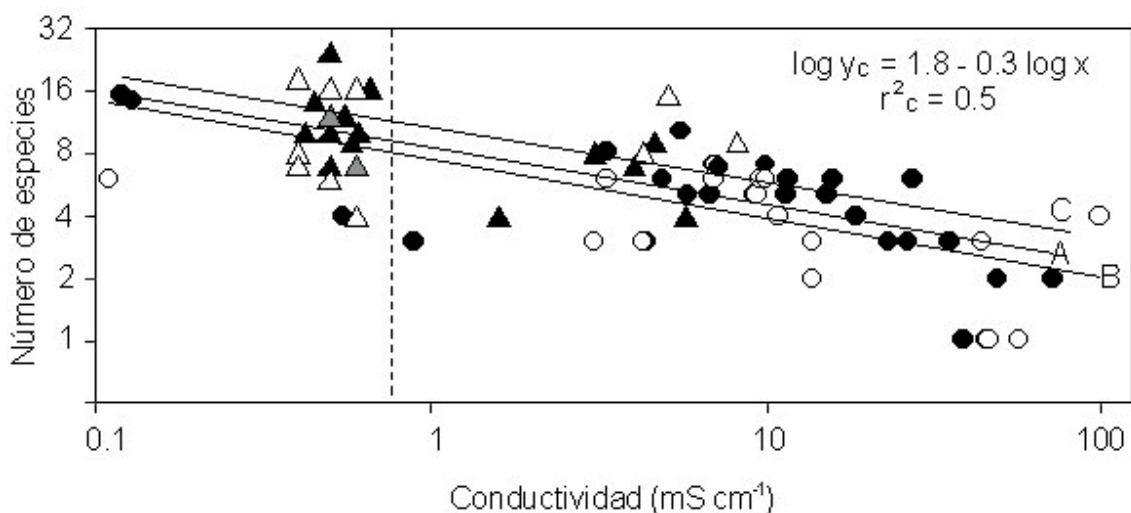


Figura 17. La relación entre la riqueza de especies y la conductividad. Los triángulos indican aguas permanentes y los círculos aguas temporales. El color negro indica las muestras de primavera, el blanco las de otoño y el gris que coincide el mismo valor para primavera que para otoño. La recta de regresión, (A) primavera, (B) otoño y (C) todos los datos conjuntos (la ecuación dada es de la recta C). La línea discontinua indica la separación entre aguas dulces y salinas según Hammer *et al.* (1983).



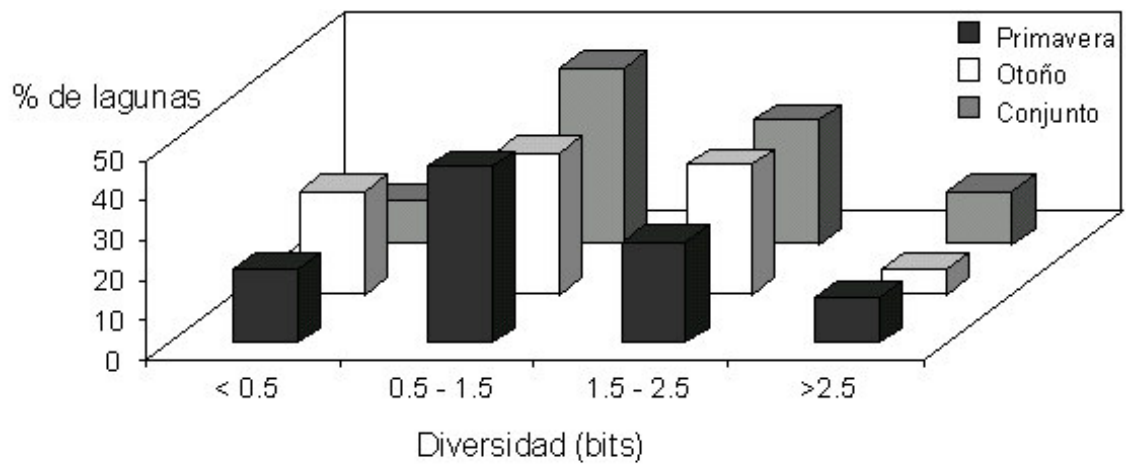


Figura 18. Porcentaje de lagunas que presentan el rango de diversidad indicado en el eje horizontal.

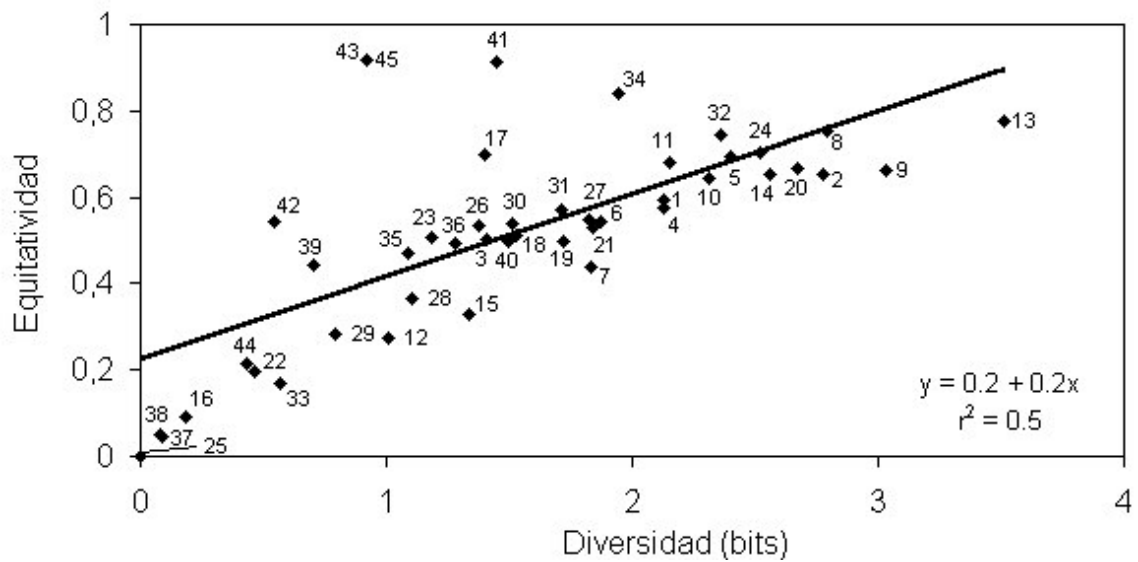


Figura 19. Representa la equitatividad frente a la diversidad. Los números indican la correspondencia con las lagunas.

En las figuras 20a y 20b se observa una significativa correlación negativa entre la diversidad y la conductividad, siendo mayor la correlación para las muestras de primavera que para las de otoño. En la figura 20b se representa la correlación con las muestras de primavera y otoño sumadas, dieciséis de las lagunas estudiadas presentan una diversidad mayor en el conjunto de los datos que las muestras de primavera y otoño por separado como sería de esperar, sin embargo ocho lagunas presentan su mayor diversidad en las muestras de primavera y tres presentan una mayor diversidad en otoño probablemente debido a modificaciones en la equitabilidad al sumarlas. El resto de lagunas mantenían la misma diversidad porque o estaban secas o no tenían organismos en alguno de los dos muestreos. La relación de la conductividad con la diversidad es menos significativa que la obtenida con el número de especies (Fig. 17).

La mayoría de lagunas que presentan una mayor riqueza de especies también presentan una mayor diversidad para la misma época, sin embargo encontramos lagunas que presentan una mayor riqueza de especies en primavera y una mayor diversidad en otoño y viceversa del mismo modo que hay lagunas que con la misma riqueza de especies en ambos muestreos, unas presentan mayor diversidad en primavera y otras en otoño.

Se calculó un índice de originalidad sacado del comúnmente usado en la vegetación terrestre para determinar el aislamiento y especificidad de estas lagunas, prácticamente todas ellas sin relación con cauces superficiales y sin conexión entre ellas.

En el tabla del Apéndice 5 se indica el índice de originalidad floral calculado para las muestras de primavera y otoño por separado, en primavera encontramos la mayor originalidad en dos lagunas Lagunillo de Cardenillas y Quero, con un IFO de 0.5, en la primera hallamos dos especies de copépodos *Microcyclops varicans* y *Paracyclops affinis* que solo se encuentran en esta laguna y en la segunda laguna tenemos el anostráceo *Artemia salina* que solo aparece en esta laguna. En otoño encontramos un IFO de 0.6 en la laguna de Beleña grande, en ella hay tres especies exclusivas, dos cladóceros *Sida crystallina* y *Ceriodaphnia quadrangula* y un copépodo *Cyclops kolensis*, y con un IFO de 0.5 encontramos otras tres lagunas, en la laguna de Arquillo se encuentra el copépodo *Cyclops vicinus*, en la laguna de la Posadilla el copépodo *Mixodiaptomus incrassatus* y en la laguna de Pedro Muñoz el copépodo *Megacyclops gigas* y *Arctodiaptomus wierzejskii*.

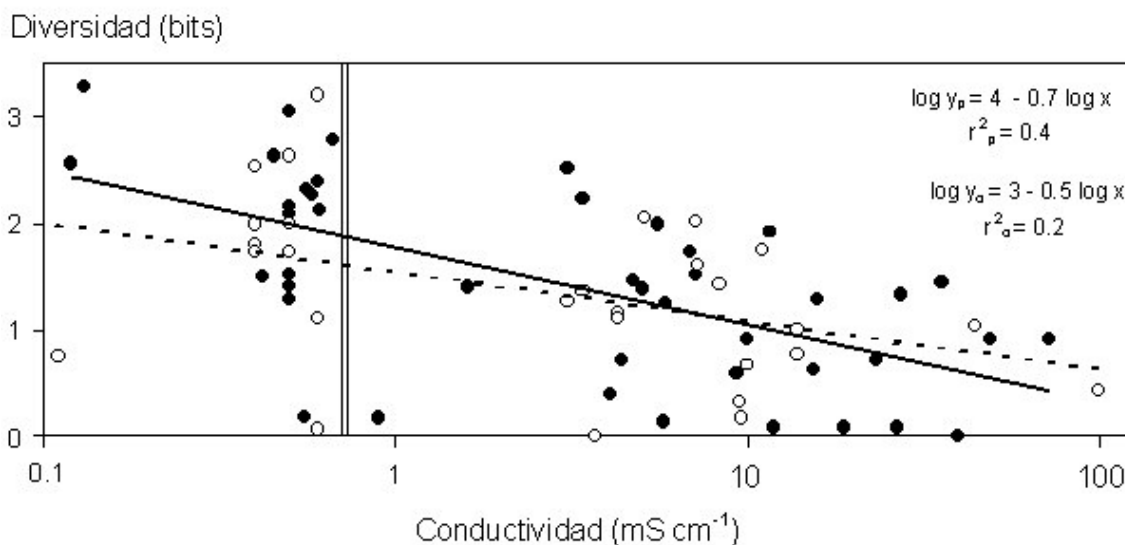


Figura 20.a. Relación entre la diversidad de las especies de crustáceos y la conductividad. Los puntos negros representan las muestras de primavera y los blancos las muestras de otoño. La recta de regresión en línea continua que corresponde a la situada en la parte de arriba a la izquierda es la de primavera y la línea discontinua que corresponde a la ecuación situada debajo de la anterior es la de otoño. La doble línea continua separa las aguas dulces de las salinas según Hammer *et al.* (1983).

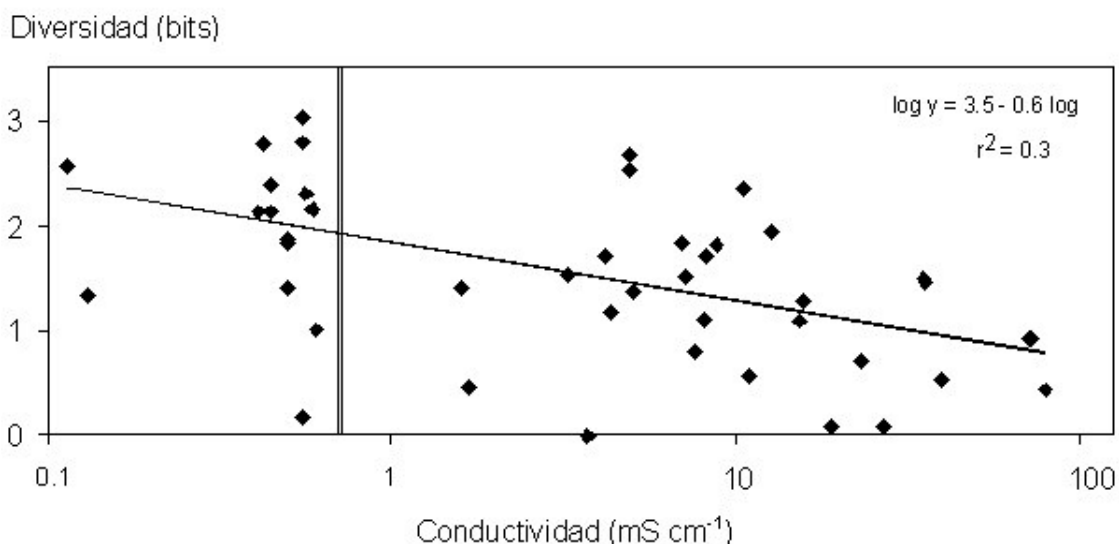


Figura 20.b. Relación entre la diversidad de crustáceos del total de los datos por laguna, juntando los muestreos de primavera y otoño y la conductividad.

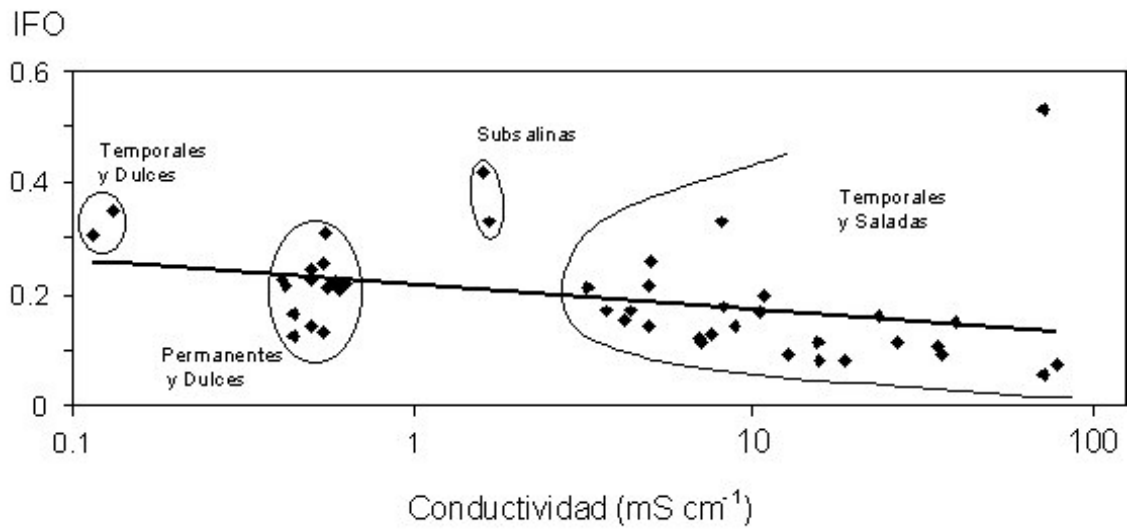


Figura 21. El índice de originalidad floral (IFO) frente a la conductividad.

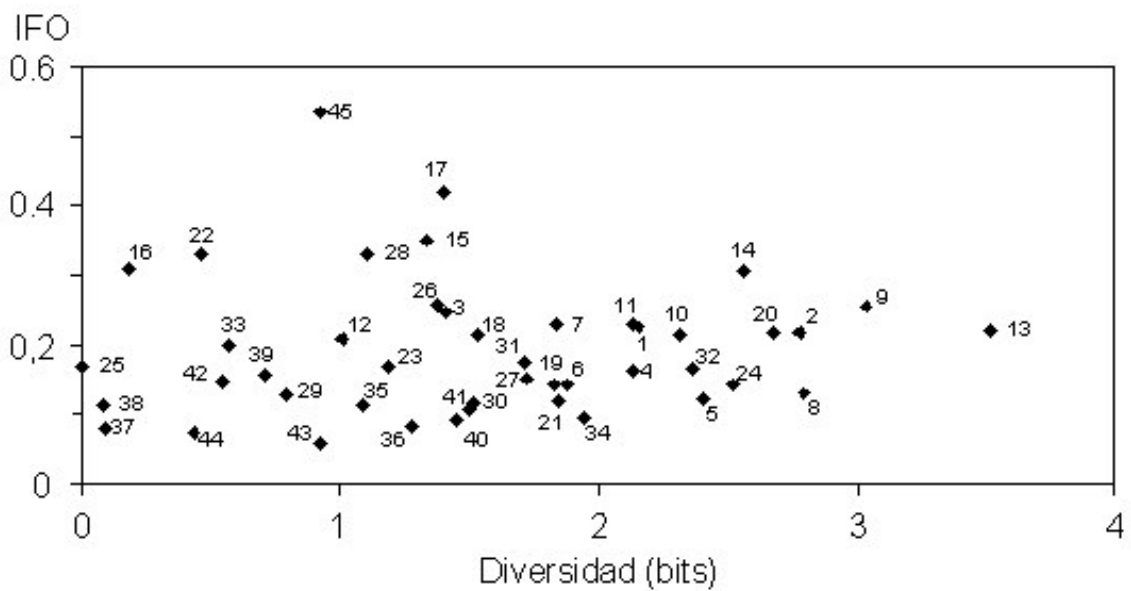


Figura 22. El índice de originalidad floral (IFO) frente a la diversidad.

En la figura 21 observamos que la laguna que presenta mayor originalidad es la laguna de Quero, la de mayor salinidad, ya que es en la única laguna en la que se encuentra la especie *Artemia salina* y no tiene prácticamente otras especies debido a la alta salinidad. Exceptuando esta laguna encontramos que las lagunas de aguas subsalinas tienen especies menos frecuentes que las que se encuentran en aguas dulces o en aguas salinas. Dentro de las lagunas de aguas dulces se encuentran especies más raras en las lagunas temporales que en las permanentes. Las lagunas salinas presentan en general un índice de originalidad bajo, ya que aunque tengamos un rango de salinidad amplio las especies que en ellas se encuentran son un grupo particular y reducido de especies que toleran la salinidad y que en general es el mismo para todas ellas.

En la figura 22 se muestra el IFO frente a la diversidad, se observa claramente que no hay ninguna correlación entre estos dos factores, podemos ver que las lagunas que tienen una mayor diversidad no son las que presentan especies menos frecuentes y las que presentan especies raras tienen una diversidad baja, porque corresponden a ambientes extremos, con pocas especies adaptadas a ellos.

Para estudiar el conjunto de las muestras de crustáceos, hemos realizado una ordenación de las comunidades, basada en el estudio de las afinidades entre todas las especies tomadas dos a dos, siguiendo el modelo de Fager y MacGowan, 1963 (ver métodos). El análisis se basó en presencias y ausencias y no en la abundancia de las distintas especies como en los apartados anteriores. Hay especies que presentan un alto grado de asociación dentro de pequeños grupos que se pueden considerar especies características de asociaciones que se corresponden con los tipos de laguna, por otro lado hay otras especies que, en general son más eurioicas, y acompañan a varios de los grupos anteriores. En la Tabla 13 se muestran los coeficientes de afinidad entre las especies que presentaban una afinidad superior a 0.5, en esta tabla se puede apreciar que hay varias asociaciones de especies. A partir de estos coeficientes de afinidad hemos encontrado cinco asociaciones de especies diferentes (Tabla 14): Asociación (I): especies características de lagunas cársticas; asociación (II): especies características de lagunas cársticas que tienen flujo de agua; asociación (IIb): subgrupo cárstico; asociación (III): especies características de lagunas temporales de aguas dulces; asociación (IV): especies características de lagunas permanentes hiposalinas de salinidad  $< 6 \text{ g l}^{-1}$  y asociación (V): especies características de lagunas temporales salinas.



Tabla 14. Comunidades de crustáceos a partir de los coeficientes de afinidad de la Tabla 13. Se registran las especies con afinidades > 0.5, a la izquierda las características de cada tipo de lagunas y a la derecha las que muestran preferencia por las asociaciones indicadas por la línea vertical pero son comunes a varias asociaciones.

Asociaciones de especies	Especies características de las asociaciones	Especies comunes a varias asociaciones
I: Lagunas cársticas sin flujo de agua (16)	<i>Pleuroxus truncatus</i> (22) <i>Eucyclops macruroides</i> (18) <i>Macrocyclus albidus</i> (22)	
II: Lagunas cársticas con flujo de agua (13)	<i>Alonella excisa</i> (9) <i>Ceriodaphnia pulchella</i> (9) <i>Daphnia pulicaria</i> (4) <i>Pleuroxus laevis</i> (9) <i>Lathonura rectirostris</i> (4)  <i>Eucyclops serrulatus</i> (18) <i>Macrocyclus fuscus</i> (4)	<i>Acroperus neglectus</i> (24) <i>Alona guttata</i> (22) <i>Alona affinis</i> (24) <i>Alonella exigua</i> (11) <i>Chydorus sphaericus</i> (29) <i>Daphnia gr longispina</i> (27) <i>Diaphanosoma brachyura</i> (16) <i>Simocephalus vetulus</i> (42)
IIb: Pequeño subgrupo cárstico (4)	<i>Macrotrix laticornis</i> (4) <i>Bosmina longirostris</i> (7)  <i>Arctodiaptomus salinus</i> f cárstica (4) <i>Macrocyclus distinctus</i> (9) <i>Cyclops vicinus</i> (4)	<i>Tropocyclops prasinus</i> (31) <i>Canthocamptus staphylinus</i> (22)
III: Lagunas de aguas dulces temporales endorreicas (4)	<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (4) <i>Ephemeroporus phintonicus</i> (4) <i>Leydigia acanthocercoides</i> (4) <i>Moina micrura</i> (4)  <i>Mixodiaptomus ortizi</i> (4) <i>Mixodiaptomus incrassatus</i> (7) <i>Hemidiaptomus roubauui lauterborni</i> (4)	<i>Scapholeberis rammneri</i> (9) <i>Daphnia curvirostris</i> (7)  <i>Diacyclops bicuspidatus</i> (13) <i>Cyclops kolensis</i> (7)
IV: Lagunas permanentes hiposalinas (9)	<i>Diaphanosoma mongolianum</i> (7) <i>Ceriodaphnia reticulata</i> (16) <i>Oxyurella tenuicaudis</i> (9)	<i>Alona rectangula</i> (24) <i>Pleuroxus aduncus</i> (13)

Tabla 14. (continuación)

Asociaciones de especies	Especies características de las asociaciones	Especies comunes a varias asociaciones
V: Lagunas temporales salinas (53)	<i>Alona salina</i> (44) <i>Branchinectella media</i> (18) <i>Dunhevedia crassa</i> (27) <i>Moina brachiata</i> (20) <i>Macrothrix hirsuticornis</i> (20)  <i>Arctodiaptomus salinus</i> (33) <i>Cletocamptus retrogressus</i> (9) <i>Cyclops insignis</i> (4)	<i>Daphnia magna</i> (38) <i>Simocephalus exspinosus</i> (13)

El número entre paréntesis indica el porcentaje de lagunas de cada tipo y el situado a continuación del nombre de la especie el porcentaje de lagunas en las que se ha encontrado esa especie.

Para corroborar las asociaciones que hemos encontrado con los coeficientes de afinidad, hemos realizado un análisis de agrupamiento jerárquico con el coeficiente de similitud de Sokal y Sneath-5 (ver métodos) y ha sido representado en forma de dendrograma (Fig. 23). En este se pueden apreciar las mismas asociaciones nombradas anteriormente. En el dendrograma aparecen todas las especies encontradas en las lagunas a excepción de *Artemia salina*, *Chirocephalus diaphanus*, *Acanthocyclops sp.* y *Eucyclops macrurus*, dado que no mostraban en el dendrograma afinidad con ninguna otra especie. El dendrograma separa dos grandes grupos que corresponden con las especies de aguas dulces por un lado y las de aguas saladas por otro, dentro de las aguas dulces separa claramente las especies que pertenecen a lagunas de aguas permanentes (asociaciones I, Ib, II y IIb) de las especies que pertenecen a lagunas de aguas temporales (asociación III), las especies que acompañan a varias asociaciones se sitúan en posiciones intermedias en el dendrograma y presentan una menor similitud. En el grupo de especies características de aguas salinas también encontramos las especies de las asociaciones IV y V y especies más eurioicas con una similitud menor que las de las asociaciones.

Con el mismo análisis de agrupamiento jerárquico realizamos también un dendrograma con las lagunas (Fig. 24), éste nos separa las lagunas de aguas dulces y de



baja salinidad por un lado y por otro tenemos las lagunas salinas, dentro de las dulces también nos separa claramente las lagunas de las Beleñas (lagunas temporales de aguas dulces) del resto y las hiposalinas permanentes.

Para completar el estudio conjunto de todas las muestras realizamos un análisis de correspondencia (DCA), sacamos del análisis los anostráceos ya que su presencia es muy escasa y alteraba la interpretación de los resultados. En la figura 25 se muestran los resultados obtenidos para este análisis. El primer factor explica el 19.2 % del total de la varianza y está relacionado con la salinidad, quedando las especies características de aguas dulces en el extremo negativo del eje horizontal y las especies características de aguas muy salinas en el extremo positivo de este eje; el segundo factor explica el 6.2 % del total de la varianza y está relacionado con la temporalidad quedando las especies típicas de lagunas temporales en la parte más negativa del eje vertical y en la parte opuesta del eje se sitúan las especies características de lagunas permanentes. En la figura 25 se han agrupado las especies y las lagunas características de cada una de las asociaciones nombradas anteriormente en la Tabla 14.

En la representación de las lagunas en los ejes obtenidos con el DCA (Fig. 25) se observa claramente también la relación del primer eje con la salinidad, separando incluso las lagunas saladas temporales del grupo V en dos zonas con el grupo de lagunas más saladas en la parte más positiva del eje y un grupo de lagunas subsalinas e hiposalinas de poca salinidad en posición más intermedia. Por otra parte, las lagunas dulces quedan cerca del origen de coordenadas y tanto en estos análisis como en el análisis de agrupamiento jerárquico se separa también un subgrupo (Ib) de lagunas cársticas de pequeñas dimensiones a las que se adiciona una laguna temporal también del mismo origen. Esta laguna temporal en terreno calizo es muy diferente de las del grupo III (Beleñas) que son temporales endorreicas en terrenos más bien silíceos. Sin embargo en la figura de las especies es difícil separar dicho subgrupo Ib, ya que las especies correspondientes a las lagunas cársticas quedan en su mayoría sin diferenciar porque hay un gran número de especies comunes a todas ellas como se observa en la Tabla 14. El segundo eje también separa las lagunas subsalinas e hiposalinas permanentes (grupo IV) en la parte más positiva y las temporales dulces endorreicas cerca del origen (grupo III).

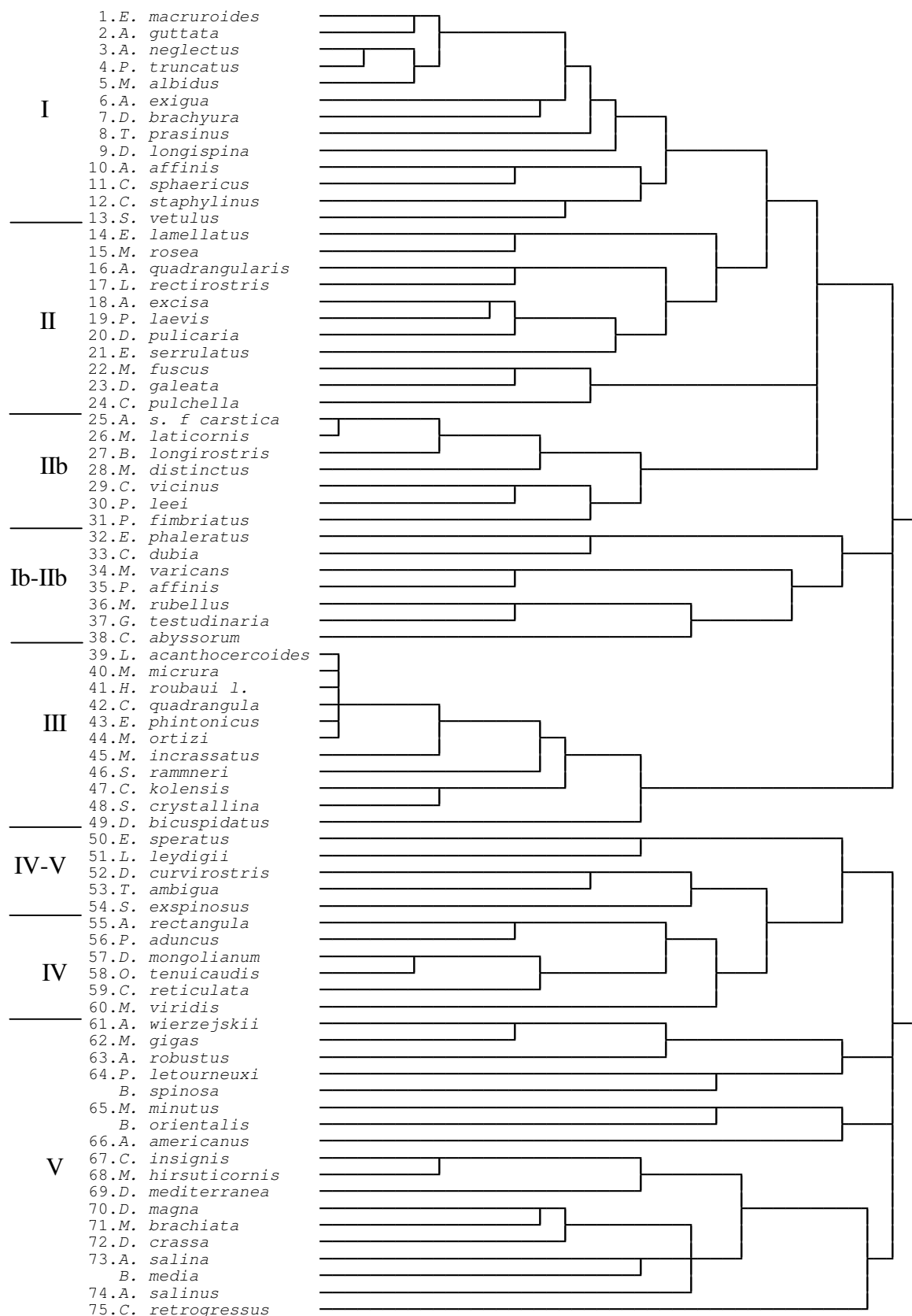


Figura 23. Dendrograma de las especies de crustáceos. Se muestran las mismas asociaciones de especies de la Tabla 14. (Las especies de anostráceos no llevan número. *Eucyclops macrurus* n° 76, *Acanthocyclops* sp. n° 77, *Chirocephalus diaphanus* y *Artemia salina* no presentan ninguna afinidad con las demás y no se representan)

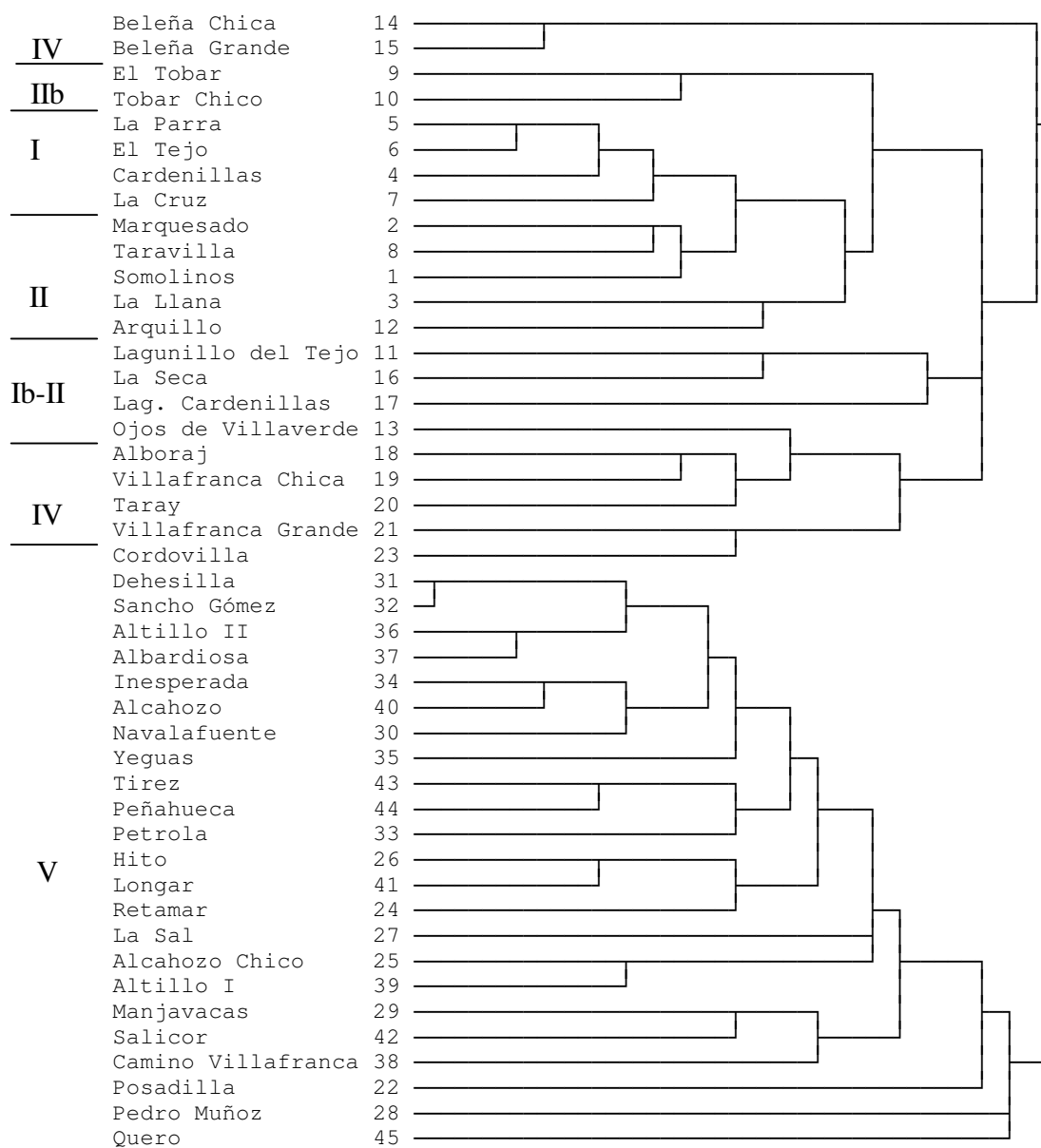


Figura 24. Dendrograma de las lagunas. Se muestran las mismas asociaciones que en la Tabla 14.



Figura 25. **Superior:** Posición relativa de las especies en el plano determinado por el primer y segundo factor extraídos del DCA, los números corresponden a las especies indicadas en la fig. 23. **Inferior:** Posición relativa de las lagunas en el plano determinado por el primer y segundo factor extraído del DCA, los números corresponden a las lagunas indicadas en la fig. 24. Se indican las mismas asociaciones de la Tabla 14.

### III. 3. DISCUSIÓN

Este estudio incluye un amplio rango de lagunas dentro de un área geográfica, de las cuales conocemos su origen y las características químicas de sus aguas. Se ha incluido en el estudio la gran mayoría de lagunas de la zona tanto si son de agua dulce como si son salinas, se han querido considerar todos los tipos de lagunas para aclarar la posible existencia de especies ubícuas, y determinar su incidencia en el gradiente de salinidad. Esto puede inferirse de los resultados del análisis de correlación entre los factores obtenidos de los PCA derivados de la distribución de las especies (“factor scores”) y las variables químicas relacionadas con la mineralización.

Encontramos que en los cladóceros y los copépodos como en muchos otros grupos de invertebrados (Williams *et al.*, 1990) varios taxones tienen una amplia tolerancia a la salinidad, especialmente en los rangos intermedios de salinidad, implicando que otros factores además de la salinidad son los que pueden estar determinando su distribución. Además y principalmente dentro de los copépodos existen algunas especies que se hallan distribuidas en un amplio rango de salinidad, desde lagunas de aguas dulces hasta lagunas hipersaladas, aunque son pocas las especies que soportan salinidades muy elevadas, lo mismo han encontrado otros autores (Gauthier, 1928; Hartland-Rowe, 1966; Williams, 1981; Williams *et al.*, 1990; Alonso, 1998) en trabajos que comprenden amplias regiones de diferentes países. En lo referente a los anostráceos siempre se encuentran relacionados con aguas temporales ya sean dulces o saladas. Nuestros resultados están de acuerdo con los encontrados por Williams *et al.* (1990) y Alonso (1990) en lo concerniente a las relaciones entre el número de especies y la salinidad. El modelo general de decrecimiento de la riqueza de especies con la salinidad es verdad para un rango completo de salinidad, pero llega a ser no significativo para rangos intermedios de salinidad (Fig. 10, 14 y 17). Parece haber dos tipos principales de ambientes, con una discontinuidad entre agua dulce y salina, estando al final de ambos grupos unos ambientes pobres en especies así, por ejemplo en los ambientes subsalinos el número de especies es menor que el esperado. Además, en un rango relativamente estrecho de conductividad sobre los  $500 \mu\text{Scm}^{-1}$ , encontramos una alta variabilidad en el número de especies (entre 5 y 17 especies para los cladóceros y entre 1 y 8 especies para los copépodos). Esta variabilidad puede estar relacionada con otros factores, tales como el tamaño de las lagunas (Fryer, 1985; Crosetti & Margaritora, 1987; Dodson,

1991, 1992; Armengol y Miracle, 1999), el desarrollo de los macrófitos (Sandilands & Hann, 1997; Rocha *et al.*, 2002), la heterogeneidad de las orillas (Sakuma & Hanazato, 2002), la calidad de las aguas (Yusoff *et al.*, 2002) o la abundancia de depredadores (Rahkola-Sorsa, *et al.*, 2002).

En general la riqueza de especies y la diversidad fue mayor en las lagunas permanentes que en las temporales y también es mayor en las lagunas de agua dulce que en las de agua salada. Teniendo en cuenta las lagunas que tenían agua en ambos muestreos la riqueza de especies es superior en las muestras de primavera que en las de otoño, en la mayoría de las lagunas a una mayor riqueza de especies le corresponde una mayor diversidad, pero no siempre es así. La riqueza y composición de especies difiere de los diferentes tipos de hábitats de las lagunas (Simovich, 1998) y algunos de estos hábitats variaban entre las muestras de primavera y las de otoño debido principalmente a la estacionalidad, muy influidas por el régimen hídrico.

A pesar de que muchas especies ubícuas y eurioicas son tolerantes a bajos niveles de salinidad y temporalidad o a fluctuaciones en el nivel de las aguas, hay una clara asociación de especies que es indicadora de aguas de salinidad intermedia y otras que son características de diferentes tipos específicos de aguas dulces. Con nuestros datos, en el caso de los cladóceros se han podido definir cinco asociaciones o grupos descritos en los resultados. Solo las especies *Alona affinis*, *Chydorus sphaericus*, y *Simocephalus vetulus* son realmente ubícuas. El resto de especies están claramente distribuidas en alguno de los cinco grupos y aunque con frecuencia alguna de las especies se encuentra en diferentes ambientes, se observa una clara preferencia por uno de ellos. Es conocido que especies congénicas habitan diferentes tipos de ambientes, y rara vez se encuentran juntas funcionando en diferentes ecosistemas como especies vicarias (Margalef, 1995). Esto se hace obvio observando las posiciones de las especies congénicas en los PCAs (Fig. 11-13). Estas especies congénicas quedan separadas en el espacio definido por los ejes extraídos con el PCA que se pueden relacionar con el gradiente de salinidad y con la variación de otras características como son la temporalidad, la fluctuación de las aguas, el desarrollo del litoral y la cobertura de macrófitos. Esto es muy aparente en las especies del género *Alona*, *Pleuroxus*, *Leydigia*, *Macrotrix*, *Ceriodaphnia*, *Moina*, *Diaphanosoma* y *Daphnia* (Tabla 7 y Figs. 11-13).

En el caso de los copépodos se han encontrado también cinco asociaciones o grupos correspondientes a los cinco tipos de ambientes descritos en los resultados. Según los resultados obtenidos en la Tabla 10 y en la figura 15, las especies que hemos encontrado realmente ubícuas son *Megacyclops viridis*, *Diacyclops bicuspidatus*, *Metacyclops minutus* y *Cyclops* cf. *abyssorum*. *M. viridis* y *D. bicuspidatus* son las especies que presentan los rangos de salinidad más amplios. Alonso (1998) presenta también estas especies como eurioicas. *M. viridis* aparece tanto en el litoral de aguas temporales como permanentes, es una especie eurihalina que tolera desde aguas muy poco mineralizadas hasta aguas de contenido salino alto de cuencas endorreicas, *D. bicuspidatus* tiene preferencia por aguas temporales, y también es eurihalina apareciendo en aguas dulces y saladas. Quedan también con nuestros datos comprobado que la forma *odessanus* es más halófila que la forma típica tal como ya fue observado por Margalef (1949) que la considera como una forma neoténica por tener menos segmentos en la antena. *M. minutus* y *C. cf. abyssorum* aparecen en aguas temporales y permanentes, pero de salinidad intermedia, no tolerando salinidades muy altas. Dussart (1969) y Alonso (1998) citan a *M. minutus* como una especie de aguas temporales. *C. cf. abyssorum* pertenece a un género de difícil determinación, ya que presenta una alta variabilidad, en este estudio, además de encontrar la forma típica de *C. abyssorum* en los lagos de agua dulce, hemos encontrado esta especie en lagunas temporales con salinidad media-alta y al tener una ecología tan diferente la hemos denominado *C. cf. abyssorum*. El resto de especies de copépodos quedan claramente distribuidas en alguno de los cinco grupos obtenidos explicados en los resultados. También aquí hemos encontrado especies congénéricas que se adaptan a ambientes muy diferentes y son las que pertenecen a los géneros *Mixodiaptomus*, *Paracyclops*, *Arctodiaptomus*, *Cyclops* y *Acanthocyclops* (Tabla 10 y Fig. 15).

En los cladóceros los PCAs separan claramente tres tipos diferentes de ambientes en las lagunas de aguas dulces, revelando que factores tales como la temporalidad y el estar sometidas a un flujo importante de aguas en primavera, son importantes para explicar los patrones de distribución, al igual que el desarrollo de la zona litoral. Por otro lado, las lagunas salinas que tienen de 6 a 100 g l<sup>-1</sup> de sales forman todas un grupo compacto y las lagunas hiposalinas permanentes también. Con los mismos datos de cladóceros realizamos un DCA (Detrended Correspondence Analysis) para corroborar los resultados del PCA o para complementarlos. Encontramos los mismos patrones en

ambos análisis, pero los del PCA eran más efectivos resumiendo las diferencias en las asociaciones de cladóceros, concretamente del PCA se podía deducir una relación ecológica más específica para identificar los tres tipos de agua dulce con las asociaciones de especies de cladóceros. Gauch (1982) indicó que cuando un grupo de datos presenta variaciones más bien pequeñas el PCA puede ser el mejor análisis para obtener una mejor ordenación objetiva de las comunidades. La estructura de nuestros datos está determinada por discontinuidades en el principal gradiente (la salinidad), pero con pequeñas variaciones en las muestras dentro de dos principales grupos de datos, aguas salinas y aguas dulces-hiposalinas bajas, así el PCA produce mejores resultados agrupando las especies que aparecen en salinidades por debajo de  $6 \text{ g l}^{-1}$  (Tabla 6a y 6b) que el DCA. En el DCA, las asociaciones de las lagunas salinas vienen como un grupo muy compacto y característico pero el resto de grupos resultaron mejor definidos con el PCA. Dado que la ordenación que ofrecía el DCA era bastante similar a la del PCA pero menos clara para los grupos de agua dulce y que no aportaba nada nuevo a nuestros resultados no lo incluimos en los resultados.

Los resultados de PCA con solo los datos de copépodos no separan los diferentes tipos de aguas dulces cársticas permanentes, como en el caso de los cladóceros sino que quedan todas incluidas en el mismo grupo; en cambio distingue mejor los grupos con salinidades intermedias dando un grupo nuevo de lagunas permanentes con poca salinidad, además del ya diferenciado con los cladóceros de lagunas permanentes hiposalinas. El último grupo de las lagunas saladas queda también igual que en el caso de los cladóceros. Otra diferencia de los resultados con los datos de copépodos respecto de los obtenidos con cladóceros es que las aguas temporales están bien definidas y separa además de la asociación de especies características de las aguas temporales blandas, otra asociación nueva para las especies en aguas temporales subsalinas de baja salinidad.

Tanto para los PCAs de cladóceros como de copépodos encontramos que la posición de una misma laguna en algunos casos puede variar de un grupo a otro según se trate de muestras de primavera o de otoño esto está relacionado con el carácter marcadamente estacional de las lagunas, que depende de su régimen hidrológico. Esto mismo fue descrito para los ostrácodos en un estudio coetáneo a éste por Roca *et al.*, (2000).

Los resultados obtenidos con los coeficientes de similaridad, los dendrogramas y el



DCA realizado para el estudio conjunto de la comunidad de cladóceros y copépodos con datos de presencia y ausencia han dado una tipificación de las lagunas muy parecida a la obtenida con datos de las proporciones de las especies separadamente para cada uno de los grupos. A partir de estos resultados podemos decir, que se encuentran grupos que reúnen especies de cladóceros, de copépodos y de anostráceos cuyo conjunto forma unas claras asociaciones relacionadas con las diferentes tipologías de las lagunas. Igualmente se encuentran otros grupos de especies que son más ubícuas y eurioicas que no son características de una asociación concreta sino de dos o tres en varias asociaciones a la vez. Alonso (1991) describió esto mismo para asociaciones de cladóceros.

A continuación se comentan brevemente las peculiaridades de las asociaciones obtenidas de los análisis con los datos conjuntos de cladóceros y copépodos indicando las especies poco corrientes. A la asociación I pertenecen especies características de lagunas cársticas sin flujo de agua, cabe destacar la especie *Alonella exigua* por su rareza en la Península Ibérica, solo ha sido citada en seis localidades españolas (Alonso, 1985b), esta especie ha sido asociada a lagos de disolución caliza con macrófitos en su zona litoral por Duigan (1992). También *Glaptoleberis testudinaria* es una especie asociada a macrófitos no muy frecuente que se encuentra preferentemente en este grupo aunque también en otros grupos de lagunas cársticas. El ciclópido *Microcyclops varicans* también es de destacar ya que es una especie rara que solo había sido citada en los Aiguamolls de Tordera (Alonso, 1985b). Otros ciclópodos característicos serían *Eucyclops macrurus*, *E. macruroides* y *Macrocyclops albidus*.

En la asociación II característica de lagunas cársticas que tienen flujo de agua destaca la especie *Lathonura rectirostris*, es la primera cita para la Península Ibérica, se encontró en aguas limpias ricas en macrófitos y alimentadas por manantiales de aguas próximos: Ojos de Villaverde (laguna 13, en la muestra de primavera) y Marquesado (laguna 2, en la muestra de otoño). La diferencia en cuanto a la estación en que fue encontrada puede indicar que estas especies se encuentran preferiblemente cuando las lagunas están inundadas después de las lluvias, la primera laguna estaba inundada en las fechas del muestreo de primavera y la segunda en el muestreo de otoño. Estas dos lagunas salen en unas posiciones extremas muy destacadas en los PCA de ordenación de lagunas, especialmente después de las inundaciones, no sólo debido a *Lathonura*, sino también a las especies que la acompañan (*Alona quadrangularis*, *Eurycercus*

*lamellatus*). Esto significa que algunas especies son características de zonas de litoral inundables y, en consecuencia de la estacionalidad, es importante para seleccionar las fechas de muestreo tener en cuenta los días antes y después de las inundaciones para poder tipificar lagunas con estos ambientes. Las asociaciones de estas especies pueden además ser usadas para inferir condiciones pasadas de años más húmedos. Las especies *Ceriodaphnia pulchella* y *A. quadrangularis* son especies muy abundantes en los embalses (Armengol, 1978) pero es raro encontrarlas en lagunas (Alonso, 1985b). *A. quadrangularis* y *E. lamellatus* fueron encontradas también en los márgenes de lagunas inundadas sobre la vegetación terrestre en Irlanda (Duigan, 1992). Los copépodos no se diferencian tan claramente en este grupo, pero se podría citar a *Macrocyclops fuscus* y *Eucyclops serrulatus* como especies características de este grupo.

Las especies de la asociación IIb corresponden a un subgrupo de lagunas cársticas con flujo (El Tobar y El Tobar Chico) que hemos separado del resto de lagunas cársticas por la presencia de ciertas especies características, entre ellas destacamos a *Phrixura leei* considerada especie rara a nivel mundial. Los especímenes de *Phrixura* fueron encontrados en aguas duras con un litoral bien desarrollado. De acuerdo a sus características taxonómicas, corresponde claramente a *P. leei* una especie considerada de Norteamérica, y no a la europea *P. rostrata* (ver también Michael & Frey, 1984; Alonso, 1996). También cabe destacar las especies *Macrothrix laticornis* y *Bosmina longirostris* que son raras en las lagunas y charcas (Alonso, 1985b), aunque son muy frecuentes en los embalses (Armengol, 1978). Entre los copépodos es característica la forma cárstica o de aguas dulces duras de la especie *Arctodiaptomus salinus*, éste es de menor tamaño y más despigmentada con respecto a la forma encontrada en las lagunas saladas. La forma de agua dulce de esta especie solo ha sido citada en dos lagunas cársticas y un embalse en España (Banyoles, Miracle, 1976; El Tobar, Alonso, 1985b; Buendía, Armengol, 1978) y en el lago Tiselit en el Atlas (François, 1949). Otras especies de copépodos son: *Cyclops vicinus* que es la primera cita para la Península Ibérica, *Macrocyclops distinctus* que es una especie de la que hay pocas citas en la Península (Ullals d'Amposta, Alonso, 1985b) y *Paracyclops fimbriatus*, de distribución más amplia citado en Banyoles, en algunos embalses y otras localidades del norte de la península (Armengol, 1978; Alonso, 1985b; Prat *et al.*, 1992).

Entre las especies indicadoras de aguas temporales y blandas (asociación III) son interesantes: *Ephemeropterus phintonicus* considerada una especie rara a nivel mundial (Alonso, 1996); *Sida crystallina* también es una especie rara en la Península Ibérica solo

ha sido citada en tres localidades Ruidera y embalse de El Vado (Armengol, 1978) y Ojos de Arquillo (Alonso, 1985b), nosotros la hemos encontrado en las lagunas de Arquillo y Beleña Grande. Otras especies de cladóceros características fueron *Leydigia acanthocercoides*, *Daphnia curvirostris* *Scapholeberis rammneri*, y *Moina micrura*, las dos primeras poco frecuentes y las dos últimas de distribución más amplia. Entre los copépodos encontramos *Mixodiaptomus ortizi* que es una especie rara y endémica de la que solo se conocen cuatro citas, tres en el centro de España y uno en el sur (Alonso, 1998) pero no se había citado en la Mancha y *Hemidiaptomus roubau* *lauterborni* especie de interés biogeográfico y es uno de los copépodos de mayor tamaño. Además encontramos la especie *Cyclops kolensis* de la cual creemos que no ha sido citado anteriormente en la Península Ibérica.

Las lagunas permanentes subsalinas o hiposalinas de salinidad inferior a 6 g l<sup>-1</sup> han resultado agrupadas en la asociación IV, en ellas encontramos una especie poco frecuente *Oxyurella tenuicaudis* solo ha sido encontrada en el Este y el Sur de la Península Ibérica y la especie *Tetrocephala ambigua* que ha sido citada en dos zonas de la Península Ibérica donde es frecuente esta especie en el Noreste catalán y el Sudeste español (Alonso, 1985b), pero no ha sido citada en La Mancha. Respecto a los copépodos se encuentran *Eucyclops speratus* y *Acanthocyclops* sp., esta última especie no pudo ser determinada a nivel de especie ya que presenta unas características algo diferentes a las especies descritas en las claves.

Las especies de la asociación V son características de lagunas temporales salinas (> 6 g l<sup>-1</sup>). A partir de nuestros resultados, podemos confirmar una clara asociación de especies en las lagunas salinas endorreicas de España, formadas por especies de una distribución circunmediterránea o una distribución asociada a especies esteparias con una disyunción Este-Oeste claramente definida en las especies de anostráceos (*Branchinecta orientalis*, y *Branchinectella media* y *Branchinecta spinosa* en aguas más cloruradas). Tales distribuciones han sido observadas desde Margalef (1947), Miracle (1982), Alonso (1990) y Comín y Alonso (1998) considerando estos lagos como viejos ambientes, con especies relictas antiguas debido a que esta área no experimentó una congelación permanente y se mantuvo en condiciones áridas durante las glaciaciones del Pleistoceno y a que el agua de estas lagunas procede en gran parte de descargas de acuíferos subterráneos regionales cuya composición química no ha debido experimentar grandes variaciones en el tiempo. Estos grupos salinos entran en un grupo compacto en las ordenaciones para los cladóceros y un poco más disperso en la de los copépodos y en

la ordenación del DCA con el conjunto de los grupos. Así, la mayoría de especies que componen esta asociación están distribuidas siguiendo tanto factores ambientales como históricos. Se incluye en éstos especies como *Daphnia mediterranea*, *Pleuroxus letourneuxi*, *Alona salina* y *Dunhevedia crassa*. *A. salina* descrita por Alonso (1996) es la especie de mayor tolerancia a la salinidad, y fue la única especie de cladóceros encontrada en los lagos hipersalados muestreados en este estudio. Alonso (1996) considera *A. salina* como un endemismo Ibérico, típico de los sistemas endorreicos salinos españoles. *D. mediterranea* y *P. letourneuxi* son también especies típicas de las lagunas endorreicas españolas y son de interés biogeográfico debido a su restringida distribución circunmediterránea. Estas especies están normalmente acompañadas por otras especies de distribución más amplia, como son *Arctodiaptomus salinus*, *Simocephalus exspinosus* y *Moina brachiata* y en la mayoría de los casos por la eurioica *Daphnia magna*. Esta última especie llega a ser dominante y alcanza altas densidades en las lagunas más fuertemente contaminadas. Estas lagunas han sido deterioradas en tiempos recientes debido a una sobreexplotación de los acuíferos, por vertidos y por la contaminación debida a los fertilizantes e insecticidas usados en agricultura. El uso de insecticidas provoca cambios en la composición de los microinvertebrados planctónicos, reduciéndose mucho las poblaciones de cladóceros e incrementándose las de rotíferos (Zrum & Hann, 1997). En algunos casos el nivel de agua se mantiene debido a aportes de forma artificial que consisten en verter las aguas residuales de las poblaciones vecinas (Tablas 5a y 5b). Esta es la razón por la que en los análisis de PCA la componente principal relacionada con la salinidad está también asociada con bajas condiciones de redox y con la eutrofización.

En otro trabajo realizado sobre estas mismas lagunas referido al estudio de los ostrácodos (Roca *et al.*, 2000) encontraron también seis agrupaciones entre las especies de ostrácodos muy relacionadas con nuestros resultados ya que obtuvieron asociaciones de especies de ostrácodos características del grupo de lagunas cársticas de agua dulce, del grupo de aguas temporales blandas, del grupo de lagunas subsalinas e hiposalinas permanentes y del grupo de lagunas saladas. Según estos autores los factores principales que determinan la distribución de las especies son también la temporalidad y la salinidad. En Camacho *et al.*, (2003c: en prensa) se realizó un estudio sobre las picocianobacterias de estas mismas lagunas y se hizo un análisis de PCA con los parámetros físico-químicos, nutrientes, pigmentos fotosintéticos y picocianobacterias,

resultando las variables asociadas a la salinidad las más importantes, excluyendo éstas del análisis se obtuvieron como subfactores más importantes en la ordenación de las lagunas, por un lado la presencia o ausencia de flujo de agua en las mismas, como en nuestro trabajo y por otro, adicionalmente el vinculado al nivel trófico de las lagunas, que va más ligado a las lagunas salinas, muchas de las cuales reciben aguas residuales.

El año 1997 en el que se efectuaron los muestreos fue un año relativamente húmedo y nuestro estudio ha demostrado que muchas de las lagunas que en años anteriores estaban muy degradadas se han recuperado. La composición específica para algunas de las lagunas se mantiene similar a las descritas a mediados del siglo pasado (Margalef, 1947), pero muchas otras han sufrido cambios y degradaciones irreversibles. En años más secos algunas de estas lagunas habían experimentado un empobrecimiento (Armengol *et al.*, 1975) agravado por la contaminación de las aguas. Sin embargo en un trabajo más generalizado de Alonso (1985b) ya se habían vuelto a encontrar especies esteparias de gran interés biogeográfico que no se habían podido desarrollar en años malos. En este trabajo se han encontrado por ejemplo especies esteparias de anostráceos de distribución restringida como *Branchinecta orientalis* (*Branchinecta cervantesi* según Margalef, 1947), *Branchinella spinosa*; especies esteparias de diatómidos como *Hemidiaptomus roubauianus lauterborni* y *Mixodiaptomus incrassatus* junto con la endémica *Mixodiaptomus ortizi*; especies esteparias de cladóceros como *Daphnia mediterranea*, *Pleuroxus letourneuxi* junto con la endémica *Alona salina*, especies raras de ciclópodos como *Microcyclops varicans* y *Ectocyclops phaleratus* y las especies que hemos comentado que son primeras citas para la Península Ibérica.



## **CAPÍTULO IV**

### **DISTRIBUCIÓN ESPACIO-TEMPORAL DE LOS CRUSTÁCEOS PLANCTÓNICOS Y LITORALES DE LA LAGUNA DE LA CRUZ A LO LARGO DE TRES AÑOS DE ESTUDIO**





## IV. DISTRIBUCIÓN ESPACIO-TEMPORAL DE LOS CRUSTÁCEOS PLANCTÓNICOS Y LITORALES DE LA LAGUNA DE LA CRUZ A LO LARGO DE TRES AÑOS DE ESTUDIO

### IV. 1. CARACTERIZACIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO

La laguna de La Cruz está situada en el paraje cárstico denominado Los Oteros (UTM 30 SWK 962272), en el término de Cañada del Hoyo situado en la parte sur de la serranía de Cuenca (Sistema Ibérico), a una altitud de unos 1000 m. Esta laguna forma parte de un complejo formado por 34 dolinas distribuidas en dos conjuntos a ambos lados del río Guadazaón, de las cuales 7 tienen agua de forma permanente y tres de manera temporal. Todas las lagunas permanentes de este complejo se incluyeron en el capítulo anterior (Laguna del Tejo, Laguna de La Cruz, Laguna de La Parra, Laguna Llana, Laguna de Cardenillas, Lagunillo del Tejo, y Lagunillo de Cardenillas, colocadas en orden decreciente de tamaño) así como una de las temporales, La Seca. Todas ellas son pequeñas dolinas de origen cárstico bastante profundas que retienen un volumen importante de agua. Un primer estudio geológico de las mismas fue realizado por Eraso *et al.* (1979) y hay otro trabajo sobre los macrófitos que se desarrollan en el litoral de estas lagunas (Cirujano, 1995).

El clima de la zona es de tipo mediterráneo continental en el límite entre la zona seca y la subhúmeda y la vegetación es la correspondiente al dominio bioclimático del bosque supra-mediterráneo seco superior continental, consistente en un bosque mixto de pinos (*Pinus nigra* ssp *salzmannii*) y sabinas (*Juniperus thuriferae*) con algunas encinas dispersas, actualmente degradado a causa de su explotación (Peinado-Lorca y Martínez-Parras, 1985).

La laguna de La Cruz es meromíctica y posee una marcada estratificación. Su considerable profundidad relativa y su ubicación en el interior de una cubeta con paredes casi verticales sobresaliendo del nivel del agua, contribuyen a la gran estabilidad de sus aguas al protegerla de los vientos, impidiendo así la mezcla de toda la columna de agua. La laguna es circular con un diámetro de 122 m y una profundidad máxima de 22 m (Fig. 26), el nivel de la laguna ha descendido 5 m desde la primera descripción hecha por Vicente y Miracle (1988) con datos de principios de los años 80.

Esta laguna destaca por su carácter meromítico, es decir una parte del fondo nunca se mezcla con la de arriba, con la consecuente influencia para las poblaciones planctónicas, este carácter está favorecido por las propias características físicas donde se halla enclavada la laguna, está protegida de los vientos por unas paredes casi verticales que sobresalen unos 25-30 m de altura. En la figura 26 se indica la posición de la capa que queda anóxica en su profundidad mínima y máxima anual. La laguna tiene aportes de aguas subterráneas, probablemente de pequeñas fuentes a pocos metros del fondo. Además en esta laguna ocurre el llamado “Fenómeno Blanco” estudiado por primera vez en los años 1987-88 por Rodrigo *et al.*, (1993), éste consiste en una brusca precipitación de los carbonatos en forma de microcristales de calcita o aragonito según las condiciones existentes, este fenómeno se da en verano cuando las temperaturas son más altas, después del aumento primaveral de las poblaciones fitoplanctónicas que al incrementar la fotosíntesis en el lago, producen una mayor retirada de CO<sub>2</sub> que junto con la disminución del coeficiente de solubilidad de este gas por las altas temperaturas se desplaza el equilibrio de las formas de carbono por un lado hacia la formación de carbonatos y por otro a la de CO<sub>2</sub>, y como consecuencia se forman los microcristales de carbonato cálcico que da ese aspecto lechoso a la laguna (Fig. 66), estos cristales van sedimentando hasta llegar al fondo de la laguna, haciendo que el sedimento adquiera un aspecto varvado. Este sedimento constituido por láminas claras alternadas con láminas oscuras, formadas por cristales de calcita y materia orgánica respectivamente (Julià *et al.*, 1998). Dos de estas láminas, una clara y otra oscura corresponden a un ciclo anual de sedimentación.

Más datos sobre diversos estudios característicos limnológicos de esta laguna se pueden encontrar en varios estudios que se han hecho en esta laguna desde 1980 por el mismo equipo de investigación de la Universidad de Valencia:

- Sobre las características físico-químicas de la laguna: Vicente y Miracle (1988), Miracle *et al.* (1992) y Rodrigo *et al.* (2001).
- Sobre la precipitación tumultuosa del carbonato cálcico: Rodrigo *et al.* (1993).
- Sobre las bacterias fotosintéticas: Rodrigo (1997) y Rodrigo *et al.* (2000).
- Sobre el picoplancton (cianobacterias): Camacho *et al.* (2003a).
- Sobre el fitoplancton: Rojo y Miracle (1987), Dasí (1990), Dasí y Miracle (1991) y Miracle *et al.* (1998).
- Sobre los rotíferos: Miracle y Vicente (1983), Koste (1991), Esparcia *et al.*

(1991), Esparcia (1993), Armengol *et al.* (1993), Armengol (1997), Armengol y Miracle (1999), Esparcia *et al.*, 2001.

- Sobre la migración vertical del zooplancton: Armengol y Miracle (2000).
- Sobre los ostrácodos del litoral: Mezquita *et al.* (2002).
- Sobre la sedimentación y el sedimento: Mezquita y Miracle (1997), Miracle *et al.* (2000) y Julià *et al.* (1998).

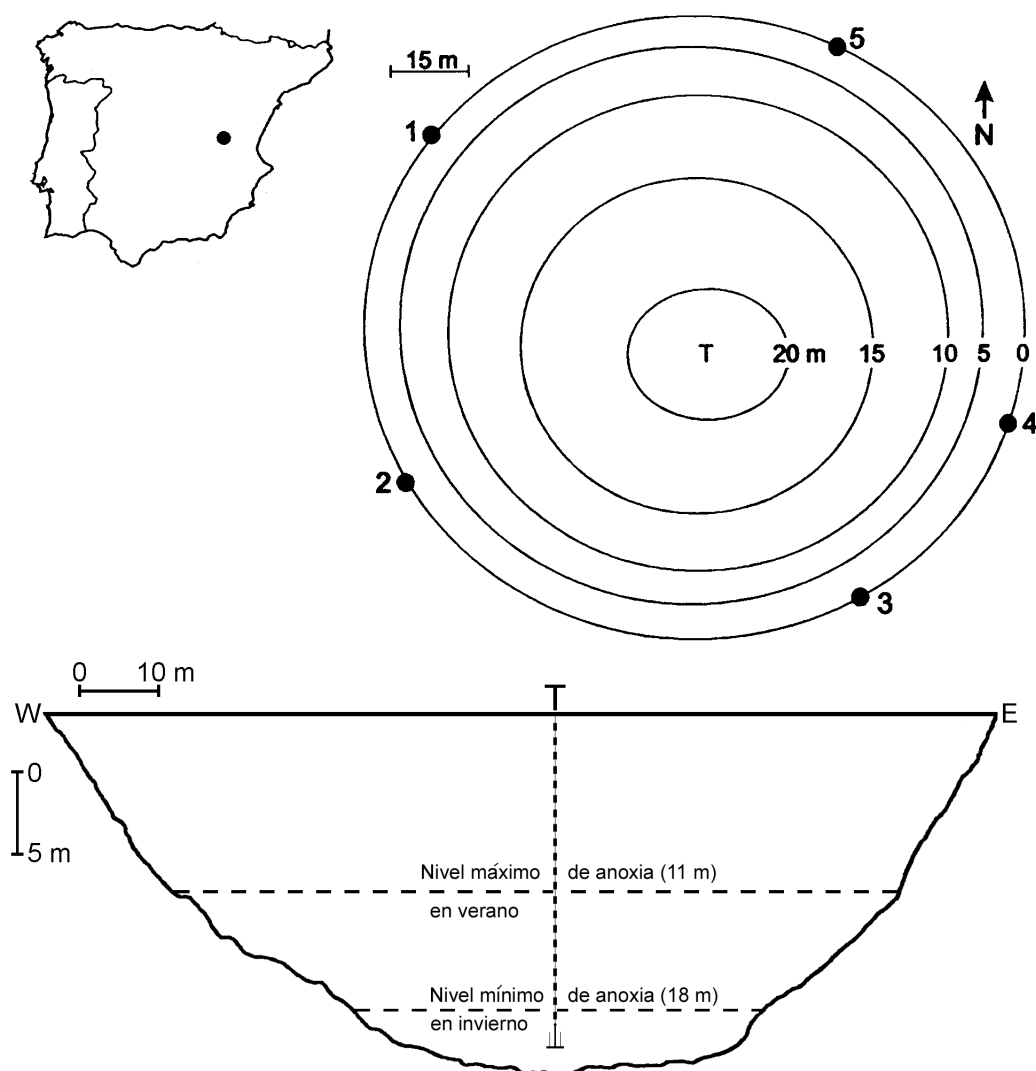


Figura 26. Ubicación de la laguna de La Cruz. Perfil batimétrico de la laguna, indicando los puntos de muestreo del litoral (Puntos 1 y 5 presentan *Myriophyllum spicatum*, puntos 2 y 3 no presentan vegetación y punto 5 presenta *Scirpus lacustris*), la toma de muestras del perfil vertical fue en el centro de la laguna en la misma posición donde está la trampa de sedimentación (T). La figura inferior muestra el perfil de la laguna y los niveles máximo y mínimo de anoxia durante el período de estudio (1996-98).

## IV. 2. ZONAS Y PERIODOS DE MUESTREO

Se tomaron tres tipos de muestras en tres zonas diferentes de la laguna: (A) muestras semi-cuantitativas en la zona litoral, (B) muestras de red y muestras volumétricas a diferentes profundidades en el centro de la laguna desde superficie hasta la zona anóxica y (C) muestras en trampas de sedimentación en el centro de la laguna en la zona anóxica. Estos tres tipos de muestras se tomaron desde primavera de 1996 hasta diciembre de 1998. Los muestreos en la zona centro y las trampas se empezaron en marzo de 1996 mientras que los de la zona litoral se empezaron en junio de 1996. La periodicidad de las muestras de las trampas fue siempre mensual y las de los otros tipos también excepto durante el verano de 1998 en el que tanto las muestras en la columna de agua del centro como las efectuadas en la zona litoral tuvieron una frecuencia quincenalmente durante los meses de junio, julio y septiembre y semanalmente durante el mes de agosto de 1998.

(A) En el litoral se muestrearon cinco puntos diferentes (Fig. 26) mediante un salabre o red de litoral (ver métodos, Fig. 2), tres con vegetación (Dos puntos con *Myriophyllum* sp. y uno con *Scirpus* sp.) y otros dos puntos sin vegetación.

(B) En el centro de la laguna se tomaron muestras del perfil vertical cada dos metros excepto en las fechas en que se estudió el fenómeno de precipitación de carbonato cálcico (7-7-98, 1-8-98, 6-8-98 y 19-8-98) en las cuales se tomaron muestras a cada metro, hasta la profundidad de extinción del oxígeno, tanto con botellas hidrográficas (ver métodos, Figs. 3 y 4). Al mismo tiempo se tomaba una red de plancton (ver métodos, Fig. 6) arrastrada verticalmente desde el fondo hasta la superficie. En este punto también se colocaron las trampas de migración vertical (ver métodos, Fig. 8) a 4 m para estudiar la migración de los organismos durante el fenómeno de precipitación de carbonato cálcico en las mismas fechas anteriormente mencionadas.

(C) En el centro de la laguna se colocaron cuatro trampas de sedimentación (ver métodos, Fig. 7) a diferentes profundidades (12.5 m, 15 m y 19 m). La trampa denominada "0" estuvo permanentemente en la laguna a 19 m para recoger la sedimentación anual, se colocó el 5-2-97 y se recogió el 1-8-97 y desde el 1-8-97 al 31-

8-98. Las trampas denominadas “1”, “2” y “3” eran muestreadas mensualmente, se recogían los tubos con las muestras y se colocaban tubos nuevos. La trampa “1” estuvo colocada a 19 m para los respectivos muestreos desde el 23-3-1996 hasta el 16-12-1998, faltando durante dos cortos periodos de tiempo (desde el 9-8-1996 hasta el 16-9-1996 y desde el 25-2-1998 hasta el 13-3-1998) dado que las trampas habían sido sustraídas y hubo que reponerlas. La trampa “2” estuvo a 15 m desde el 7-11-1996 hasta el 10-7-1997 y la trampa “3” estuvo colocada a una profundidad de 12.5 m desde el 13-3-1998 hasta el 28-7-1998. Las trampas 2 y 3 no están hasta el final de los muestreos ya que fueron sustraídas y no pudieron ser repuestas, por falta de tiempo en la construcción de otras nuevas y porque al estar más superficiales eran sustraídas con gran facilidad.

### IV. 3. PARÁMETROS METEOROLÓGICOS

Las lagunas presentan ciertas características limnológicas que en cierta medida están afectadas por los distintos factores meteorológicos como son la temperatura ambiente, la pluviosidad y los vientos. En este apartado se presentan datos meteorológicos obtenidos en la estación meteorológica “Las Lagunas” situada en el complejo lagunar de Cañada del Hoyo, (cedidos por el Servicio Nacional de Meteorología) y prácticamente al lado de la laguna de La Cruz.

#### IV. 3.1 TEMPERATURA

En la Tabla 15 se muestran las temperaturas medias anuales del período de estudio, en dicha estación meteorológica, así como la media de los valores máximos y mínimos anuales y la de los meses más cálidos y más fríos. La media anual de los valores máximos y mínimos se ha obtenido haciendo la media de los valores máximos y mínimos recogidos diariamente para cada uno de los meses y después haciendo la media mensual. Se observa que no hay unos cambios muy significativos en los tres años de estudio, en los valores medios de las temperaturas máximas se aprecia un ligero incremento en las temperaturas siendo el año 1998 el de temperaturas más elevadas y en los valores medios de las temperaturas mínimas vemos que el año 1998 tuvo las temperaturas más frías, siendo el año 1997 el más cálido en la época invernal especialmente en febrero-marzo.

*Tabla 15.* Promedio de las temperaturas (°C) medias anuales, media de los valores máximos y mínimos. Media de uno de los meses de invierno (febrero) y de uno de verano (agosto). En el año 1998 se ha efectuado la media anual con los valores de diez meses dado que faltaban los datos de los meses de julio y diciembre.

	Temperatura media anual	Media de las máximas	Media de las mínimas	Media mes de Febrero	Media mes de Agosto
1996	11.29	18.03	4.58	3.6	20.0
1997	12.24	19.20	5.31	7.5	20.6
1998	11.82	19.40	4.21	5.9	20.4

### IV. 3.2 PLUVIOSIDAD

El agua que aportan las lluvias es un factor importante que puede influir en la estabilidad de la columna de agua, el agua entra en la laguna directamente cuando llueve y también indirectamente a través de las corrientes subterráneas cuando sube el nivel del acuífero local que la alimenta debido a las precipitaciones ocurridas en su área de recarga.

En la figura 27 se muestran los datos pluviométricos recogidos en la zona de estudio. El año más lluvioso fue el 1996, con una pluviometría media mensual de 56 mm, hubo lluvias durante todos los meses del año, siendo a finales de otoño cuando tuvieron lugar las lluvias más abundantes, el año 1997 fue algo menos lluvioso con una pluviometría media mensual de 53 mm, también fue el otoño el período de más lluvias y hubo lluvias en casi todos meses a excepción del mes de febrero y el año 1998 fue el más lluvioso en primavera pero poco lluvioso el resto del año. Estas precipitaciones entre abril y mayo período en el que se está empezando a formarse la termoclina, afectó el desarrollo de la misma haciéndola más amplia y con un gradiente más suave (Figs. 30 y 32).

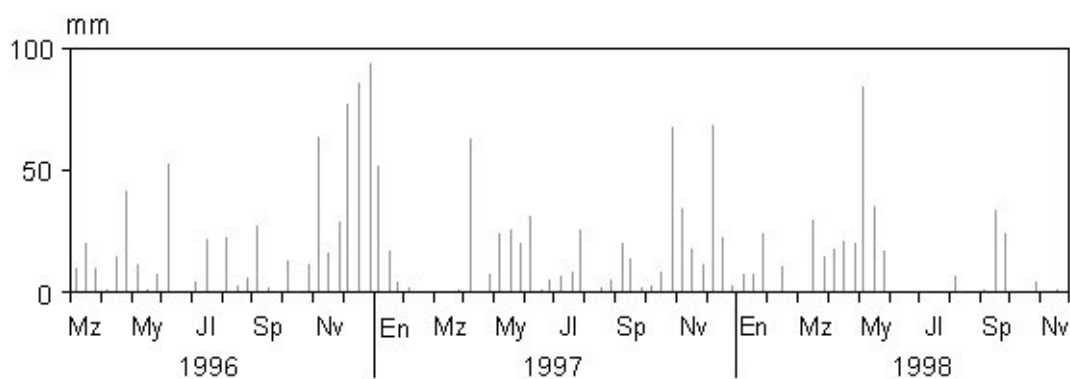


Figura 27. Datos pluviométricos tomados de la estación de Cañada del Hoyo. Cada barra representa la suma de los valores obtenidos cada 10 días (tres barras por mes).

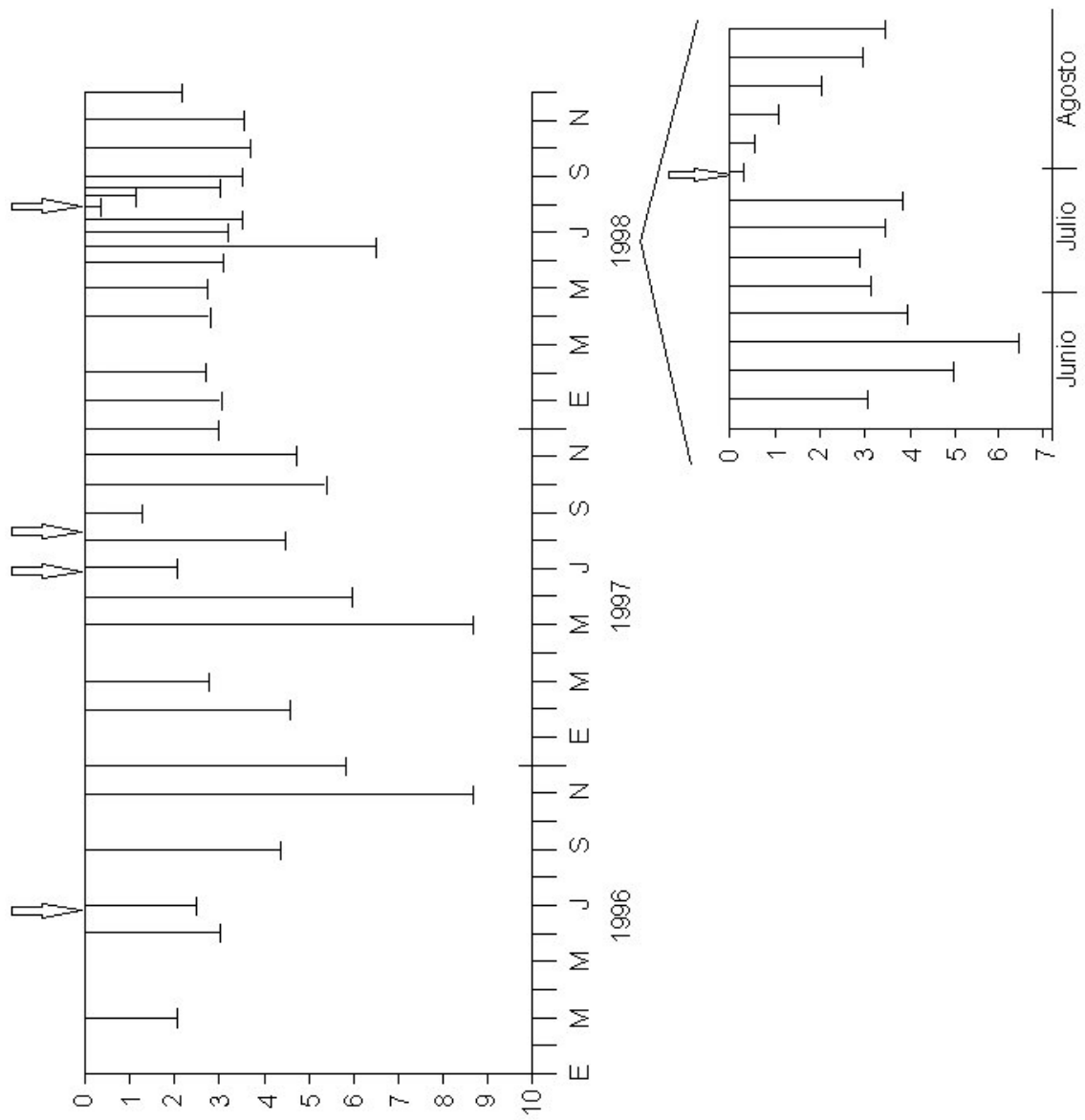
## IV. 4. RESULTADOS

Los resultados que se presentan en este capítulo, se han organizado en varios apartados. En primer lugar se describen las variables limnológicas más importantes, en segundo lugar se presentan los resultados del estudio de los microinvertebrados planctónicos o semiplanctónicos tanto en el perfil vertical de la laguna como en la zona del litoral, en tercer lugar se muestran los cambios poblacionales ocurridos durante la precipitación de carbonato cálcico, después la sedimentación de estos organismos en las trampas de sedimentación y por último hay un estudio de la diversidad.

### IV. 4.1. VARIABLES FÍSICO-QUÍMICAS

En la figura 28 se representan los discos de Secchi que se midieron en la laguna durante el período de estudio, para el año 1998 se ha realizado una ampliación para representar los meses de verano, época en la que se estudió el fenómeno blanco en la laguna. En el año 1996 la época de mayor transparencia del agua en la laguna fue a finales de otoño, en el mes de noviembre se midió el disco de Secchi a 8.7 m., en el 1997 se alcanzó este mismo dato pero en el mes de Mayo y en 1998 la profundidad máxima alcanzada por el disco de Secchi fue de 6.5 m. en el mes de Junio. Después de todos los fenómenos blancos se observa una disminución de la transparencia del agua, en los años 1996 y 1997 no se aprecia una drástica reducción del disco de Secchi debido a que los datos se tomaron varios días después de que ocurriera el fenómeno, en cambio en el año 1998 se tienen datos del mismo día en que la laguna empezó a producir este fenómeno y de los días anteriores y posteriores al fenómeno y si que se puede apreciar el cambio brusco que se produce en la laguna respecto a la transparencia, tres días antes de que se produjera el fenómeno teníamos un disco de Secchi de 3.9 m, el día del fenómeno solo habían 0.35 m y tres días después ya había aumentado a 0.6 m y al cabo de 18 días teníamos una profundidad del disco de Secchi de 3 m. La profundidad del disco viene pues determinada por dos factores principales que disminuyen su profundidad la biomasa algal y la precipitación tumultuosa de carbonato cálcico en verano.





Los cambios de conductividad que presenta la laguna a lo largo de toda la columna de agua nos dan una idea de la estratificación química que presenta la misma (Fig. 29). Y los cambios a través del tiempo nos informan sobre posibles flujos de agua. En la figura 29 se muestra la distribución espacio-temporal de esta variable. La laguna presenta una conductividad entre los  $550 \mu\text{S cm}^{-1}$  desde superficie hasta los 15 m aproximadamente, a partir de esta profundidad la conductividad empieza a aumentar, esto es prácticamente constante para los tres años estudiados. El año 1996 fue justo el siguiente de un periodo de pluviosidades muy bajas que culminó en la sequía extrema del año 1995. En el año 1996 se alcanzan en el fondo de la laguna valores de  $1750 \mu\text{S cm}^{-1}$  y en los años siguientes va disminuyendo alcanzando en el año 1998 un máximo de  $1400 \mu\text{S cm}^{-1}$ . De manera que aparece un gradiente de conductividad muy acusado y estable a partir de los 16 m separando el monimolimnion del resto de la laguna. Después del fenómeno de precipitación de carbonato cálcico la conductividad baja en el mixolimnion y más tarde en otoño-invierno se manifiesta con un aumento de conductividad en el monimolimnion, más marcado probablemente si el lago ha sido más fértil.

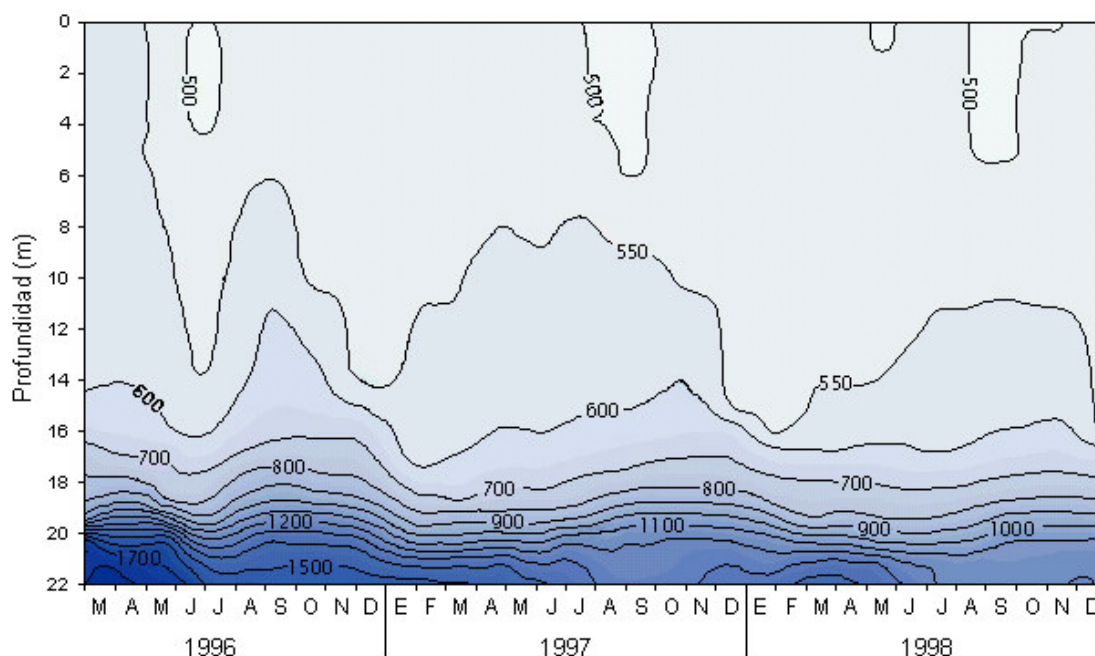


Figura 29. Distribución espacio-temporal de la conductividad ( $\mu\text{S cm}^{-1}$ ) en la laguna de La Cruz.

La temperatura y la densidad del agua afectan directamente a la estratificación de la laguna de forma que originan ciclos térmicos en los lagos templados. El patrón general que presenta la temperatura (Fig. 30) es muy similar en los tres años estudiados, aunque como se comentará más adelante existen diferencias interanuales si se analiza con más detalle. En invierno tenemos el período de mezcla y prácticamente todo el perfil de la laguna presenta una temperatura de 6 °C, a excepción de los últimos metros que tienen una temperatura algo más elevada, por ser un lago meromítico. En este período invernal tenemos que toda la masa de agua presenta la misma densidad lo que facilita la mezcla de agua hasta mayor profundidad. Al llegar la primavera se calienta la superficie del agua y disminuye su densidad, estabilizándose sobre las capas de aguas más profundas, más frías y de mayor densidad, de esta forma se empieza a formar la termoclina que al avanzar el verano se sitúa cada vez en capas más profundas. Al llegar el otoño y enfriarse de nuevo la superficie vuelve a alcanzar mayor densidad de modo que se hunde a capas más profundas y se produce la mezcla de la laguna. La temperatura superficial de la laguna ha aumentado progresivamente a lo largo del tiempo de estudio en los meses de verano, en el año 1996 se alcanzó una temperatura máxima de 22 °C, en el año 1997 era de 24.5 °C y en el año 1998 de 25.3 °C. En la gráfica se puede observar la duración de los períodos de estratificación térmica, siendo este período desde que comienza a formarse la termoclina hasta que se deshace en el invierno mucho más largo e importante que en otros lagos de montaña de clima mediterráneo debido a su característica morfométrica de laguna que ocupa la parte inferior de una dolina.

En la figura 31 se muestran las isolíneas del oxígeno, en los períodos estivales vemos como la concentración de oxígeno es mayor que en los períodos invernales, esto es debido a la mayor producción de oxígeno por parte de los organismos fotosintetizadores que presentan sus máximos en verano. La máxima concentración de oxígeno se da entre los meses de mayo y septiembre y se sitúa entre los 5-6 m de profundidad en la zona metalimnética, alcanzando valores de 16 mg l<sup>-1</sup>. El nivel máximo de anoxia durante los períodos estivales se sitúa a los 10 m en el año 1996 y a los 11 m en los años 1997 y 1998, y el nivel mínimo de anoxia durante los períodos invernales se sitúa sobre los 15 m en el año 1996 y a los 18 m en los años 1997 y 1998. La extinción del oxígeno coincide desde mediados de verano hasta el final del período de estratificación con primero la parte más baja de la termoclina y después

prácticamente con el inicio de ésta, cuando la termoclina se hace más estrecha y profunda. En el año 1998 la extinción de oxígeno coincidió con la parte inferior del metalimnion desde mucho antes que en los años anteriores, desde el mes de junio. Para ver con más claridad las interacciones entre estas variables y su variabilidad interanual se representa en la figura 32 la estratificación térmica y la distribución del oxígeno durante los tres ciclos anuales estudiados. El oxígeno está representado por isólineas con diferentes porcentajes de oxígeno (100 %, 70 %, 30 % y 0 % de O<sub>2</sub>). Se observa un patrón que se repite a lo largo de todo el período, en invierno tenemos los períodos de mezcla y desde principios de primavera hasta finales de otoño los períodos de estratificación. La profundidad alcanzada por el mixolimnion durante el período de mezcla 96-97 fue de 15 m, a diferencia de la observada en el período de mezcla siguiente que fue de 18 m. No tenemos datos completos de este período en los años 95-96 pero los datos de marzo parecen indicar que la mezcla debió realizarse hasta una profundidad algo mayor que en el 1997-98. Es decir se observa que el año 1997 la mezcla vertical fue mucho menos pronunciada que en los otros años. A principios de primavera comienza a formarse la termoclina que continua durante todo el verano y acaba deshaciéndose a finales de otoño, la termoclina se sitúa entre los 4-5 m a principios del período de estratificación y entre 10-12 m a finales de dicho período. Se observan también diferencias interanuales en el año 1996 la termoclina es mucho más marcada y localizada, mientras que en los años siguientes se amplía mucho en primavera extendiéndose a más profundidad y mucho más notablemente en 1998. En estos años pues hay una ampliación del metalimnion pero también del epilimnion puesto que la profundidad del inicio de la termoclina también es mayor en primavera-verano aunque no en otoño. El metalimnion de 1996 es más estrecho, en este año las lluvias de primavera fueron menos abundantes que las de los años restantes (Fig. 32).

La concentración de clorofila-*a* que representa la biomasa algal, es decir los recursos alimenticios de las poblaciones del zooplancton, se distribuye de manera similar a la concentración de oxígeno. Se hizo un estudio coetáneo de la clorofila-*a* y la parte que representa al picoplancton de esta biomasa que está publicado en Camacho *et al.*, (2003a), en la gráfica de clorofila-*a* (Fig. 4) de este trabajo se observa la correspondencia entre la clorofila-*a* y el oxígeno. Un máximo primaveral seguido de una fase clara con menos clorofila-*a* al que le suceden unos máximos cada vez más profundos a medida que avanza el verano.

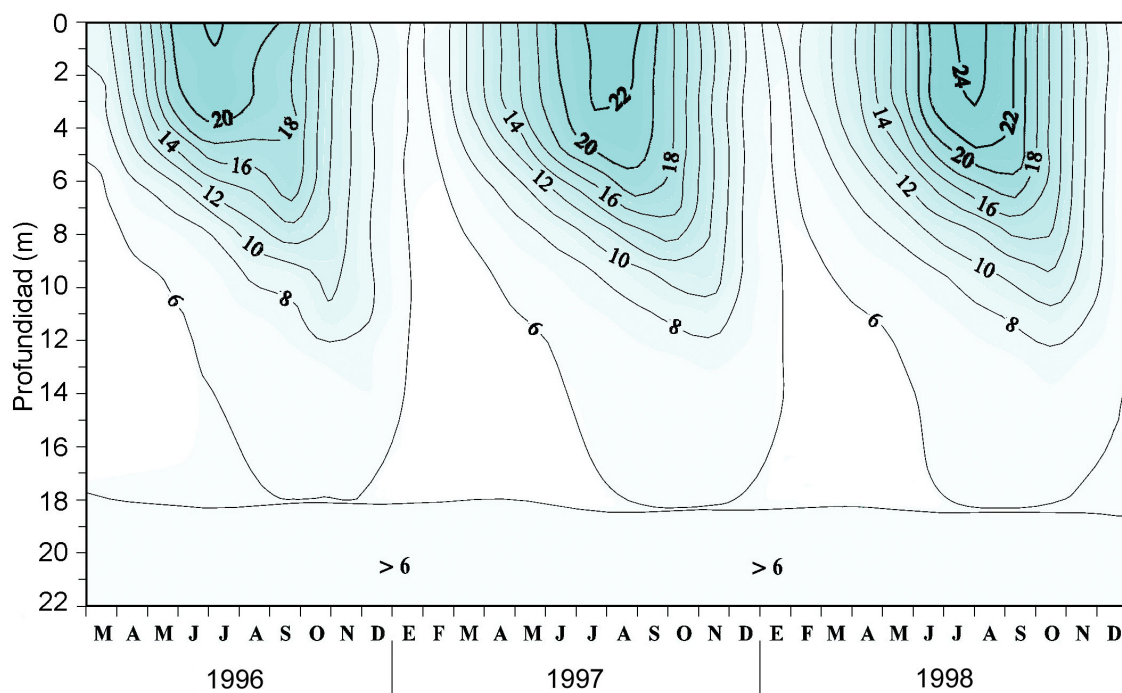


Figura 30. Distribución espacio-temporal de la temperatura (°C) en la laguna de La Cruz.

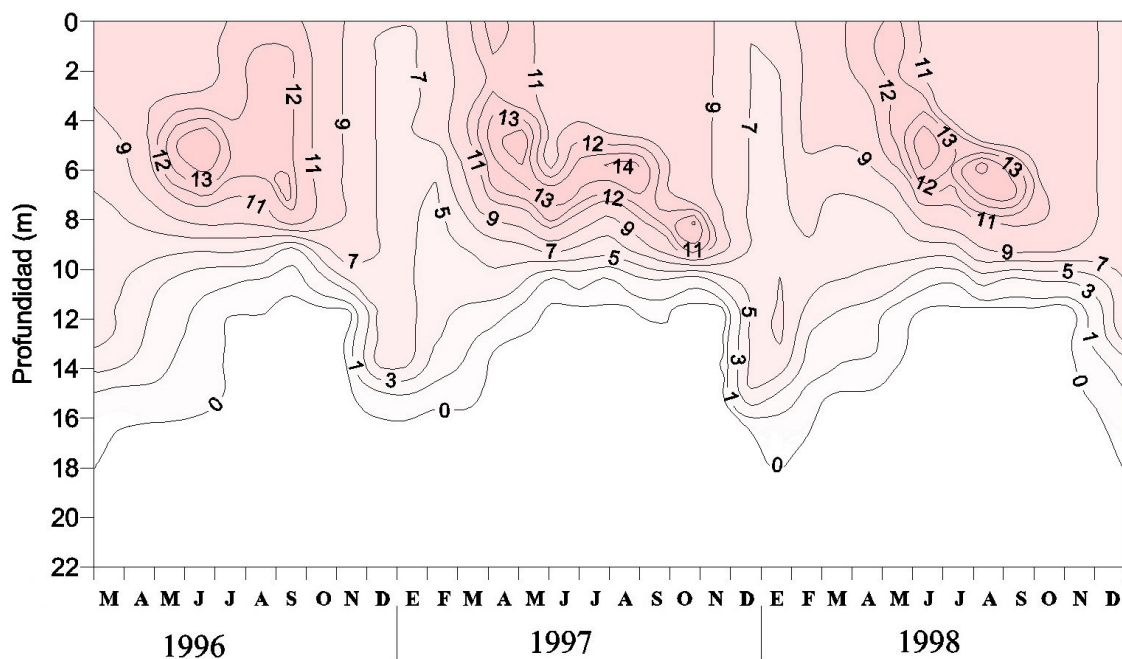


Figura 31. Distribución espacio-temporal de la concentración de oxígeno (mg l<sup>-1</sup>) en la laguna de La Cruz.

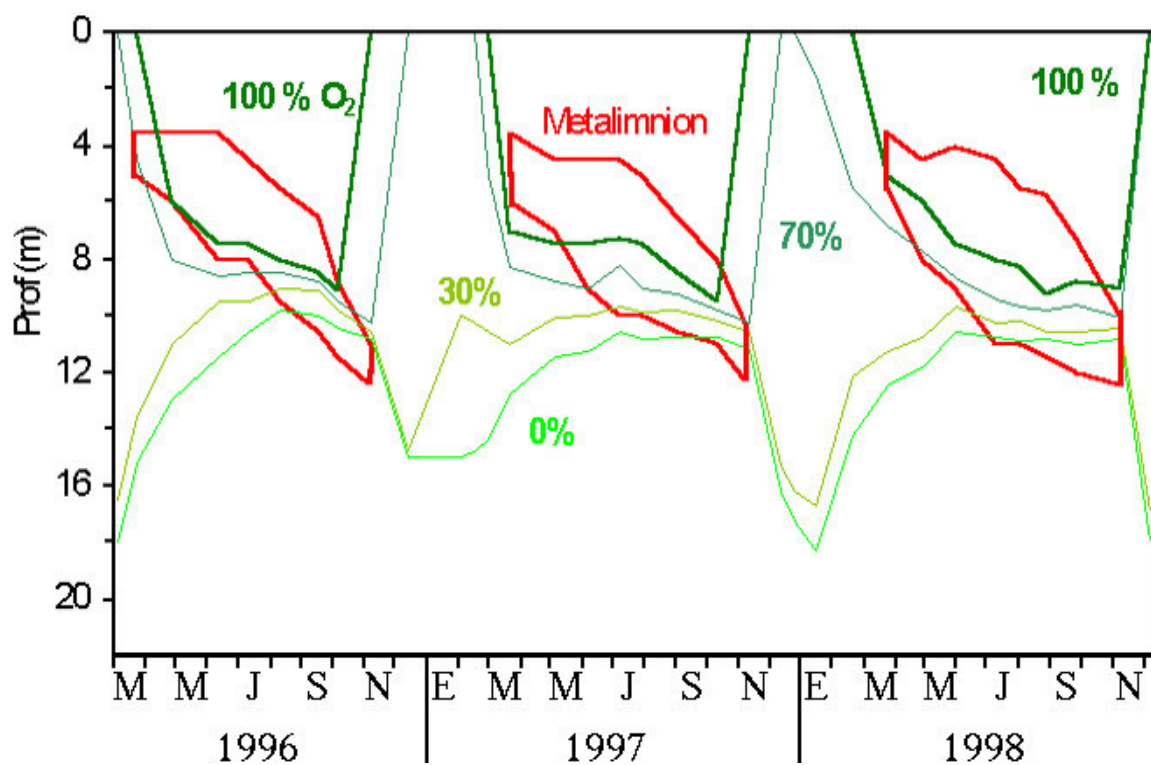


Figura 32. Situación en la laguna de La Cruz del metalimnion (en rojo) y de la zona anóxica y las zonas con los niveles de oxígeno por debajo de la saturación (isolíneas del 0, 30, 70 y 100 % de oxígeno, en verde). La isolínea de 100 % comprende toda la zona más o menos en equilibrio con la atmósfera y la zona sobresaturada de la parte alta de la termoclina.

## IV.4.2. CRUSTÁCEOS PLANCTÓNICOS

### IV.4.2.1. VARIACIÓN ESTACIONAL: ANÁLISIS DE LAS MUESTRAS CON REDES VERTICALES

En este apartado se presentan los resultados obtenidos del arrastre vertical con una red de plancton (ver métodos, Fig. 6) que filtraba los organismos del zooplancton contenidos en la columna de agua del mixolimnion y quimioclima. Se utilizaron redes verticales en cada fecha de muestreo para por un lado recoger los organismos de una manera más amplia que la obtenida con las botellas hidrográficas y obtener individuos de las especies de baja frecuencia y por otro lado además sirvieron para corroborar algunos datos eliminando errores de muestreo. En el Apéndice 12 se detallan los porcentajes de todos los organismos recogidos con las redes para cada fecha de muestreo.

En el presente estudio hemos encontrado cinco especies de crustáceos zooplanctónicos presentes en el perfil vertical de la laguna de La Cruz a lo largo de los tres años estudiados, tres de cladóceros y dos de copépodos. Las especies de cladóceros son *Daphnia longispina*, *Ceriodaphnia dubia* y *Diaphanosoma brachyura* y los copépodos son *Tropocyclops prasinus* y *Cyclops abyssorum*. Además se encontraron 47 especies de rotíferos planctónicos listados en el Apéndice 8.

En la figura 33a se muestra el porcentaje de los tres grupos principales de zooplancton sobre los números de individuos de las muestras obtenidas con redes verticales. Se observa que en los tres años se repite un ciclo estacional con una alternancia de crustáceos (copépodos y cladóceros) y rotíferos, predominando los primeros desde primavera hasta mediados de verano y los segundos desde el final del verano y durante el período de mezcla otoño-invierno. A pesar de que los rotíferos son muy abundantes, este estudio se ha centrado sobre las poblaciones de crustáceos pero hemos querido dar alguna información sobre los porcentajes en los que se encuentran los tres grupos zooplanctónicos principales de la laguna de La Cruz. Cuando los porcentajes se calculan en biomasa, adquieren mucha mayor importancia los cladóceros (Fig. 33b).

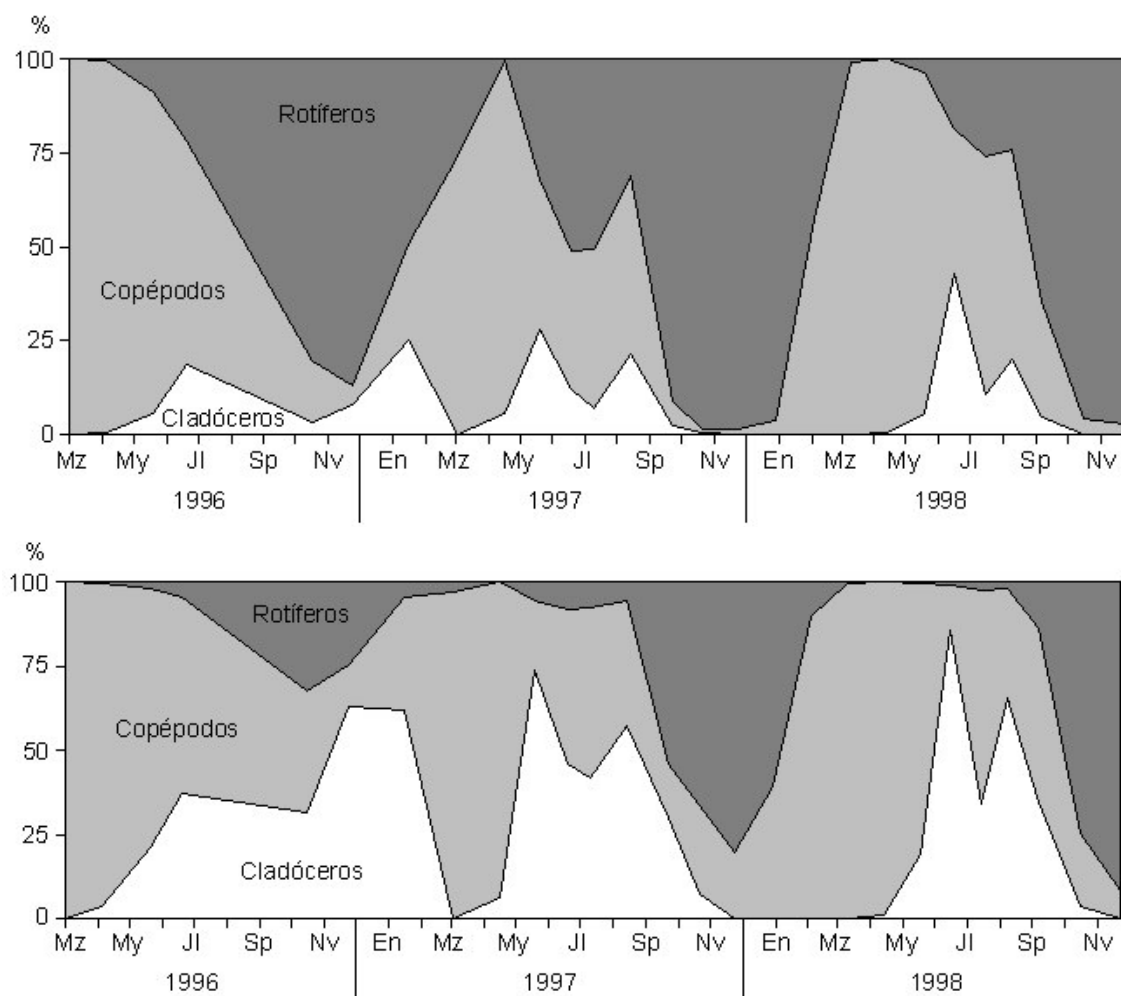


Figura 33. Porcentajes (33a superior) y biomasa (33b inferior) de los tres grupos zooplanctónicos principales en la laguna de La Cruz. Muestras recogidas con las redes verticales.

En la figura 34 se representa el porcentaje de cladóceros respecto al total de la muestra. Se aprecia claramente que el cladóceros dominante es *Diaphanosoma brachyura* con presencia estival, esta especie ha ido aumentando su presencia a lo largo del período de estudio, en los dos últimos años se observa que esta especie presenta dos picos de abundancia relativa coincidiendo el punto mínimo entre estos picos a los momentos donde ocurren los fenómenos de precipitación de carbonato cálcico en la laguna o momentos cercanos a la precipitación tumultuosa, lo cual nos indica el efecto negativo que tiene el fenómeno blanco sobre esta especie. En el año 1996 se tomaron menos muestras por lo que el segundo pico de abundancia no queda registrado en la



figura 34. La especie *Ceriodaphnia dubia* también es estival y es subdominante durante los tres años, en el primer año la especie disminuye después del fenómeno blanco, durante el año 1997 después del primer fenómeno ocurrido este año la especie disminuye pero vuelve a incrementar su población después del segundo fenómeno blanco ocurrido en septiembre y en el año 1998 este especie aumenta su población en las fechas cercanas al fenómeno blanco justo cuando disminuye *D. brachyura*. La presencia de *Daphnia longispina* no es constante y sólo se observó durante el período invernal de 1996-97.

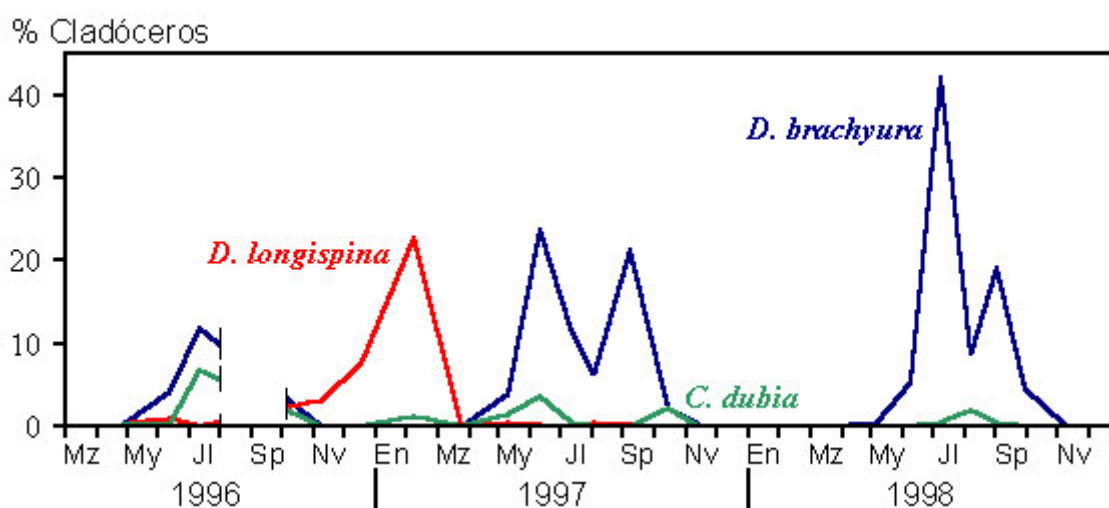


Figura 34. Porcentaje de las tres especies de cladóceros respecto al total de organismos.

En la figura 35 se representa el porcentaje de copépodos respecto al total de la muestra. Observamos que la especie *Cyclops abyssorum* presenta su máximo en marzo con anterioridad al período de estratificación de la laguna, ya que se trata de una especie con preferencia por temperaturas bajas, esta especie ha ido aumentando en importancia a lo largo del período de estudio, siendo sus porcentajes cada año mayor que el anterior. Además en los años estudiados con más detalle, es decir los años 1997-98, se observa que presenta un segundo pico en agosto. La especie *Tropocyclops prasinus* presenta sus máximos durante el período de estratificación, presentando dos picos el primero en abril-mayo y el segundo en agosto durante los dos últimos años, en el año 1996 se

realizaron menos muestreos por lo que es probable que este segundo pico de abundancia no lo cogiéramos, y no queda registrado en la figura 35. Esta especie al contrario que *C. abyssorum* presentaba porcentajes mayores en el 1996 que en los dos años siguientes. En la figura 36 se presentan los diferentes estadios de desarrollo de estas especies, en ambas especies se observa que la presencia de machos coincide siempre con la presencia de las hembras y sus porcentajes son mayores al principio de los picos de adultos. Después de la aparición de los adultos hay un desarrollo de los nauplios seguido de un descenso de éstos y un aumento de los copepoditos. Debido a que los copépodos varían el tiempo de su desarrollo según la temperatura, es muy probable que se dé en invierno una única generación cuyo desarrollo tiene una duración larga y en las épocas estivales varias generaciones cuyos periodos son más cortos, de modo que se solapan los individuos de una generación con los de otra, y además también pueden enterrarse en el sedimento los copepoditos durante cierto período y detener su desarrollo temporalmente, todo esto hace muy difícil interpretar estos resultados. Cada pico en la proporción de adultos y nauplios constituirá el inicio de una generación. Sobre este punto se aportarán más datos con las muestras cuantitativas volumétricas en el siguiente apartado.

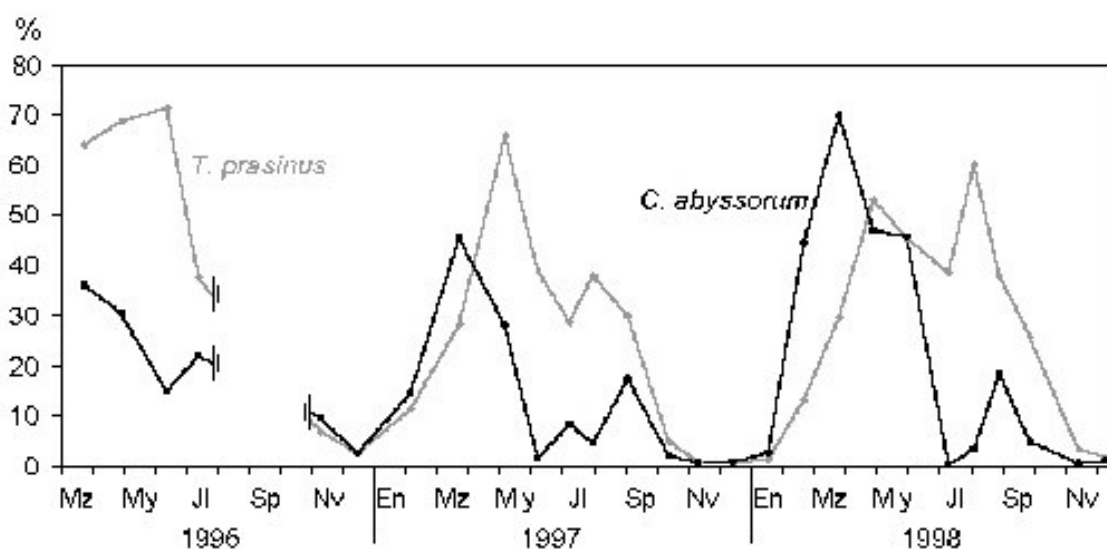


Figura 35. Porcentaje de las dos especies de copépodos respecto al total de organismos.

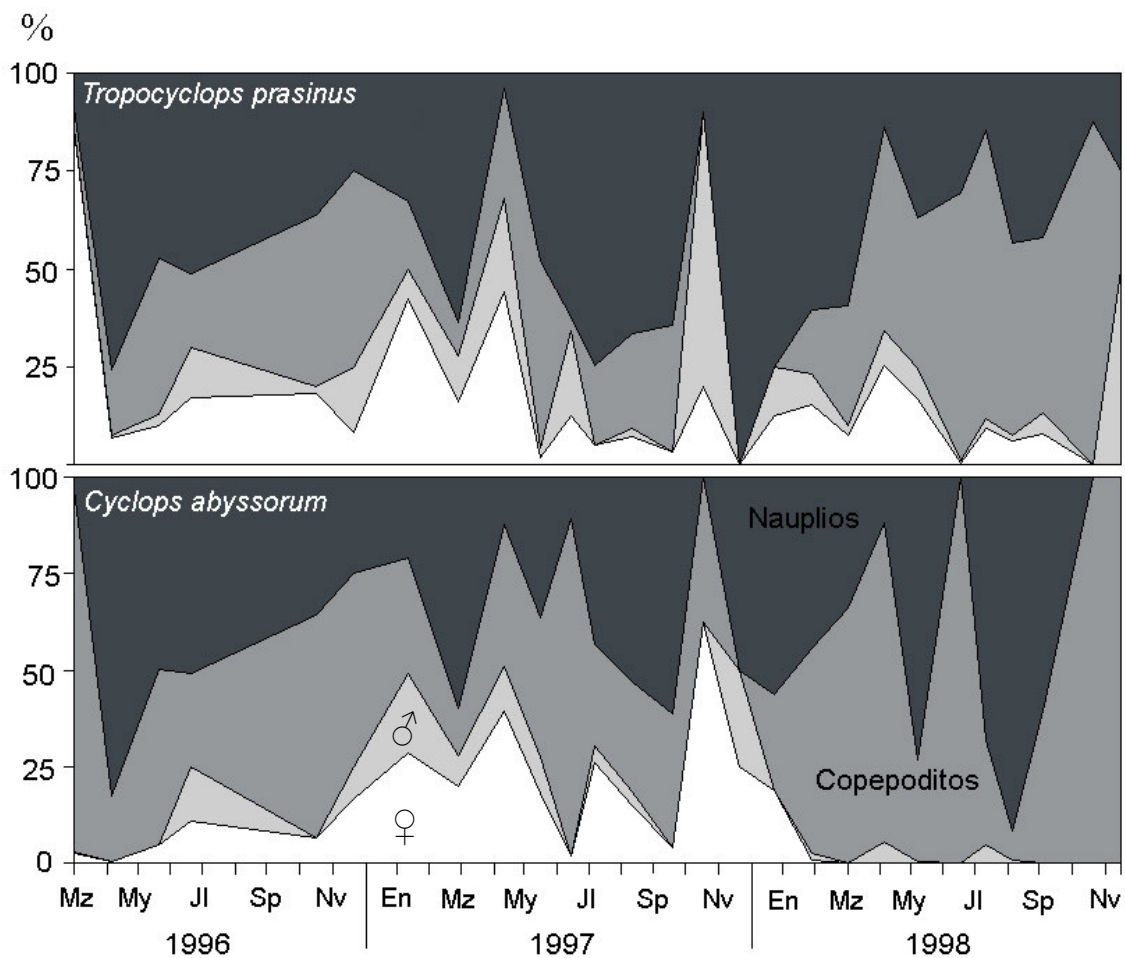


Figura 36. Porcentajes referidos a los diferentes estados de desarrollo de las dos especies de copépodos encontrados en la laguna de La Cruz.

#### IV.4.2.2. VARIACIÓN ESPACIO-TEMPORAL: ANÁLISIS DE LAS MUESTRAS CON BOTELLAS HIDROGRÁFICAS

En este apartado se comentaran los resultados obtenidos para cada una de las especies de crustáceos encontradas en el perfil vertical de la laguna de La Cruz a lo largo de los tres años estudiados. En el Apéndice 6 se encuentran los datos detallados por profundidades para los crustáceos y en el Apéndice 8 se muestra la ocurrencia, la media, la frecuencia y el valor máximo de los rotíferos encontrados en estas mismas muestras.

##### IV.4.2.2.1. CLADÓCEROS

El análisis de los cladóceros en estas muestras conlleva a unos resultados coincidentes con los presentados en el apartado anterior (Fig. 34) en lo que respecta a su distribución temporal. Es decir, los cladóceros presentan una gran variación estacional e interanual, estando su presencia limitada a determinadas épocas durante el periodo de estudio.

En la figura 37 se muestran las isólineas para la especie *Daphnia longispina*, esta especie muestra un claro retroceso a lo largo de los tres años de estudio, en el año 1996 presenta un máximo de 27 ind/l mientras que en el año 1997 disminuye fuertemente su presencia siendo su máximo de 7 ind/l y en el año 1998 solo se encontró un único individuo en una muestra del mes de agosto. La distribución estacional de esta especie indica que presenta máximos más bien estivales. En el año 1996 en el que la especie fue más frecuente inició su aparición a mediados de primavera con máximos a finales de verano y otoño. En el año 1997 la especie está muy limitada al periodo de finales de primavera y mediados de verano, es decir, no aparece en el mes de Abril y ya no se encuentra después del mes de octubre y en el año 1998 solo se encontró en el mes de agosto y con muy escasa abundancia. Respecto a su distribución vertical, tiende a concentrarse en el metalimnion, especialmente evidente en otoño. Durante el primer año en el que es dominante en el mes de julio, durante el mediodía que es cuando se recogieron las muestras, cuando la laguna está estratificada la especie está concentrada principalmente a una profundidad de 9 m en el metalimnion, pero en el mes de octubre cuando en la laguna empieza a deshacerse la termoclina, esta especie tiene también una población superficial que se sitúa a una profundidad de 4 m, aproximadamente en la

termoclina diaria. Bien entrado el otoño durante el período de mezcla se sitúa en capas más profundas sobre los 14 m coincidiendo con la profundidad de extinción del oxígeno. En todos los períodos que aparece esta especie se sitúa en la profundidad donde se forma un gradiente de densidad, y probablemente donde hay una mayor cantidad de fitoplancton, sobretodo de nano y picoplancton, (Camacho *et al.*, 2003a) que puede servir de alimento a *D. longispina*.

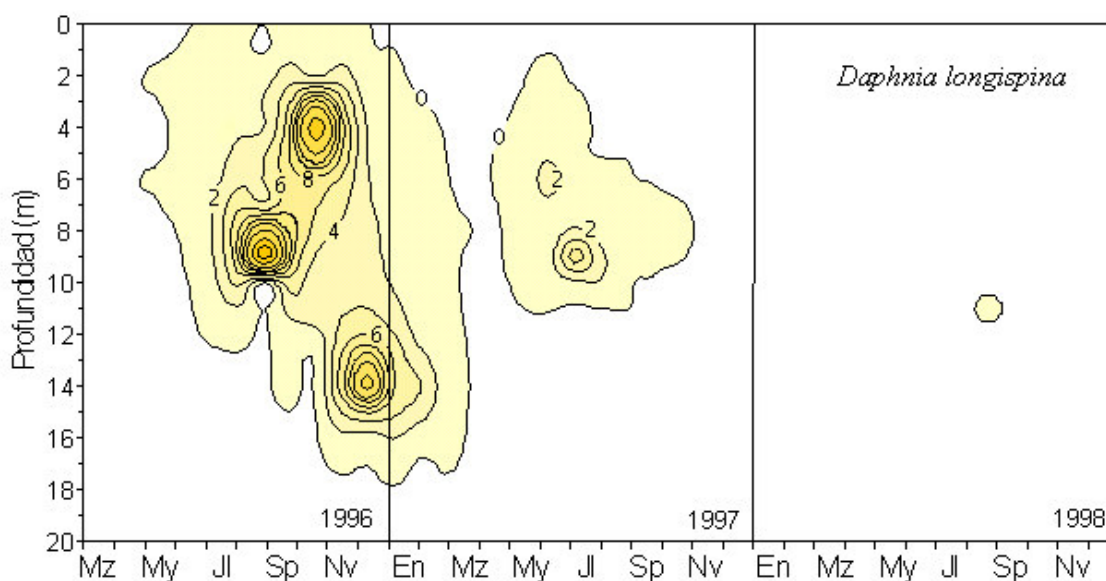


Figura 37. Isolíneas de los individuos  $l^{-1}$  de *Daphnia longispina*.

En la figura 38 se representa la distribución de la especie *Ceriodaphnia dubia*, que al igual que *D. longispina* también muestra una disminución a lo largo del período de los tres años estudiados, siendo el año 1996 en el que hay una mayor presencia alcanzando un máximo de 57 ind/l en el mes de julio. Durante este año de mayor abundancia esta especie aparece en la laguna desde principios de primavera hasta principios de septiembre, desarrollándose en el plancton más tempranamente que las otras dos especies de cladóceros. En el año 1997 la población disminuyó considerablemente con respecto al año anterior presentando dos máximos uno en julio con 14 ind/l y otro en octubre con 13 ind/l. En el año 1998 la población está restringida

al verano y el máximo de densidad es inferior al de los años anteriores siendo éste de 12 ind/l en el mes de agosto. La presencia de *C. dubia* en la laguna de La Cruz cada año es más tardía (igual que con los datos de las redes, Fig.34) los máximos de población de esta especie suceden un poco después de la formación de los fenómenos blancos de la laguna, esto podría explicar porque en el año 1997 la población presenta dos máximos, justo después de los dos fenómenos blancos ocurridos ese año en contraposición con *Diaphanosoma brachyura* que disminuye después de estos eventos. La influencia que pudiera tener este fenómeno y que se comentará más adelante, de todas maneras los cambios en el tiempo obedecen también a la variación estacional de las especies debida a otros factores. Esta especie sitúa su máximo durante el año 1996 aproximadamente a una profundidad de 7 m. En el año 1997 en verano continúa estableciéndose en la termoclina, situándose en este año sin *Daphnia* más superficialmente probablemente en la termoclina diaria cuando se inicia la mezcla vertical. En 1998 está situada un poco más profunda a unos 9 m, situándose siempre a lo largo de los tres años en la parte más baja del metalimnion, éste en el año 1998 es un poco más ancho y alcanza una profundidad mayor que en el resto de años anteriores lo que explica que este año esté situada un poco más abajo.

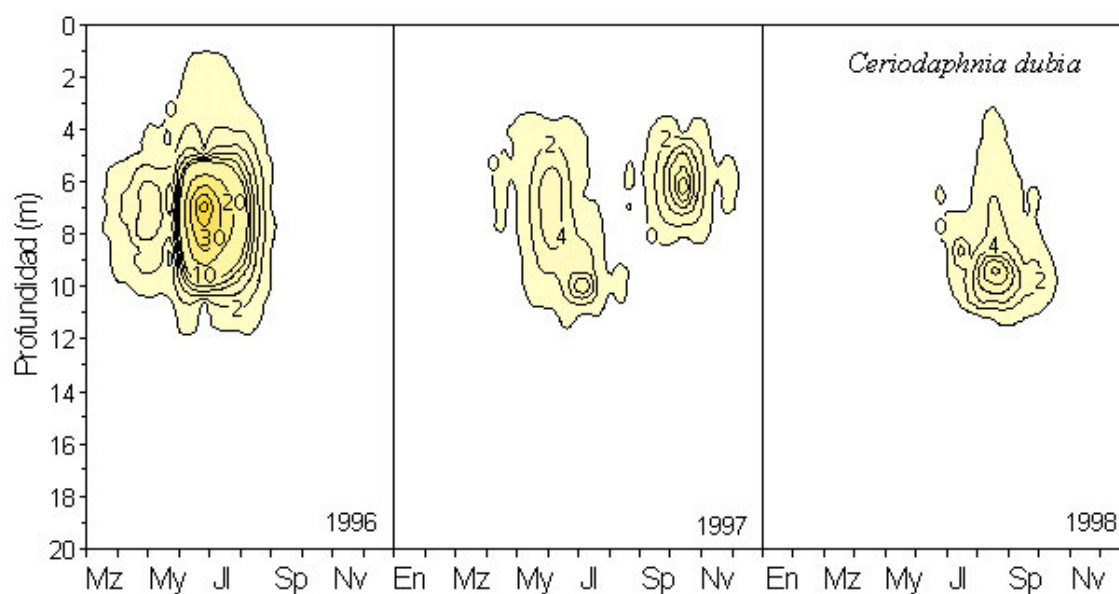


Figura 38. Isolíneas de los individuos  $l^{-1}$  de *Ceriodaphnia dubia*.

En la figura 39 se muestran las isolíneas de la especie *Diaphanosoma brachyura*, y a diferencia de las otras dos anteriores su población incrementó notablemente durante el período de estudio. En el año 1996 presenta un máximo de 25 ind/l durante el mes de septiembre, en el año 1997 su población ha aumentado presentando un máximo de 133 ind/l en el mes de junio y en el año 1998 alcanza un máximo de 460 ind/l en el mes de julio. El desarrollo de la población es claramente estival y al igual que sucedía con *C. dubia* también se observa que la aparición de esta especie en la laguna cada año es un poco más tardía (igual que en los datos de las redes, Fig. 34). En cuanto a la distribución vertical en la laguna tiende a concentrarse fundamentalmente en el epilimnion, siendo más superficial que las otras dos especies aunque sus máximos se encuentren en el metalimnion. Al igual que ocurría con *C. dubia*, en los años 1996-97 los máximos se sitúan algo más superficialmente que en el año 1998. También se observa que esta especie va disminuyendo el número de organismos que están en la superficie según van pasando los años, de modo que en el año 1996 hay organismos en la superficie durante todo el período en que está presente la especie, es decir desde marzo hasta octubre, en el año 1997 están en la superficie desde abril a agosto y en el año 1998 desde mayo a julio. Las tres especies presentan distribuciones alternantes o excluyentes unas de otras y sus máximos de población nunca coinciden. Esto también ha sido descrito para tres especies de cladóceros en el lago Bracciano (Ferrara *et al.*, 2002).

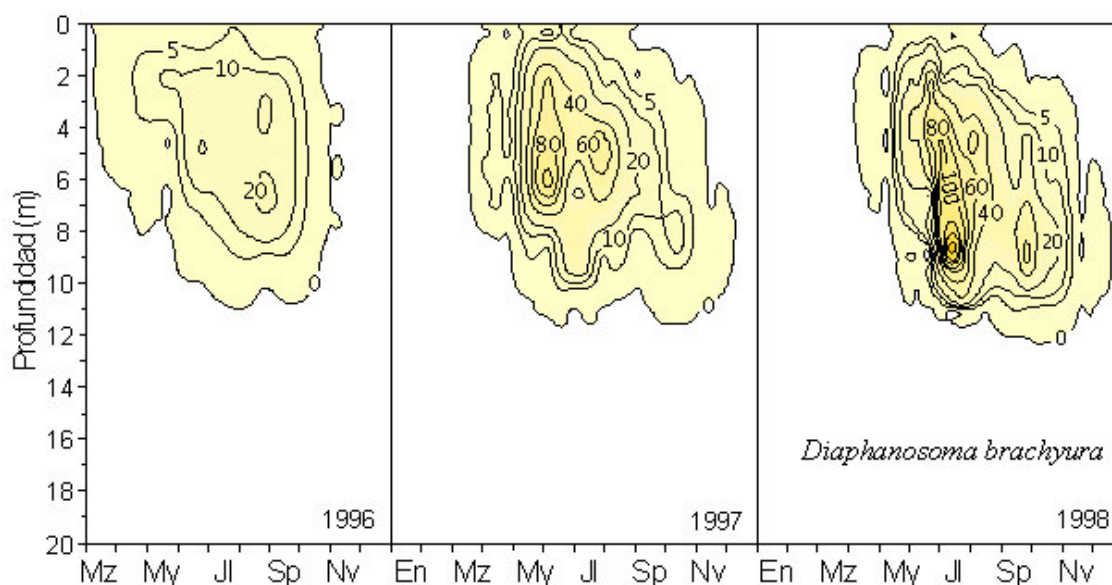


Figura 39. Isolíneas de los individuos  $l^{-1}$  de *Diaphanosoma brachyura*.

En la Tabla 16 se muestran los datos referidos a la reproducción y fertilidad de las tres especies de cladóceros. En *D. brachyura* dado que se trata de una especie típicamente estival encontramos que el mayor tanto por ciento de hembras ovígeras se presenta a finales de la primavera que van seguidas poco después de los valores altos de la relación huevos / hembra que, en general, preceden a los máximos de densidad poblacional. Esta especie presenta una fertilidad de uno a tres huevos por puesta en la laguna de La Cruz, siendo el valor medio de dos huevos por puesta, otros autores han encontrado una fertilidad aproximada entre dos y tres huevos (Margalef, 1953 y Miracle, 1976). En los meses de otoño-invierno la población es prácticamente nula, y hasta principios de primavera no comienza a desarrollarse la población, que en parte podría proceder de la eclosión de los efipios dejados por las generaciones del año anterior, aunque no se pudo constatar la presencia de efipios en las muestras en la columna de agua del centro de la laguna, en esta especie no se han encontrado nunca ni efipios ni machos. Las primeras hembras ovígeras no se encontraban hasta finales de primavera, en el año 1998 (Tabla 16) podemos observar con mayor detalle los períodos de fertilidad de esta especie, las hembras presentan huevos desde principios de mayo hasta finales de septiembre siendo junio el mes que mayor número de hembras ovígeras presenta en los tres años estudiados. En dicho año 1998 en agosto también hay un pico de producción de huevos, especialmente desde junio a mediados de verano, se da el mayor número de huevos por puesta (huevos / hembras ovígeras). Sin embargo, el desarrollo de los huevos está muy relacionado con la temperatura (Hutchinson, 1967), por eso encontramos un gran número de huevos en los meses de verano pero no de hembras ovígeras, puesto que al disminuir el periodo de desarrollo pasan enseguida a estadios juveniles y la población presenta las características de una población en crecimiento con una menor proporción de adultos. Esto sin embargo presenta una variación cíclica con periodos con un mayor índice de huevos por hembra en las épocas de menor densidad de población y por tanto de menor crecimiento, es decir, menor proporción de juveniles.

En *C. dubia* encontramos el mayor número de hembras ovígeras a principios de verano un poco más tardío que el de *D. brachyura*, coincidiendo con los valores altos de la relación huevos / hembra precediendo normalmente a los valores altos de la población, a excepción del mes de septiembre de 1997 en que la población presenta un segundo máximo después del fenómeno blanco y no se encontraron hembras ovígeras



en esta fecha, y hacia finales del verano la población es prácticamente nula. En noviembre de 1996 y en agosto de 1998 se encontraron hembras con efipios, pero no se encontraron machos. Esta especie presenta una fertilidad de uno a cinco huevos por puesta, siendo el valor medio de dos huevos por puesta. La reproducción sexual parece darse durante periodos más largos en esta especie teniendo lugar ya en los máximos de densidad y no solamente al final de su periodo de desarrollo.

*D. longispina* tiene sus máximos de fertilidad un poco más tarde que las dos especies anteriores, solo en el año 1996 la relación de hembras ovígeras respecto del total de hembras es máxima en septiembre coincidiendo con la mayor producción de huevos y la presencia de machos se da en otoño; en el año 1997 encontramos en marzo una hembra ovígera que presentaba en este momento la mayor fertilidad encontrada para esta especie, siendo cuatro el número de huevos por puesta y en verano encontramos otro máximo de fertilidad, encontrándose machos en el mes de julio; esta especie presenta un gran retroceso en la laguna de La Cruz y en el año 1998 solo se encontró una hembra ovígera en el mes de agosto. Esta especie presenta una fertilidad de uno a cuatro huevos siendo el valor medio de dos huevos por puesta. Los machos aparecen al final del desarrollo de la especie en el plancton desapareciendo poco después.

Tabla 16. Número de hembras por m<sup>2</sup> (♀), porcentaje de hembras ovígeras respecto del total de hembras respecto del total de hembras ovígeras (H / ♀<sub>ov</sub>), número de huevos respecto del total de huevos respecto del total de hembras ovígeras (% ♀<sub>ov</sub> / ♀), número de huevos o embriones por m<sup>2</sup> (H), número de huevos respecto del total de hembras ovígeras (H / ♀<sub>ov</sub>), número de huevos respecto del total de hembras (H / ♀), número de huevos o embriones máximo observado dentro en la cámara incubadora (H<sub>máx</sub>), en las tres especies de cladóceros. Además se indican los ejemplares encontrados por muestra (E) y la relación entre hembras y machos (♀ / ♂) en las especies en las que se ha encontrado machos.

Fecha	<i>Diaphanosoma brachyura</i>				<i>Ceriodaphnia dubia</i>				<i>Daphnia longispina</i>									
	♀	% ♀ <sub>ov</sub> /♀	H	H/♀ <sub>ov</sub>	H <sub>máx</sub>	♀	% ♀ <sub>ov</sub> /♀	H	H/♀ <sub>ov</sub>	H <sub>máx</sub>	E	♀	% ♀ <sub>ov</sub> /♀	H	H/♀ <sub>ov</sub>	H/♀	♀/♂	H <sub>máx</sub>
23-Mz	0	-	0	-	-	0	-	0	-	-	-	0	-	0	-	-	-	-
27-Ab	1.071	0	0	0	-	0	-	0	-	-	-	0	-	0	-	-	-	-
11-Jun	28.558	3,8	3.214	3	0,1	5	2.115	0	0	-	-	769	0	0	-	0	-	-
11-Jul	101.667	0,4	889	2	0,01	-	167.095	5,3	17.778	2	0,11	3	4.603	9,7	889	2	0,2	-
15-Sep	115.675	0,2	1.111	4	0,01	-	476	0	0	-	-	44.643	18,5	19.524	2,4	0,4	-	3
07-Nov	1.587	0	0	0	-	-	1.508	21,1	0	0	-	1	86.683	4,8	8.889	2,2	0,1	50
16-Dic	0	-	0	-	-	317	0	0	-	-	-	67.187	11,0	17.857	2,4	0,3	85	3
06-Feb	0	-	0	-	-	0	-	0	-	-	-	16.429	0	0	-	0	-	-
25-Mz	397	40	159	1	0,4	1	0	-	0	-	-	317	100	1.270	4	4	-	4
08-May	5.397	5,9	952	3	0,2	3	1.587	40	1.905	3	1,2	4	0	0	-	-	-	-
10-Jun	554.603	0,1	1.270	4,0	0,002	3	26.349	13,0	6.190	2,8	0,23	4	10.873	2,2	238	1	0,02	-
10-Jul	281.071	0,2	1.032	2,4	0,004	2	12.738	3,7	556	1,2	0,04	2	7.579	10,5	1.429	1,8	0,2	0,1
01-Ag	289.206	0,2	516	1	0,002	1	0	-	0	-	-	0	7.024	39,5	3.770	1,4	0,5	-
05-Sep	70.595	3,3	4.286	1,9	0,1	2	0	-	0	-	-	873	40,9	714	2	0,8	-	2
14-Oct	40.635	0	0	0	-	-	26.154	0	0	-	-	769	0	0	-	0	-	-
12-Nov	3.730	0	0	0	-	-	0	-	0	-	-	0	-	0	-	-	-	-
15-Dic	0	-	0	-	-	0	-	0	-	-	-	317	0	0	-	0	-	-
20-Ene	0	-	0	-	-	0	-	0	-	-	-	0	-	0	-	-	-	-
25-Feb	0	-	0	-	-	0	-	0	-	-	-	0	-	0	-	-	-	-
01-Mar	1.111	0	0	0	-	-	0	-	0	-	-	0	-	0	-	-	-	-
06-May	2.963	37,5	2.963	2,7	1	3	0	-	0	-	-	0	-	0	-	-	-	-
09-Jun	122.593	5,4	15.185	2,3	0,1	3	185	0	0	-	-	0	-	0	-	-	-	-
16-Jun	390.046	9,5	108.056	2,9	0,3	4	1.852	20	0	2	0	2	0	0	-	-	-	-
23-Jun	554.167	1,7	27.500	2,9	0,05	3	370	0	0	-	-	0	-	0	-	-	-	-
30-Jun	911.917	2,4	73.565	2,8	0,1	3	3.750	11,1	0	3	0	3	0	0	-	-	-	-
07-Jul	1.088.500	1,7	44.444	2,7	0,05	4	6.852	0,0	0	-	0	5	0	0	-	-	-	-
13-Jul	489.907	1,8	22.130	2,5	0,05	3	3.565	32	0	1,8	0	3	0	0	-	-	-	-
21-Jul	525.324	1,0	15.417	2,9	0,03	3	6.852	6,8	0	2	0	2	0	0	-	-	-	-
28-Jul	437.407	3,8	44.444	2,7	0,1	3	21.574	23,6	278	2	0,01	3	0	0	-	-	-	-
01-Ag	276.204	2,2	17.083	2,8	0,1	3	19.444	8,1	370	1,7	0,02	2	0	0	-	-	-	-
03-Ag	402.037	2,2	22.685	2,6	0,1	3	22.037	11,8	0	2,8	0	3	0	0	-	-	-	-
06-Ag	257.454	2,1	13.241	2,5	0,1	2	27.963	14,7	0	3,2	0	4	0	0	-	-	-	-
10-Ag	175.000	7,8	36.435	2,7	0,2	3	25.509	10,2	139	3,4	0,01	2	1	278	50	4	2	4
18-Ag	195.833	2,4	12.454	2,6	0,1	2	20.833	9,8	0	2,2	0	2	0	0	-	-	-	-
31-Ag	129.907	4,9	14.815	2,3	0,1	2	3.981	14,0	0	3	0	2	0	0	-	-	-	-
17-Sep	311.620	1,2	10.231	2,7	0,03	2	7.130	13,6	0	1,7	0	2	0	0	-	-	-	-
30-Sep	91.667	0,4	741	2	0,01	2	0	-	0	-	-	0	-	0	-	-	-	-
02-Nov	1.481	0	0	0	-	-	0	-	0	-	-	0	-	0	-	-	-	-
15-Dic	0	-	0	-	-	0	-	0	-	-	-	0	-	0	-	-	-	-

#### IV.4.2.2.2. COPÉPODOS

Los copépodos tienen una población permanente en la laguna pero presentan ciclos de vida muy marcados según las estaciones del año y variables en los diferentes años.

En la figura 40 se muestran los adultos y copepoditos y en la figura 41 los nauplios de la especie *Tropocyclops prasinus*. Los valores máximos de los nauplios están situados a una profundidad de 3 m en los tres años situándose en el epilimnion justo encima de la termoclina, mientras que los adultos y copepoditos están concentrados en posición ligeramente inferior en el metalimnion, en mayo-junio están a una profundidad de 4 m, coincidiendo con la parte más alta de la termoclina.

En estas gráficas se ve muy bien que: (1) Durante los períodos de mezcla esta especie se encuentra muy reducida y está distribuida por toda la columna. (2) A finales de primavera se empieza a desarrollar marcadamente presentando un máximo en mayo-junio superficial que se sitúa en la zona de la termoclina más o menos incipiente. (3) Después de este máximo primaveral hay una caída de la población que se rehace a mediados de verano con un pico en julio-agosto distribuyéndose más ampliamente en profundidad y tendiendo a formar dos máximos claros, uno más importante y más superficial (aunque ligeramente más profundo que el de primavera) situándose en la parte alta del metalimnion y otro en la parte baja del metalimnion y cerca del gradiente óxico - anóxico, este máximo profundo tiende luego a permanecer durante finales de verano en esta zona mientras que la población superficial disminuye mucho hasta el mínimo de otoño-invierno.

En el año 1996 la población presenta un máximo de 261 ind/l durante el mes de septiembre, mientras que en año 1997 la población se triplica alcanzando su valor máximo en 777 ind/l durante el mes de junio y en el año 1998 disminuye nuevamente la población siendo su máximo de 394 ind/l distribuyéndose por toda la columna.

Respecto a la otra especie de copépodo *Cyclops abyssorum*, en las figuras 42 y 43 se muestra respectivamente la distribución de los adultos y copepoditos y la de los nauplios.

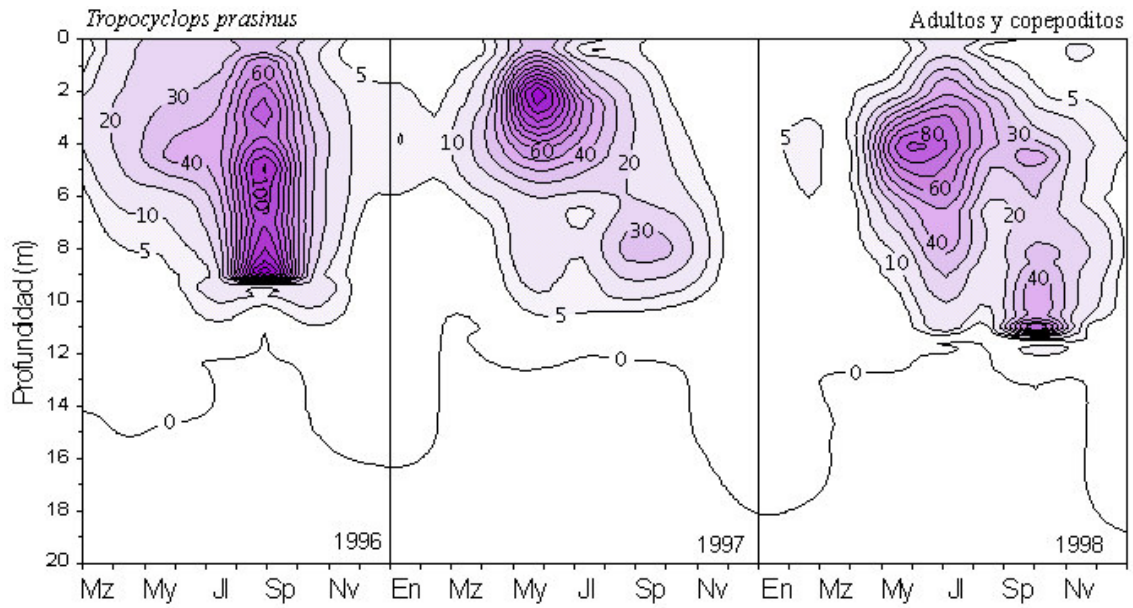


Figura 40. Isolíneas de los individuos  $l^{-1}$  de *Tropocyclops prasinus*, se han sumado los adultos y los copepoditos.

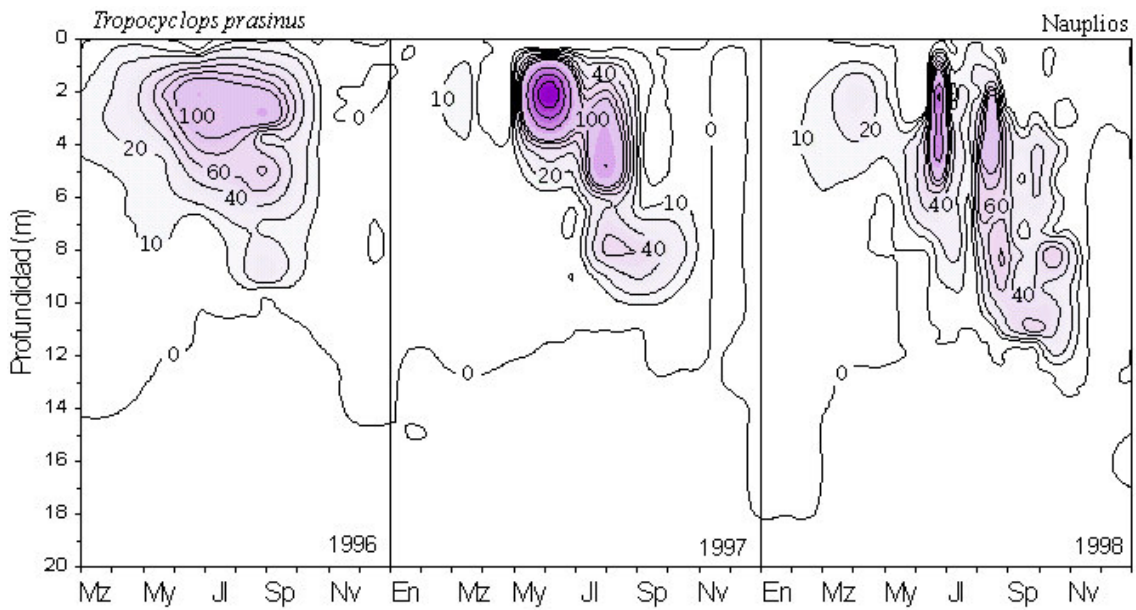


Figura 41. Isolíneas de los individuos  $l^{-1}$  de *Tropocyclops prasinus* (nauplios).

En esta especie se observa un aumento paulatino de la densidad de población en los tres años de estudio. En el año 1996 hay un máximo de 25 ind/l, mientras que en el año 1997 encontramos un máximo de 29 ind/l y en el año 1998 es de 105 ind/l, distribuyéndose por toda la columna de agua en los períodos de mezcla y desplazándose a capas más profundas y frías durante la estratificación. Esta especie tiene un ciclo de vida cuyo desarrollo empieza más tempranamente que el de *T. prasinus* con un máximo a finales de invierno (marzo) distribuyéndose por todo el mixolimnion excepto en la superficie, a medida que avanza la primavera los adultos y copepoditos se concentran en la zona del metalimnion, a una profundidad de 6 m en los meses de abril y mayo en los tres años. Después de este crecimiento de primavera hay un mínimo con uno o dos máximos secundarios en verano, situándose a una mayor profundidad (10-12 m) según la posición del metalimnion en esta época. En verano de 1998 se forma una población superficial a mediados de verano y otra profunda a finales de esta estación del año. Luego la población baja drásticamente a los mínimos otoñales a una profundidad de 10 m a finales de verano en los años 1997-98. Por otro lado los nauplios son más superficiales y se concentran en la zona del epilimnion justo por encima de la termoclina en el año 1996 a una profundidad de 3 m en el mes de mayo y un poco más abajo a 4 m en septiembre, en el año 1997 están situados principalmente en la zona media del metalimnion, conforme va aumentando la profundidad del metalimnion los organismos van aumentando su profundidad y en el año 1998 en marzo los nauplios se sitúan en el epilimnion a unos 3 m de profundidad y en los meses de julio y septiembre están en el metalimnion.

En la figura 44 se muestra la distribución de las dos especies de copépodos a lo largo del período de estudio, separando los diferentes estados de desarrollo, nauplios, copepoditos y adultos, además los machos y las hembras se representan aparte dado que su número es muy bajo en relación con los otros estadios. La especie *Tropocyclops prasinus* es mucho más abundante que *Cyclops abyssorum* de un orden superior. A pesar de que estas especies coexisten en el tiempo, sus máximos de población se encuentran en diferentes épocas. El máximo reproductivo e inicio del desarrollo de la población de *Cyclops abyssorum* es a finales de invierno principios de primavera mientras que la especie *Tropocyclops prasinus* tiene su máximo más retrasado a finales de primavera principios de verano. Después de este periodo se produce un mínimo de duración relativamente corta, que va seguido de uno o dos picos de población en verano.

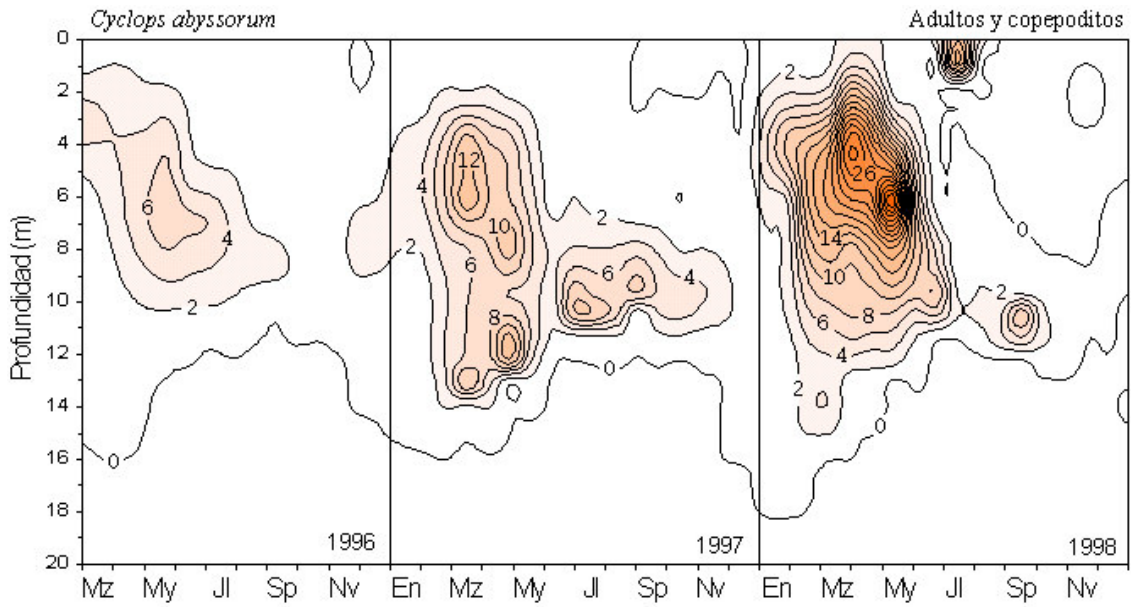


Figura 42. Isolíneas de los individuos  $I^1$  de *Cyclops abyssorum*, se han sumado los adultos y los copepoditos.

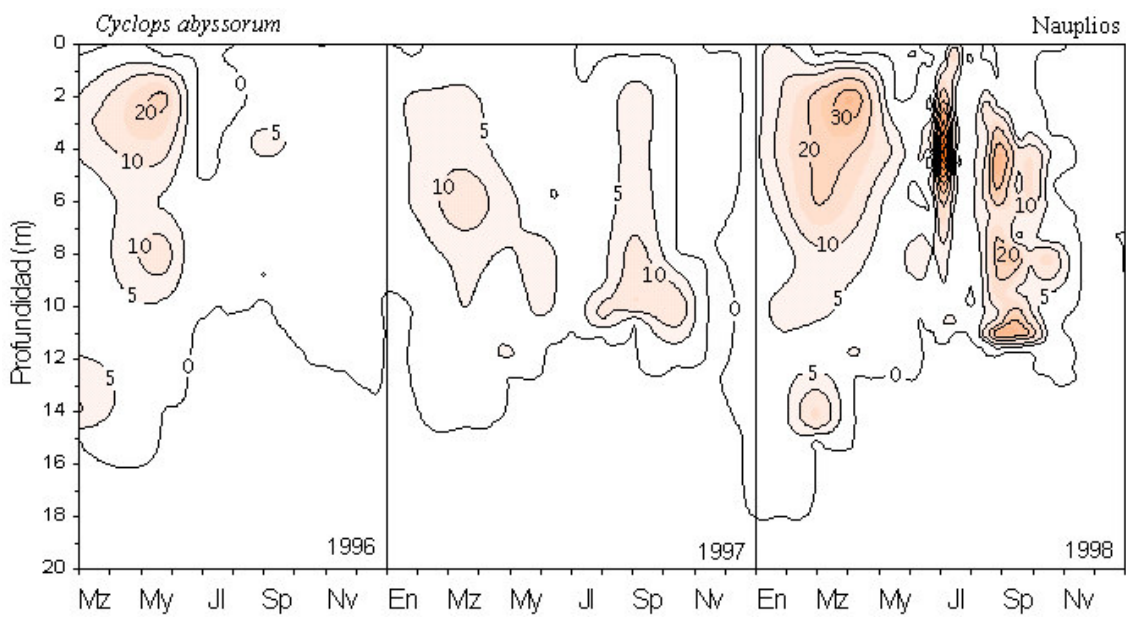


Figura 43. Isolínea de los individuos  $I^1$  de *Cyclops abyssorum* (nauplios).

El intervalo entre picos es mucho más corto en *T. prasinus*. En las muestras de 1998 año en el que se realizaron un mayor número de muestreos con una menor periodicidad se observa que en la época estival ambas especies tienen varias generaciones, después del desarrollo de los adultos hay un aumento de los nauplios y posteriormente un aumento de los copepoditos seguido de un desarrollo de éstos hacia adultos y éstos forman una nueva generación. En la especie *T. prasinus* se observan tres generaciones entre abril y septiembre en cambio *C. abyssorum* presenta dos generaciones en un intervalo mayor desde febrero-marzo hasta septiembre. En los meses de otoño en *C. abyssorum* y otoño-invierno en *T. prasinus* de los tres años, la población se mantiene con mínimos bajos con una reproducción muy limitada y un tiempo de generación y desarrollo muy largo de manera que no hay una nueva generación hasta los picos de crecimiento de población mencionados. En el año 1997 se observan dos generaciones estivales para *T. prasinus* y una para *C. abyssorum* y en el año 1996 no se aprecia el cambio de una generación a otra, este año los muestreos tuvieron una mayor periodicidad lo que dificulta el seguimiento de los diferentes estadios de desarrollo de estas especies cuyo período de desarrollo completo es mucho más rápido a temperaturas altas. La gran producción de huevos en agosto (Tabla 17) que da pocos adultos después, puede ser indicación de que algunos copepoditos entren en diapausa. El que algunos copepoditos puedan enterrarse en el sedimento a finales de verano-otoño y permanecer aquí durante cierto tiempo y posteriormente salir en la época primaveral del sedimento y continuar su desarrollo, puede hacer que se solapen varias generaciones y resulta muy difícil interpretar los resultados.

En la Tabla 17 se muestran los datos referidos a la fertilidad de las dos especies de copépodos. El número encontrado de individuos adultos en *C. abyssorum* ha sido muy bajo, por lo que los datos referidos a distribución sexual no tienen una significación elevada. En el año 1996 no se encontró ninguna hembra ovígera y la razón entre hembras y machos indicaba una mayor proporción de hembras, lo que no sucedía en los años siguientes. En los años 1997 y 98 se observa que el número de huevos por hembra es mayor en los meses de verano que en los de invierno por lo que hay un crecimiento más rápido de la población y también un desarrollo más rápido, con lo que el número de individuos total no es mayor y la población tiene una mayor proporción de estadios más tempranos. Parece hacer dos generaciones diferentes la de invierno y la de verano, que sobreviven con desarrollo lento y reproducción limitada, igualmente se da una escasa

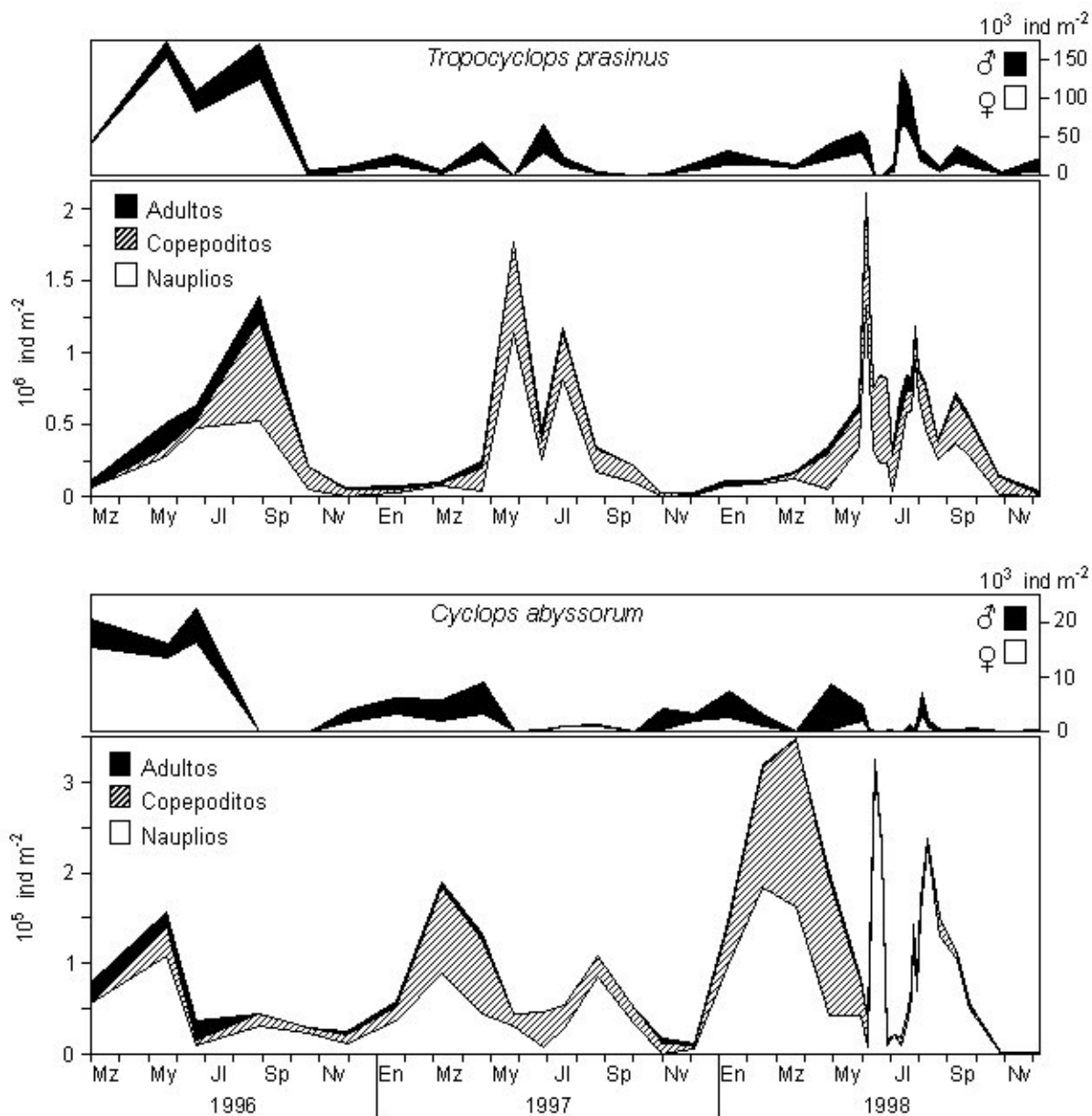


Figura 44. Distribución temporal de las dos especies de copépodos. Datos integrados del total de la columna de agua ( $\text{ind m}^{-2}$ ). En la parte superior de ambas gráficas se representan las hembras y los machos en una escala inferior.

aunque en los años 1996 y 97 no se encontraran hembras ovígeras en el período invernal presencia de machos que se mantiene por el mantenimiento de unos mismos individuos durante esta estación del año. A finales de primavera y principios de verano comienza otro período reproductivo siendo el número de huevos por saco menor que en los períodos de reproducción de verano e invierno. La superioridad numérica de los machos, en general, tiene lugar en los períodos de actividad reproductora elevada.



Chapman (1972) observó que los machos de esta especie eran más numerosos que las hembras a mediados de agosto, mientras que desde finales de agosto fueron las hembras las que dominaban. En la laguna de La Cruz, se observa que el balance anual (para los tres años) en número de individuos adultos es a favor de los machos sobre las hembras, obteniéndose un valor de 0.98 para la relación hembras / machos, esto mismo fue observado por Miracle (1976) en el lago de Banyoles. A pesar de esto las hembras pueden tener varias puestas con una sola fecundación (Margalef, 1983). La fecundidad de las hembras es bastante elevada en la laguna de La Cruz, de unos diez a cuarenta huevos por saco, otros autores han descrito una fecundidad bastante menor para esta especie, entre ocho y doce huevos por saco (Lindberg, 1950 y Miracle, 1976). El valor medio de huevos por saco encontrado en la laguna de La Cruz para esta especie es de 26.5 huevos por saco. El hecho de que esta especie presente un número de huevos tan elevado implica que las hembras necesitan un mayor tiempo para la formación de los mismos. Las hembras ovígeras de esta especie se sitúan siempre en capas profundas, en los meses de verano están a una profundidad de 11 m en la parte más baja del metalimnion, mientras que en los meses de invierno están aproximadamente a unos 15 m de profundidad, coincidiendo con la profundidad de extinción del oxígeno.

En la especie *T. prasinus* encontramos el período reproductivo más importante en verano donde la producción de huevos es máxima, coincidiendo en general, con un número de machos también elevado. En general en otoño y principios de invierno encontramos que el número de hembras es superior al de los machos y también después de los periodos reproductivos o picos de producción de huevos. Las hembras pueden producir varias puestas derivadas de una sola fecundación anterior, realizada durante el período reproductivo (Miracle, 1976) por lo que podemos encontrar que la relación entre hembras / machos sea menor en general, en los períodos justo antes de la mayor producción de huevos pero mayor al finalizar estos periodos y en las épocas menos favorables. La fertilidad de esta especie varía entre uno y siete huevos por saco, presentando los valores más elevados en primavera en los tres años estudiados y siendo el valor medio de huevos por saco de 3.6. En el año 1998 dado que los muestreos se realizaron con mayor frecuencia se puede observar que el número de huevos varía produciéndose unos valores más altos cada 15 días aproximadamente, con lo que su ciclo de vida podría durar este período. El balance anual (para los tres años) en número de individuos adultos es a favor de las hembras obteniéndose un valor de 1.1 para la

relación hembras / machos. Las hembras ovígeras de esta especie a diferencia de las de *C. abyssorum*, se encuentran en capas superficiales a lo largo de todo el año, situándose a una profundidad aproximada de 4 m, por encima del metalimnion o justo en su parte más alta.

Tabla 17. Número de hembras por m<sup>2</sup> (♀), número huevos por m<sup>2</sup> (H), número medio de huevos por saco (H / s), número de huevos respecto al número total de hembras (H / ♀), la relación entre hembras y machos (♀/ ♂), si solo hay machos (M) y si solo hay hembras (F) y el número mínimo y máximo de huevos por saco para *C. abyssorum* y el número máximo de huevos por saco para *T. prasinus* (H<sub>p</sub>).

	<i>Cyclops abyssorum</i>							<i>Tropocyclops prasinus</i>					
	Fecha	♀	H	H / s	H / ♀	♀/ ♂	H <sub>máx</sub>	♀	H	H / s	H / ♀	♀/ ♂	H <sub>máx</sub>
1996	23-Mz	16984	0	-	0	3.2	-	44960	133333	3.9	3	20.2	6
	27-Ab	0	0	-	-	M	-	2143	19286	4.5	9	F	5
	11-Jn	13365	0	-	0	5.1	-	157115	55952	4.2	0	7.7	7
	11-Jl	15952	0	-	0	2.8	-	86302	0	-	0	2.9	-
	15-Sp	0	0	-	-	-	-	125437	6190	2.5	0	2.8	3
	07-Nv	0	0	-	-	-	-	952	0	-	0	0.2	-
	16-Dc	1508	0	-	0	0.7	-	4444	0	-	0	0.5	-
1997	06-Fb	3095	0	-	0	1.1	-	14286	1270	2.0	0	1.1	3
	25-Mz	2063	0	-	0	0.6	-	1746	0	-	0	0.3	-
	08-My	2698	6349	10	2	0.5	10	26032	56190	5.5	2	1.2	6
	10-Jn	0	0	-	-	-	-	0	0	-	-	-	-
	10-Jl	0	0	-	-	M	-	36786	148056	4.2	4	0.9	6
	01-Ag	833	10794	17	13	F	12-22	12063	20556	3.4	2	1.0	4
	05-Sp	952	0	-	0	3.4	-	2857	0	-	0	1.2	-
	14-Oc	0	0	-	-	-	-	0	0	-	-	M	-
	12-Nv	0	0	-	0	M	-	0	0	-	-	M	-
	15-Dc	1746	0	-	0	1.2	-	7778	0	-	0	1.1	-
1998	20-En	2963	57857	27	20	0.6	20-30	13373	0	-	0	0.7	5
	25-Fb	694	34537	29	50	0.3	28-30	13704	46667	4.2	3	1.9	5
	01-Ab	0	0	-	-	-	-	9815	55926	4.0	6	3.3	6
	06-My	185	0	-	0	0.02	-	20556	58889	5.0	3	1.0	7
	09-Jn	1852	0	-	0	0.6	-	31852	42037	3.7	1	1.2	6
	16-Jn	0	0	-	-	M	-	19861	64167	3.7	3	0.8	6
	23-Jn	0	0	-	-	-	-	0	0	-	-	-	-
	30-Jn	0	0	-	-	-	-	0	0	-	-	-	-
	07-Jl	185	6111	17	33	1.0	16-17	1296	1481	4.0	0	0.3	4
	13-Jl	0	0	-	-	-	-	4861	15926	3.6	3	0.4	5
	21-Jl	0	0	-	-	-	-	71343	158472	3.3	2	1.0	5
	28-Jl	370	0	-	0	0.5	-	61574	63148	2.8	1	1.1	4
	01-Ag	93	2778	30	30	0.2	30	51157	45833	2.5	1	1.0	6
	03-Ag	0	0	-	-	M	-	46296	71343	2.5	2	1.3	4
	06-Ag	1157	43519	29	38	0.6	20-40	33843	36574	2.6	1	1.2	5
	10-Ag	2731	99583	33	36	0.6	28-40	18935	20000	2.6	1	1.3	4
	18-Ag	324	12037	33	37	0.2	28-40	13148	26852	3.0	2	1.0	5
31-Ag	93	5370	29	58	0.3	28-30	7315	1667	3.0	0	0.9	3	
17-Sp	46	2593	28	56	0.3	28	16204	26296	2.7	2	0.7	4	
30-Sp	0	0	-	-	M	-	17222	20648	2.6	1	0.6	4	
02-Nv	0	0	-	-	-	-	1111	0	-	0	0.3	-	
15-Dc	0	0	-	-	M	-	4444	0	-	0	0.3	-	

### IV.4.2.3. CAMBIOS POBLACIONALES DURANTE EL FENÓMENO BLANCO

Para estudiar con mayor profundidad los cambios que tienen lugar en las poblaciones zooplanctónicas durante el fenómeno blanco se realizaron muestreos más frecuentes durante el verano de 1998. A partir del 9 de junio se realizaron muestreos semanales hasta el día que ocurrió el fenómeno blanco que fue el día 1 de agosto, se muestreó este mismo día y durante los diez primeros días se muestreó cada tres días y a partir de esta fecha hasta finales de septiembre se muestreó quincenalmente. Durante este período de tiempo se tomaron muestras del perfil vertical cada metro hasta la profundidad de extinción del oxígeno. En la figura 45 se observa el cambio de color producido en la laguna debido a la precipitación tumultuosa de carbonato cálcico.

Para representar los cambios debidos al fenómeno en las poblaciones de las principales especies zooplanctónicas se han representado los perfiles verticales de la distribución de sus densidades en los tres meses de verano. En la figura 46 observamos los cambios poblacionales de la especie *Diaphanosoma brachyura*. Entre la primera y la segunda semana de julio la población sufre un drástico descenso, la población disminuye a la mitad aproximadamente, para comprobar que este descenso poblacional no era debido a un error de muestreo se compararon los datos obtenidos de los muestreos con las botellas hidrográficas con las redes verticales obtenidas desde el fondo de la laguna hasta la superficie de la laguna y los resultados obtenidos mostraban los mismos resultados. Esta disminución parece inducida por el final de un pulso de crecimiento de la población ligado al máximo primaveral de fitoplancton. La especie después de un crecimiento más superficial a principios de junio desarrolló un máximo en la parte media de la termoclina entre 8 y 9 m a finales de junio principios de julio que se desvaneció dentro de la primera quincena de este mes. Entonces la población que presentaba una profundidad media de residencia de 7 m, se distribuye más homogéneamente con densidades medias en todo el perfil y disminuye drásticamente la profundidad media de residencia a la que se encuentra la población. Esta profundidad comienza a ascender hasta el día en que se produce el fenómeno blanco, mientras la laguna está blanquecina la población de *Diaphanosoma* se mantiene casi estable a esa profundidad y a partir del sexto día del fenómeno la profundidad media de residencia comienza nuevamente a descender hasta situarse a finales de agosto-septiembre a la misma profundidad a la que se encontraba antes de producirse el fenómeno. El día 1 de agosto, día en que ocurrió el fenómeno blanco la población disminuye y se reparte en



*Figura 45.* Serie fotográfica correspondiente al fenómeno tumultuoso de precipitación cálcica del año 1998 en la laguna de La Cruz. Las fechas correspondientes a cada fotografía se indican en la misma. Fotografías cedidas por Mari Loli Sendra.

tres picos en el perfil vertical. Este descenso puede ser debido a varias causas por un lado la mortandad o poco crecimiento de la población debida a la gran cantidad de cristales en suspensión ya que siendo un organismo filtrador esto puede interferir en su alimentación. Por otro lado la población puede desplazarse hacia las orillas realizando una migración horizontal ya que el medio es ahora turbio y permite el situarse en capas más superficiales. Además en el centro se encuentra menos fitoplancton, puesto que el fenómeno de precipitación de carbonatos lleva asociado el aumento de la tasa de sedimentación del fitoplancton (Fig. 31 y en Camacho *et al.*, 2003a: Fig. 3 y 4), con lo que también disminuyen los recursos alimenticios además de estar rodeado por una gran proporción de cristales.

En la figura 47 se presenta el cambio poblacional de la especie *Ceriodaphnia dubia*, esta especie muestra un notable aumento de la población la semana anterior al fenómeno blanco, el día 1 de agosto muestra un ligero aumento en la profundidad media de residencia y este se mantiene durante los diez primeros días del fenómeno después la población vuelve a descender a la misma profundidad media de residencia observada durante el mes de julio. Esta especie parece no estar afectada por el fenómeno blanco, sino favorecida por él, ya que sitúa su máximo a bastante profundidad en la parte baja de la termoclina donde quizás se acumulen también los materiales particulados que sedimentan y que pueden ser recursos alimenticios para dicha especie.

La especie *Cyclops abyssorum* se muestra en las figuras 48 (adultos y copepoditos), y 49 (nauplios). La distribución vertical cambia enormemente a lo largo del verano, los adultos y copepoditos se encuentran siempre a una profundidad media de residencia (PMR) mayor que los nauplios y cambian de distribuirse más ampliamente en el perfil vertical a ocupar zonas más profundas después del fenómeno blanco situándose en la interfase óxico-anóxica desde mediados de agosto, primero con un máximo pero con presencia importante también en otras zonas inmediatamente superiores del perfil vertical y luego prácticamente restringidos a dicha interfase. La PMR muestra un ligero aumento el día del fenómeno en los adultos y copepoditos y una subida mayor se produce en los nauplios. En la figura 54a se observan los diferentes estadios de esta especie separando los adultos (machos y hembras), los copepoditos y los nauplios, se puede seguir el ciclo reproductivo de esta especie a lo largo de este período, a finales de julio y principios de agosto hay un desarrollo de los adultos, coincidiendo el pico de las

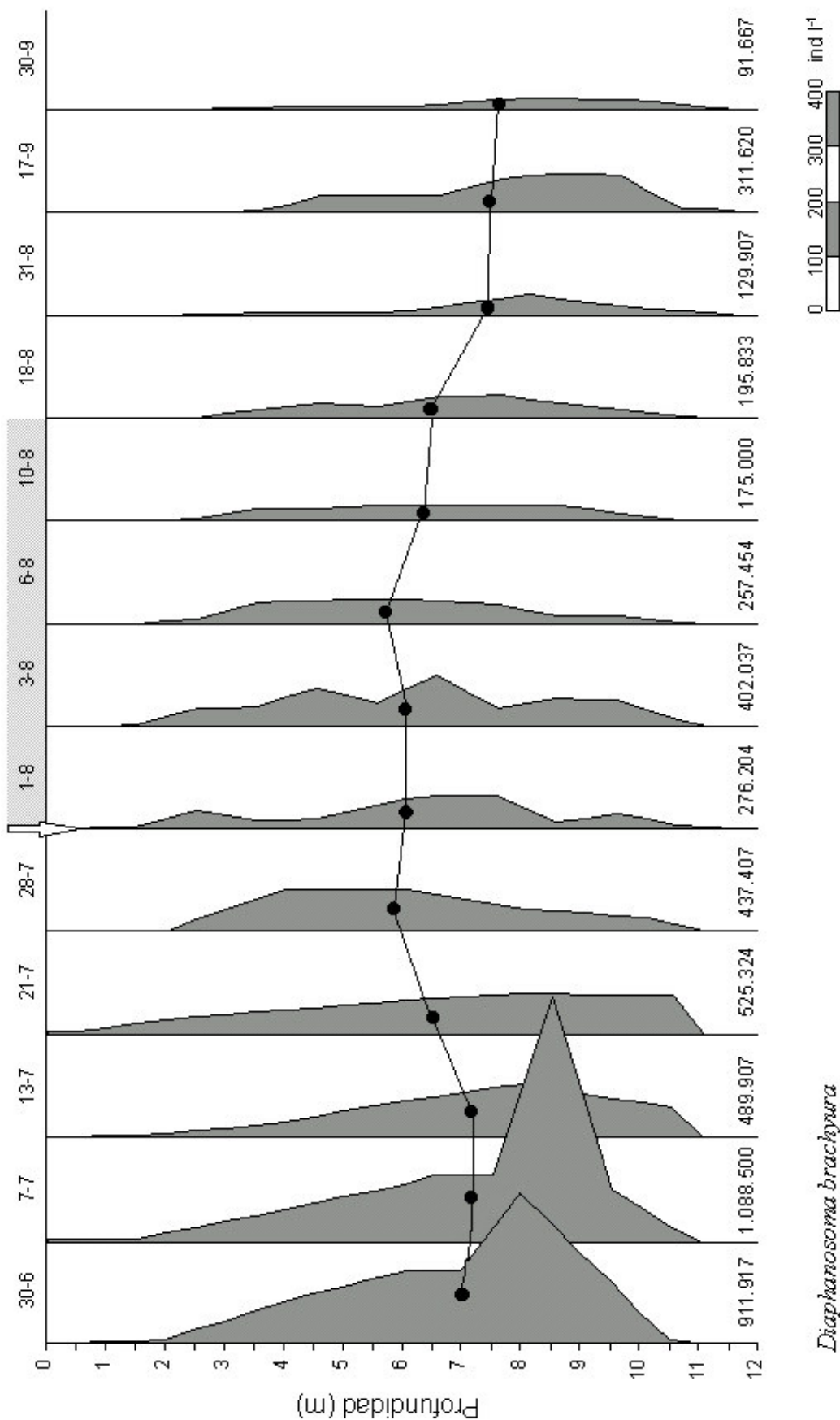


hembras con el de los machos seguido en el tiempo de un desarrollo de los nauplios y un posterior aumento en el número de copepoditos y conforme disminuyen estos se observa un aumento nuevamente a finales de septiembre de los adultos. Esto indica que el fenómeno blanco no parece haber influido en el desarrollo de esta población, cuya parte más importante se sitúa explotando la interfase óxico-anóxica en la que hay densos picos de microzooplancton (rotíferos y ciliados). Los nauplios se distribuyen en casi todo el perfil, los picos que se encuentran en las zonas superficiales pueden provenir de adultos situados más hacia las orillas.

En cuanto a la especie *Tropocyclops prasinus* representada en las figuras 50 (adultos), 51 (copepoditos), 52 (nauplios) y 53 (total de individuos). El desarrollo máximo de los adultos de esta especie es justo anterior al fenómeno blanco y en niveles superficiales. El fenómeno blanco no disminuye la población pero produce distribuciones verticales con dos o más picos pronunciados en todos los estadios. El resultado es que durante el fenómeno blanco la PMR de los nauplios y adultos disminuye. En el caso de los copepoditos esto no es tan claro. A finales de verano en todos los estadios la PMR ha disminuido a 7 m. Los copepoditos se sitúan normalmente a una PMR superior a los adultos. En la figura 54b se observa los diferentes estadios de desarrollo de esta especie, los adultos presentan su máximo a mediados de julio, coincidiendo el pico de machos con el de las hembras, a partir de este momento se observa un incremento de los nauplios y cuando estos descienden comienzan a aumentar los copepoditos y a finales de agosto disminuyen los copepoditos volviendo a incrementarse el número de adultos en septiembre. Tampoco se puede decir que el fenómeno blanco haya afectado mucho al desarrollo general de la población, aunque los adultos muestren una clara tendencia a disminuir desde que se inicia el fenómeno blanco, esto no sucede con los otros estadios, especialmente los nauplios que muestran un notable aumento durante el mismo. En el apartado IV.4.3.3 se verá como ambas poblaciones tienen una importante representación en el litoral y que ésta aumenta durante el fenómeno blanco, de lo que parece deducirse que hay un desplazamiento de los organismos hacia el litoral durante el fenómeno blanco.

Mientras que los copépodos parecen poco afectados por el fenómeno blanco, *D. brachyura* el cladócer dominante en el zooplancton experimentó una disminución importante, por ello la biomasa total del zooplancton llegó a su mínimo justo después

del fenómeno blanco. En la figura 55 se muestra la variación de la biomasa durante el fenómeno blanco, para las muestras de red y para las muestras del perfil vertical tomadas con botella. Para la red se ha realizado una aproximación midiendo el biovolumen total del zooplancton de la muestra de red por sedimentación en una probeta, de modo que los espacios dejados entre los organismos al sedimentar también están incluidos, por eso los valores obtenidos para la red son de un orden superior. La biomasa de las muestras de las botellas hidrográficas se ha calculado como se menciona en la metodología y el total por columna se ha hecho por interpolación de las muestras de botella. Hay una clara concordancia entre la biomasa de la red y la obtenida con las botellas. Se observa en general una disminución de la biomasa, produciéndose un claro descenso a mediados de julio y después de una recuperación un menor descenso el día del fenómeno blanco. *D. brachyura* constituye la mayor parte de la biomasa, y muestra la misma evolución que el total del zooplancton. Esto indica como la disminución de la biomasa del zooplancton que se observa después del fenómeno blanco está determinada principalmente por los cambios en *D. brachyura*.



*Diaphanosoma brachyura*

Figura 46. Cambios ocurridos en la especie *Diaphanosoma brachyura* a lo largo del fenómeno blanco. En la parte superior de la figura se indica el día y mes del muestreo, las fechas sombreadas corresponden a los días del blanqueamiento de la laguna y la flecha el día que ocurrió el fenómeno blanco. En la parte inferior se indica el número de individuos por m<sup>2</sup>. Los puntos indican la profundidad media de residencia.



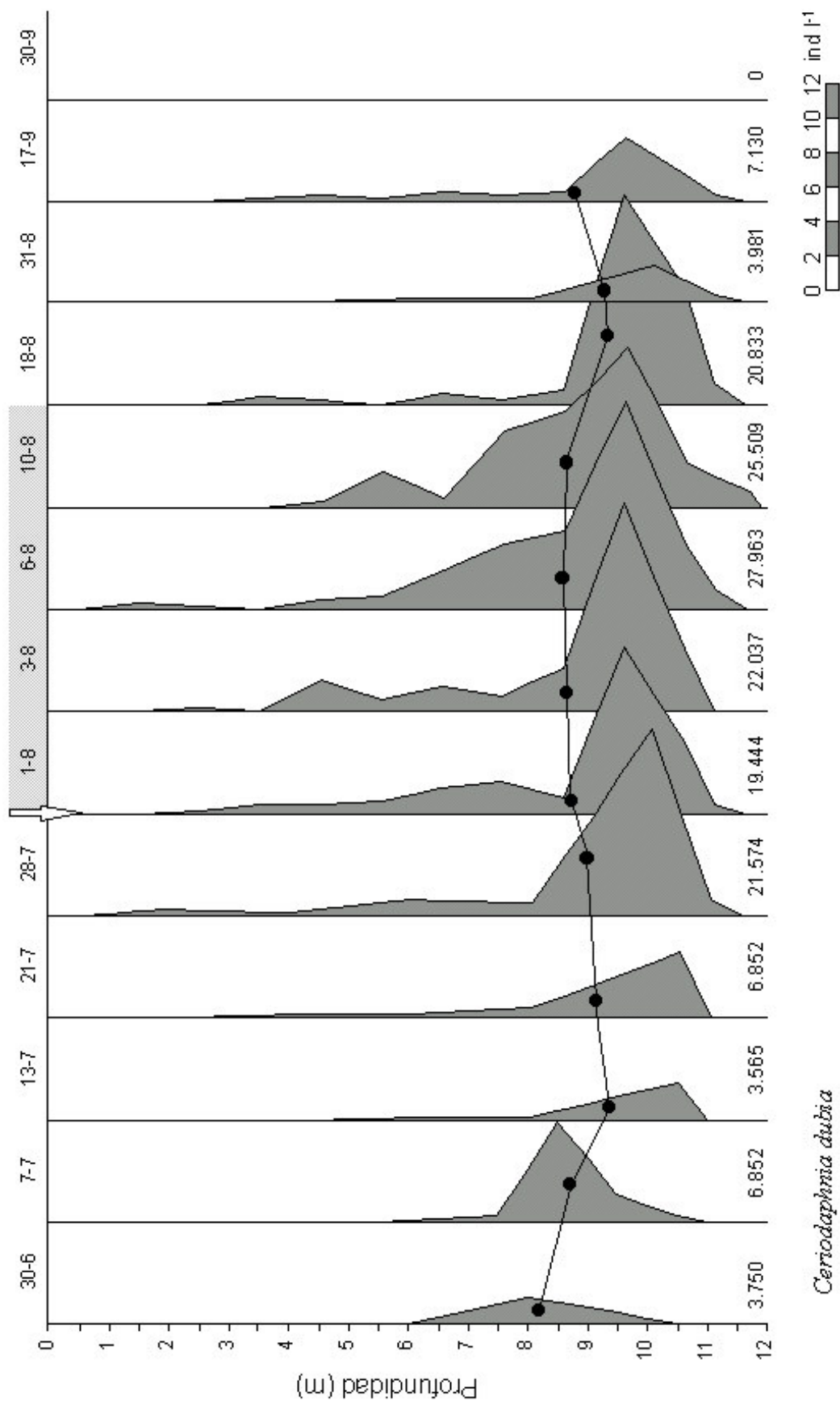


Figura 47. Cambios ocurridos en la especie *Ceriodaphnia dubia* a lo largo del fenómeno blanco. En la parte superior de la figura se indica el día y mes del muestreo, las fechas sombreadas corresponden a los días del blanqueamiento de la laguna y la flecha el día que ocurrió el fenómeno blanco. En la parte inferior se indica el número de individuos por m<sup>2</sup>. Los puntos indican la profundidad media de residencia.

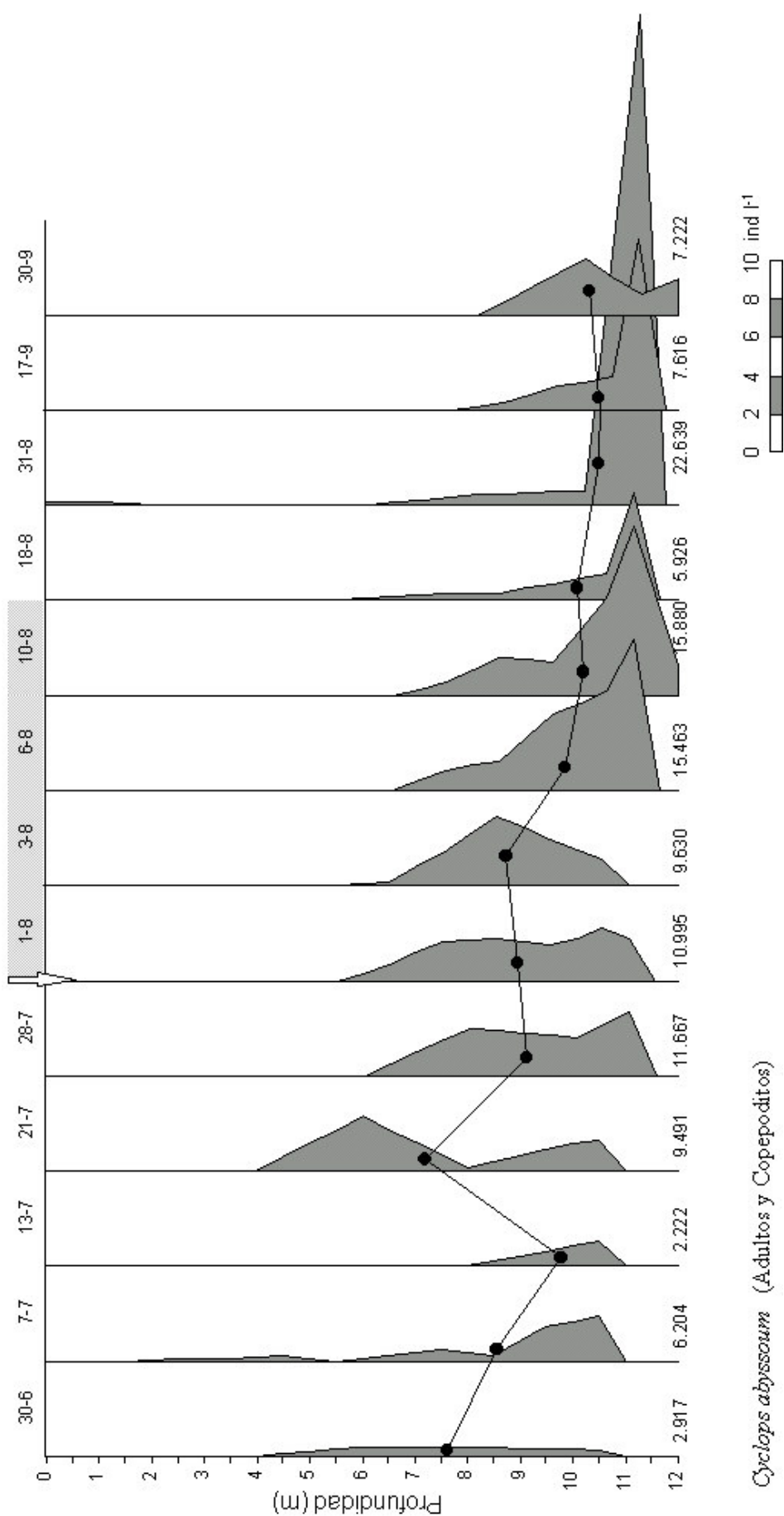
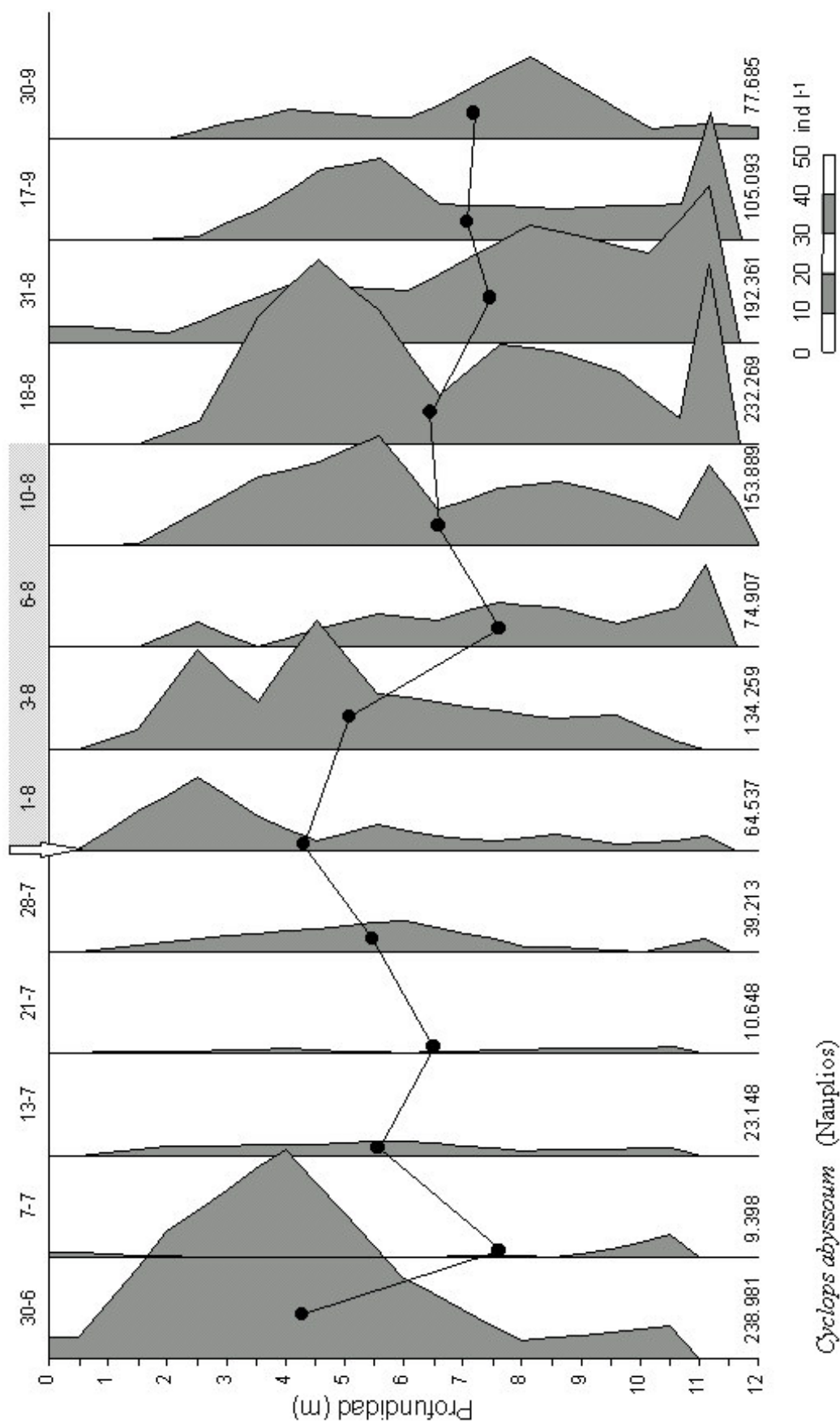
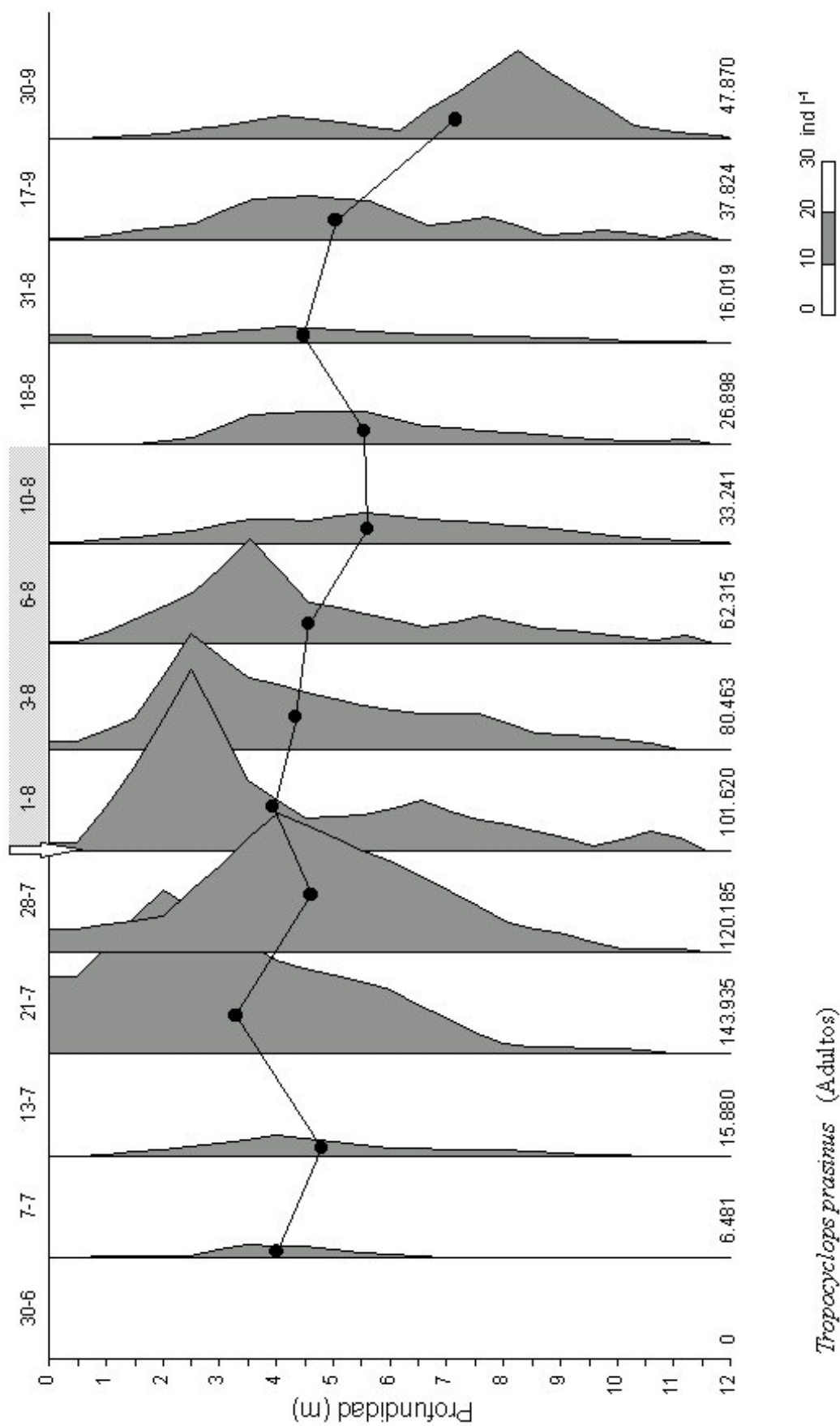


Figura 48. Cambios ocurridos en la especie *Cyclops abyssorum* (adultos y copepoditos) a lo largo del fenómeno blanco. En la parte superior de la figura se indica el día y mes del muestreo, las fechas sombreadas corresponden a los días del blanqueamiento de la laguna y la flecha el día que ocurrió el fenómeno blanco. En la parte inferior se indica el número de individuos por m<sup>2</sup>. Los puntos indican la profundidad media de residencia.



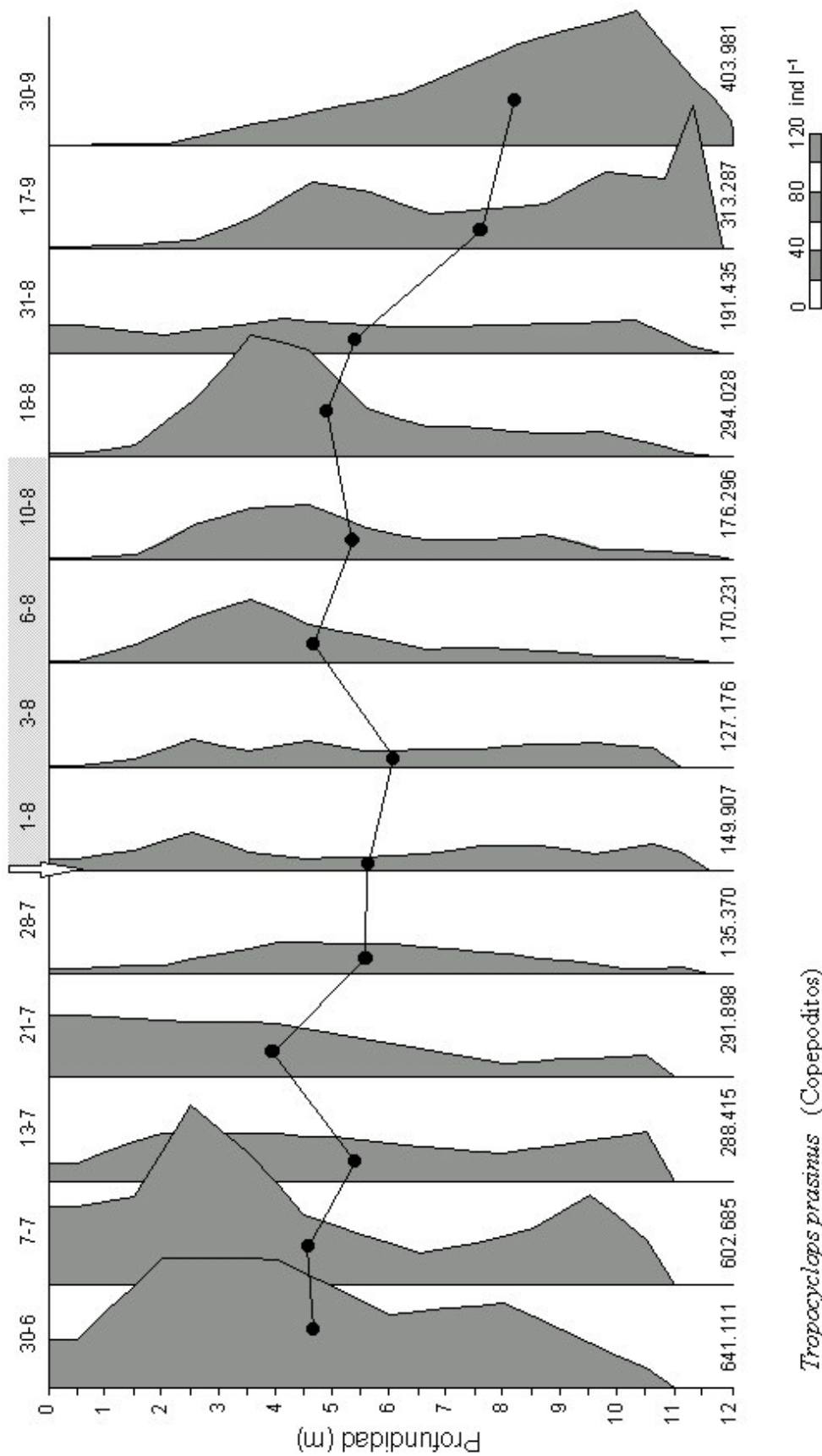
*Cyclops abyssorum* (Nauplios)

Figura 49. Cambios ocurridos en la especie *Cyclops abyssorum* (nauplios) a lo largo del fenómeno blanco. En la parte superior de la figura se indica el día y mes del muestreo, las fechas sombreadas corresponden a los días del blanqueamiento de la laguna y la flecha el día que ocurrió el fenómeno blanco. En la parte inferior se indica el número de individuos por m<sup>2</sup>. Los puntos indican la profundidad media de residencia.



*Tropocyclops prasinus* (Adultos)

Figura 50. Cambios ocurridos en la especie *Tropocyclops prasinus* (Adultos) a lo largo del fenómeno blanco. En la parte superior de la figura se indica el día y mes del muestreo, las fechas sombreadas corresponden a los días del blanqueamiento de la laguna y la flecha el día que ocurrió el fenómeno blanco. En la parte inferior se indica el número de individuos por m<sup>2</sup>. Los puntos indican la profundidad media de residencia.



*Tropocyclops prasinus* (Copepoditos)

Figura 51. Cambios ocurridos en la especie *Tropocyclops prasinus* (Copepoditos) a lo largo del fenómeno blanco. En la parte superior de la figura se indica el día y mes del muestreo, las fechas sombreadas corresponden a los días del blanqueamiento de la laguna y la flecha el día que ocurrió el fenómeno blanco. En la parte inferior se indica el número de individuos por m<sup>2</sup>. Los puntos indican la profundidad media de residencia.



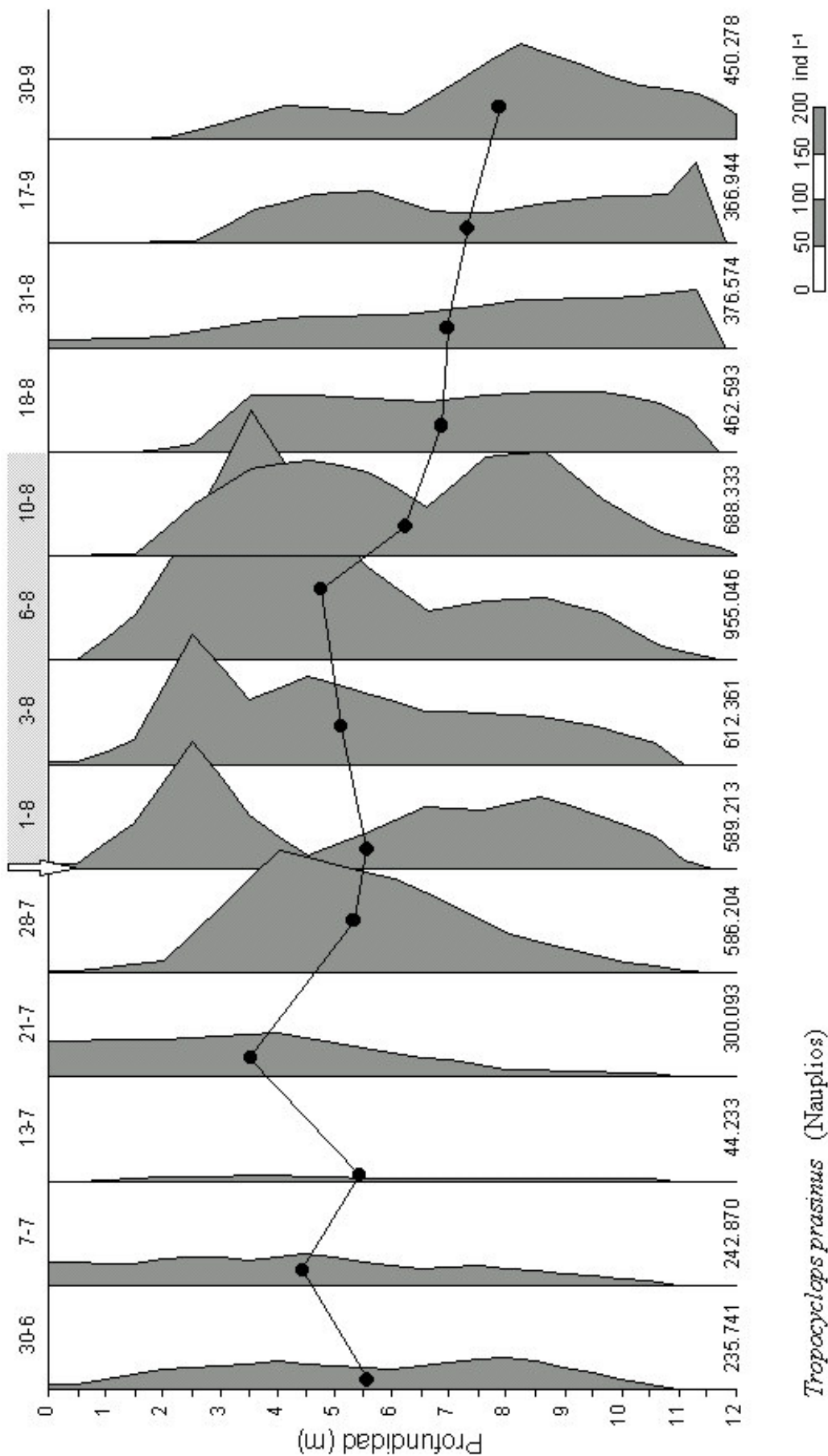
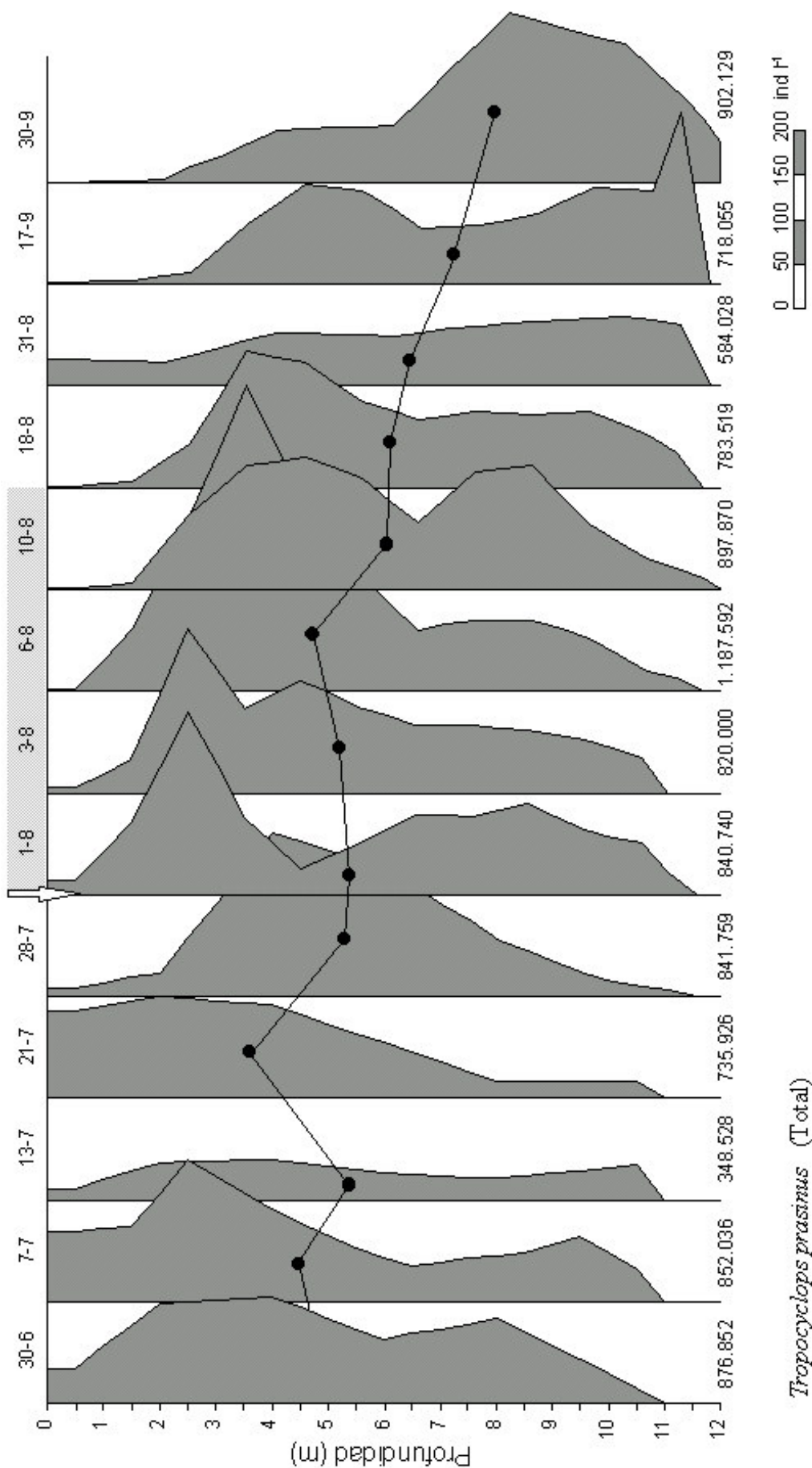


Figura 52. Cambios ocurridos en la especie *Tropocyclops prasinus* (Nauplios) a lo largo del fenómeno blanco. En la parte superior de la figura se indica el día y mes del muestreo, las fechas sombreadas corresponden a los días del blanqueamiento de la laguna y la flecha el día que ocurrió el fenómeno blanco. En la parte inferior se indica el número de individuos por m<sup>2</sup>. Los puntos indican la profundidad media de residencia.



*Tropocyclops prasinus* (Total)

Figura 53. Cambios ocurridos en la especie *Tropocyclops prasinus* (Total de individuos) a lo largo del fenómeno blanco. En la parte superior de la figura se indica el día y mes del muestreo, las fechas sombreadas corresponden a los días del blanqueamiento de la laguna y la flecha el día que ocurrió el fenómeno blanco. En la parte inferior se indica el número de individuos por m<sup>2</sup>. Los puntos indican la profundidad media de residencia.

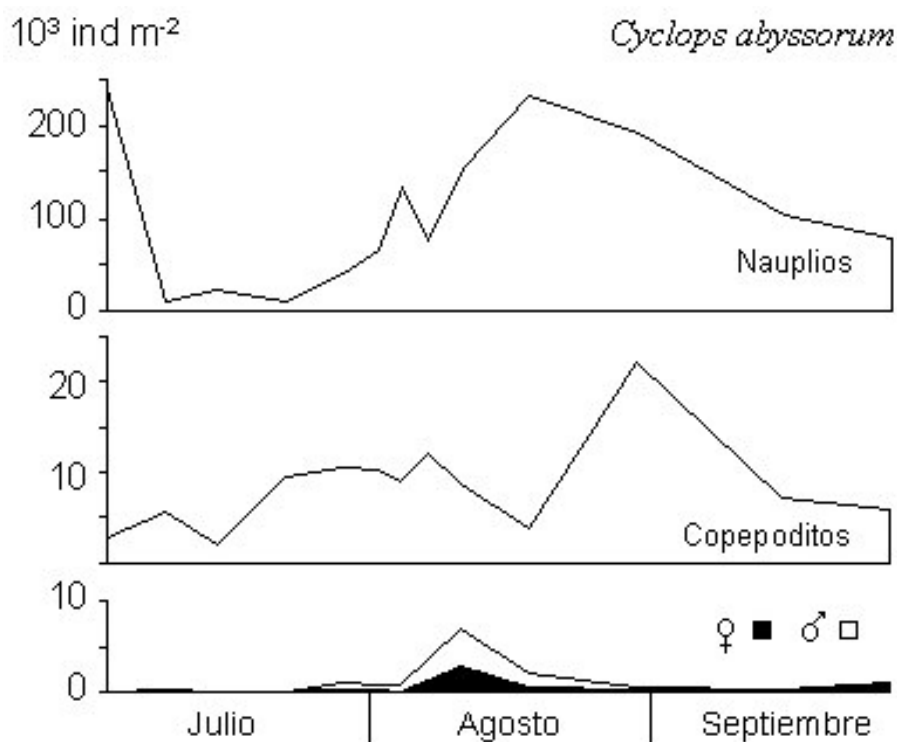


Figura 54a. *Cyclops abyssorum*

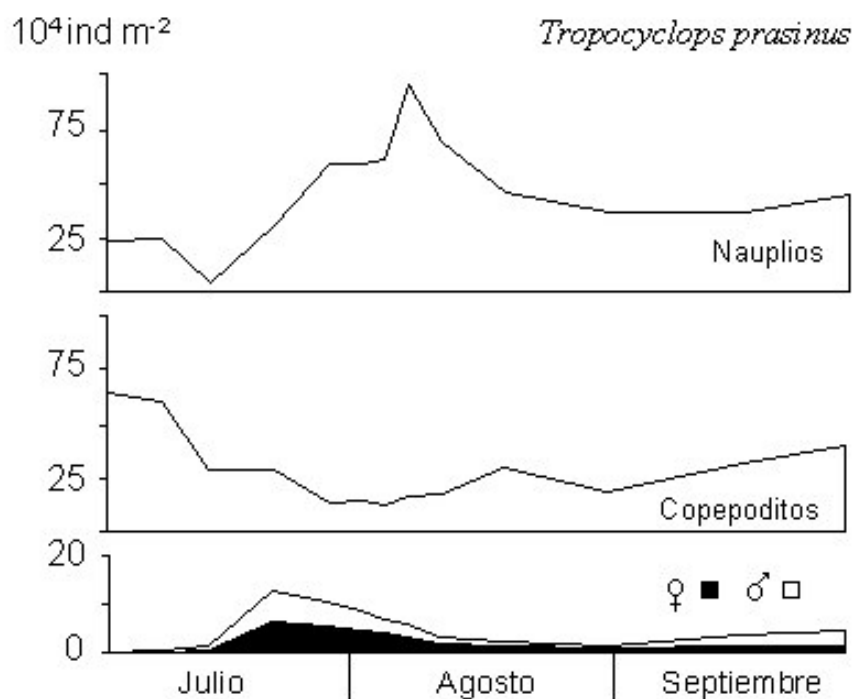


Figura 54b. *Tropocyclops prasinus*. Estadios de desarrollo de las dos especies de copépodos, durante los meses de verano de 1998. Están integrados todos los organismos de la columna de agua.



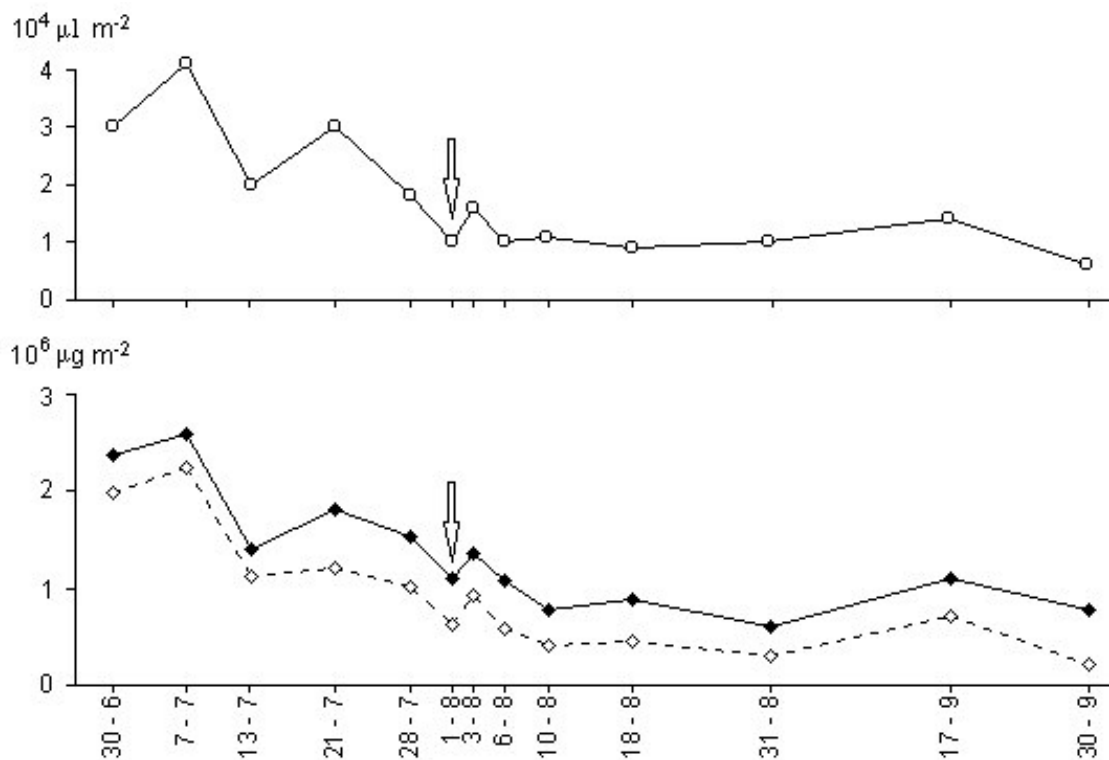


Figura 55. Variación del biovolumen o biomasa del zooplancton en la columna de agua según los datos obtenidos en biovolumen en las muestras de red (arriba) y en biomasa resultante de la integración de las muestras con botellas (abajo) durante el fenómeno blanco. En esta última gráfica se representan los datos del zooplancton total ( $\blacklozenge$ ) y de *Diaphanosoma brachyura* ( $\diamond$ ). La flecha indica el día del fenómeno blanco.

#### IV.4.2.4. ANÁLISIS CONJUNTO INTEGRANDO TODOS LOS GRUPOS ZOOPLANCTÓNICOS

Para resumir los resultados comentados en los apartados anteriores de este capítulo y para su comparación con los resultados obtenidos con otro tipo de muestreo, se hace a continuación un estudio integrado de los datos. En la Tabla 18 se muestra que la especie que presenta una mayor ocurrencia en los tres años es el copépodo *Tropocyclops prasinus* en más de un 90 % de las muestras seguido muy cerca por *Cyclops abyssorum*. En cuanto a los cladóceros ésta es mucho menor como ya se ha dicho (normalmente en la mitad de las muestras) y variable a lo largo del período de estudio. Durante el año 1996 *Daphnia longispina* era la especie que mayor presencia tenía en los muestreos, mientras que en los dos años siguientes es *Diaphanosoma brachyura* la especie que tiene presencias cada vez mayores en los muestreos. En cuanto a la media, a la frecuencia y al máximo tenemos a *T. prasinus* con los valores más altos a lo largo de los tres años seguido de *D. brachyura*, excepto en el año 1996 en el que la frecuencia es ligeramente mayor en *D. longispina* y el máximo de densidad es claramente superior en *C. dubia*.

En la figura 56 se presentan los datos referidos a la biomasa. El total de la biomasa ( $\mu\text{g m}^{-2}$ ) de todos los organismos planctónicos de la laguna calculado mediante la integración de todas las muestras obtenidas del perfil vertical se ha incrementado a lo largo de los años, en el año 1996 se alcanzo un máximo de  $1.4 \times 10^6 \mu\text{g m}^{-2}$ , mientras que en año 1997 se obtuvieron valores máximos de  $1.9 \times 10^6 \mu\text{g m}^{-2}$  y en el año 1998 los valores máximos de biomasa fueron de  $3.1 \times 10^6 \mu\text{g m}^{-2}$  todos los máximos de biomasa se encuentran en los meses de verano cuando las poblaciones de cladóceros, que son los de mayor tamaño, presentan sus máximos. Se observa una clara alternancia entre los tres grupos principales del plancton, cada uno de ellos presenta sus máximos en una época diferente. En el año 1996 es donde se presentan las mayores diferencias con respecto a los otros dos años, el valor máximo se alcanza en septiembre cuando los copépodos presentan un mayor porcentaje respecto a los cladóceros y rotíferos, este año los rotíferos son el grupo menos importante y los cladóceros presentan dos máximos, el primero se corresponde con el máximo estival de *D. brachyura* mientras que el segundo se corresponde al máximo invernal de *D. longispina*, dado que la abundancia de esta especie ha disminuido mucho en la laguna de La Cruz, no se observa el segundo

máximo invernal de esta especie en los años siguientes. En los tres años estudiados se observa que los copépodos representan casi el total de la biomasa existente en la laguna (Fig. 56, inferior) durante la primavera, siendo en esta época cuando se encuentran los valores más bajos de biomasa en la laguna (Fig. 56, superior). Desde mediados de primavera hasta mediados de otoño los cladóceros son el grupo que mayor biomasa aporta a la laguna durante los años 1997 y 98, estos valores coinciden con los máximos de biomasa del total de la laguna encontrados en junio (Fig. 56, superior) para estos dos años. Para los años 1997 y 98 los rotíferos son el grupo más importante desde principios de otoño hasta mediados de invierno, también se observa un incremento de éstos en esta época en el año 1996.

*Tabla 18.* Muestra la ocurrencia (número de muestras en las que está presente una especie entre el número total de muestras), la media (número medio de individuos por litro cuando la especie está presente), la frecuencia (número de individuos por litro encontrado entre el número de muestras) y el valor máximo (número máximo de individuos por litro encontrados en una muestra) y el mes en el cual se encuentra este valor, de las diferentes especies de crustáceos encontradas en la laguna de La Cruz.

		Copépodos		Cladóceros		
		<i>Cyclops abyssorum</i>	<i>Tropocyclops prasinus</i>	<i>Daphnia longispina</i>	<i>Diaphanosoma brachyura</i>	<i>Ceriodaphnia dubia</i>
1996	Ocurrencia	0.8	0.9	0.6	0.3	0.2
	Media	5.1	39	4.6	8.9	5.7
	Frecuencia	4.0	35	2.6	2.5	1.3
	Máximo	25.2	261	26.5	24.9	57
	Mes (máx.)	6	9	9	9	7
1997	Ocurrencia	0.9	0.9	0.3	0.4	0.2
	Media	6.8	34.8	1.3	18.4	3.3
	Frecuencia	6.1	31.4	0.5	9.1	0.6
	Máximo	28.7	776.5	6.8	132.5	14
	Mes (máx.)	3	6	7	6	7
1998	Ocurrencia	0.9	1	0.005	0.7	0.4
	Media	13.2	57.7	0.4	34.9	2.1
	Frecuencia	11.5	56.5	0.002	24.1	0.9
	Máximo	105.4	393.7	0.4	460	12.4
	Mes (máx.)	6	6	8	7	8

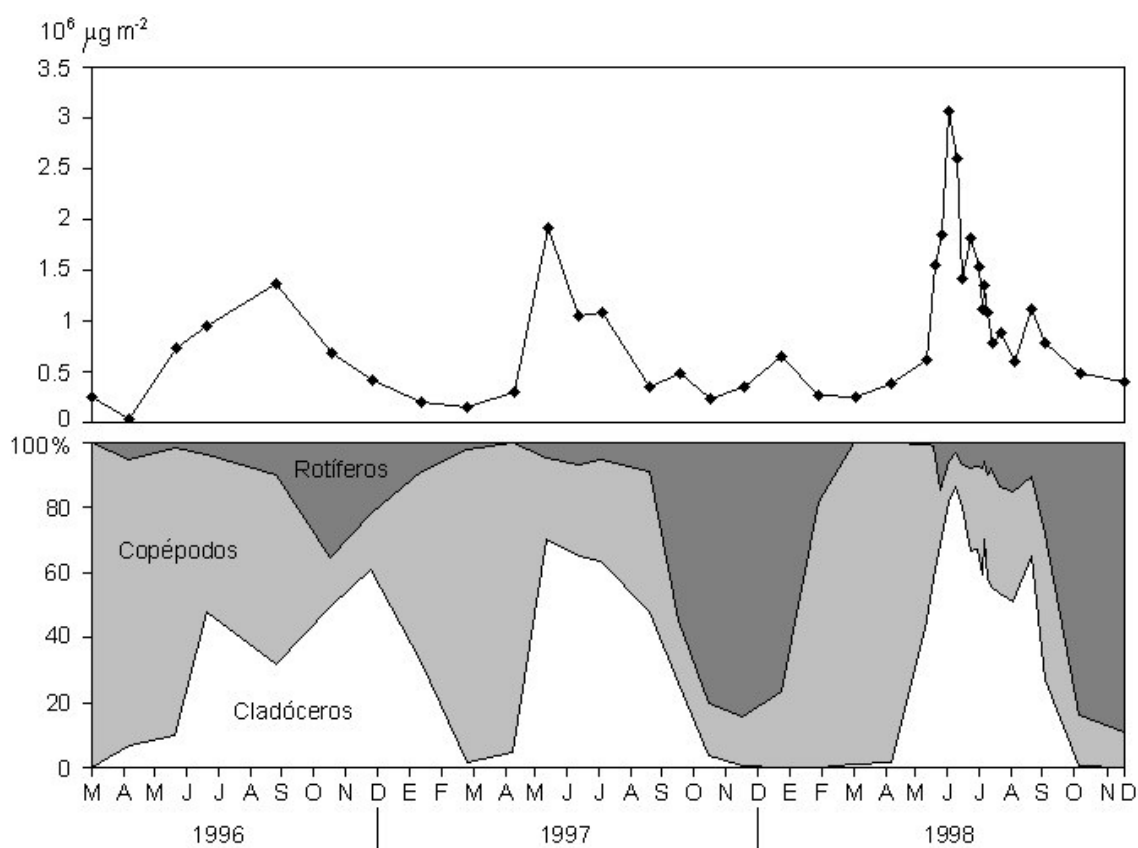


Figura 56. En la parte superior se muestra el total de la biomasa ( $\mu\text{g m}^{-2}$ ) integrado de toda la columna de agua y en la parte inferior el porcentaje de biomasa correspondiente a cladóceros, copépodos y rotíferos

Si comparamos los porcentajes de biomasa para los tres grupos principales de zooplancton obtenidos con las muestras de redes verticales (Fig. 33b) con los obtenidos con las botellas hidrográficas (Fig. 56, inferior) observamos una gran semejanza en ambas gráficas, con ligeras diferencias interanuales debidas principalmente a un mayor número de muestras recogidas con botellas hidrográficas que con redes verticales. Esto nos indica que el método de muestreo seleccionado es bastante fiable y que hemos recogido con las botellas hidrográficas una parte de la población representativa del total de la población que hay en la columna de agua.

### IV.4.3. COMPOSICIÓN DEL LITORAL

Para estudiar los microcrustáceos del litoral se tomaron muestras en cinco puntos situados en las orillas (Fig. 26) que incluyen los diferentes tipos de hábitats que hay en el litoral de la laguna. Estas muestras de carácter semi-cuantitativo fueron tomadas mensualmente con una red de litoral (ver métodos, Fig. 2) desde la orilla, que era arrastrada por la vegetación o cerca del fondo aproximadamente a 0.5 m de profundidad. La abrupta batimetría de este lago restringe el crecimiento de los macrófitos a unas pequeñas zonas. Se seleccionaron los tres hábitats diferentes que hay en la laguna, uno de ellos presentaba una gran cantidad de vegetación sumergida, siendo la especie *Myriophyllum spicatum* la dominante, otro hábitat diferente estaba constituido por vegetación emergente, siendo la especie *Scirpus lacustris* la dominante y el tercer hábitat no presentaba ningún tipo de vegetación macrofítica.

Las orillas son típicas de una cubeta circular, con pendientes muy abruptas formadas por grandes bloques de dolomía. Sin embargo hay pequeñas manchas de *Myriophyllum spicatum* junto a *Potamogetum lucens* y *Potamogetum pectinatus* en pequeñas proporciones, estas zonas están representadas por los puntos de muestreo 1 y 5 los cuales corresponden a las zonas que tienen una mayor cobertura de macrófitos, menos abruptas y un sustrato más arenoso, las muestras de ambos puntos fueron tratadas juntas. La zona con *Scirpus* está caracterizada por una pequeña extensión en la que emerge *Scirpus lacustris*, con escaso crecimiento de *Chara* sp. entre las rocas y con algunas matas muy reducidas de *P. lucens*, esta zona está representada solo por el punto de muestreo 4 ya que es el único representante de un hábitat con vegetación emergente. Las muestras procedentes de los puntos de muestreo 2 y 3 también están agrupadas y se caracterizan por no tener macrófitos, aquí se muestreo por encima de un suelo arenoso con grandes superficies de roca. En Cirujano (1995, pág. 150-153) se pueden ver unos esquemas de la vegetación litoral de esta laguna. Todo el resto de la laguna tiene las orillas con mucha pendiente y grandes bloques de piedra.

En la Tabla 19 se muestran las variaciones de temperatura, conductividad y pH en la superficie del agua en las fechas de muestreo. La conductividad del epilimnion está alrededor de los 0.51 mS cm<sup>-1</sup> y el pH superficial sobre 8.9. El invierno del 1996-1997 es más frío que el del año 1997-1998, siendo la profundidad de mezcla menor en este

período que en los restantes (Fig. 30). La producción de clorofila-*a* es mayor en la primavera de 1996 que en el resto de años (Miracle *et al.*, 2000).

Tabla 19. Variación de temperatura, pH y conductividad de la superficie del agua de la laguna de La Cruz.

Fecha	Temp ° C	pH	Cond μS cm <sup>-1</sup>	Fecha	Temp ° C	pH	Cond μS cm <sup>-1</sup>
11-06-96	22.0	9.00	530	20-01-98	6.1	8.73	540
11-07-96	22.5	8.85	488	25-02-98	6.7	8.65	535
15-09-96	20.6	8.95	548	01-04-98	12.1	8.64	532
07-11-96	11.9	9.17	527	06-05-98	12.6	8.92	490
16-12-96	7.1	8.98	527	09-06-98	20.3	8.85	509
06-02-97	5.6	8.31	532	23-06-98	23.2	8.69	511
25-03-97	11.4	8.77	526	07-07-98	23.8	8.98	510
08-05-97	16.3	9.15	544	21-07-98	24.7	8.96	510
10-06-97	20.3	9.13	534	01-08-98	25.3	8.78	494
10-07-97	21.4	9.05	501	06-08-98	24.2	8.76	491
01-08-97	24.5	8.96	499	18-08-98	23.9	8.88	493
05-09-97	23.0	8.98	472	31-08-98	23.7	8.95	490
14-10-97	18.0	8.95	507	29-09-98	18.5	8.97	502
12-11-97	12.1	8.92	521	02-11-98	12.8	8.73	496
15-12-97	7.3	8.77	533	15-12-98	5.9	8.65	534

En la figura 57 se representa el porcentaje de crustáceos (cladóceros, copépodos y ostrácodos), rotíferos y otros organismos (larvas de insectos, nemátodos, turbelarios, gastrotricos, oligoquetos, etc.). Se observa que los cladóceros son más abundantes en las épocas frías de finales de otoño e invernales, mientras que los copépodos son el grupo más importante en la zona litoral en los meses de junio-julio. En la época de finales de verano y principios de otoño los rotíferos son bastante importantes alcanzando su máximo en los meses de octubre-noviembre y el grupo denominado otros que incluye muchas larvas de insectos aumenta conforme avanza el verano. El grupo de los ostrácodos presenta una mayor importancia en las muestras de otoño e invierno, con un mínimo estival, en el año 1998 es más abundante que en los anteriores y presenta un máximo destacado a finales de invierno principios de primavera. Este grupo fue estudiado en esta misma laguna durante el mismo período (Mezquita *et al.*, 2002)

encontrando que la especie *Cyclocypris ovum* es la dominante y estableciendo su ciclo de vida. Se observa que cuando los muestreos son más frecuentes (años 1997 y especialmente 1998) las proporciones de los diferentes grupos de organismos son más fluctuantes, mostrando los rotíferos picos de abundancia aunque de menor importancia a mediados de verano. En el Apéndice 9 se detallan los datos de los crustáceos de los cinco puntos de muestreos litorales para todas las fechas muestreadas y en el Apéndice 10 se muestra la ocurrencia, la media, la frecuencia y el valor máximo de los rotíferos y otros grupos encontrados en estos mismos muestreos.

En las muestras de la zona litoral se han encontrado junto con las especies de microcrustáceos típicas de esta zona especies más características de zonas planctónicas, por ello se ha hecho primero un estudio de los cladóceros litorales y otro de los copépodos litorales por separado y después por otro lado se ha hecho un análisis de las especies planctónicas que se encuentran en la zona del litoral.

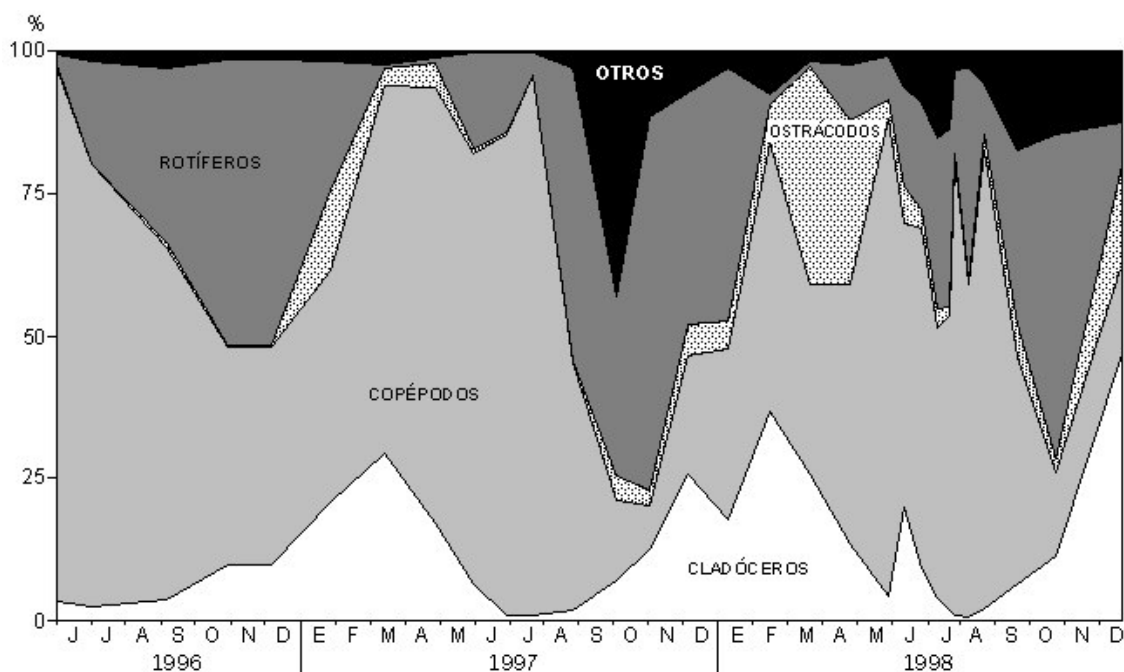


Figura 57. Porcentaje de cladóceros, copépodos, ostrácodos, rotíferos y otros organismos. Media de los cinco puntos muestreados en el litoral de la laguna de La Cruz.

#### IV. 4.3.1. CLADÓCEROS LITORALES

En la zona litoral se encontraron un total de doce especies de cladóceros, siendo tres de ellas características de la zona planctónica (*Daphnia longispina*, *Ceriodaphnia dubia* y *Diaphanosoma brachyura*) para el tratamiento de los datos de litoral estas especies no se tuvieron en cuenta.

*Acroperus neglectus* (Lilljeborg, 1900) es por lo general la especie dominante de la zona litoral de la laguna de La Cruz. La dinámica poblacional anual de esta especie (Fig. 58) muestra un período de crecimiento en primavera, seguido por un drástico declive en verano, el cual parece estar desencadenado por el fenómeno blanco ya que los macrófitos quedan cubiertos por un precipitado de carbonato en asociación con una gran cantidad de material gelatinoso. Esto parece tener un efecto negativo sobre los cladóceros litorales, especialmente en *A. neglectus*. Los bajos números encontrados después de los blanqueamientos a principios de verano y su persistencia hasta finales de otoño, especialmente en el año 1997, cuando el segundo blanqueamiento, ocurrido a principios de septiembre, produjo un nuevo descenso en la población. Hacia finales del otoño esta especie ha concluido su principal período de crecimiento, alcanzando su densidad máxima poblacional en diciembre, coincidiendo con el pico de producción de efitos. Estos huevos pueden encontrarse hasta febrero pero con una menor frecuencia. Esta especie es más abundante en los periodos centrales de su desarrollo poblacional en las zonas que presentan vegetación, especialmente macrófitos sumergidos, que las que están sin ella, pero después de los fenómenos de blanqueamiento estas zonas sin vegetación presentan un mayor número de individuos. El ciclo vital de *A. neglectus* en la laguna de La Cruz coincide con el estudiado por Keen (1973) en un lago de aguas duras.

*Alona guttata* (Sars, 1862) es la segunda especie más abundante (Fig. 59), ésta se ve favorecida cuando disminuye la dominante *A. neglectus* (Fig. 61), especialmente a principios de otoño. *A. guttata* se encuentra en mayor número en las zonas con macrófitos, especialmente macrófitos sumergidos y tiene su máximo poblacional cuando los macrófitos están cubiertos con carbonato cálcico y las densidades de *A. neglectus* son menores. Así, esta especie presenta sus máximos relativos a principios de otoño justo después del declive de *A. neglectus*.



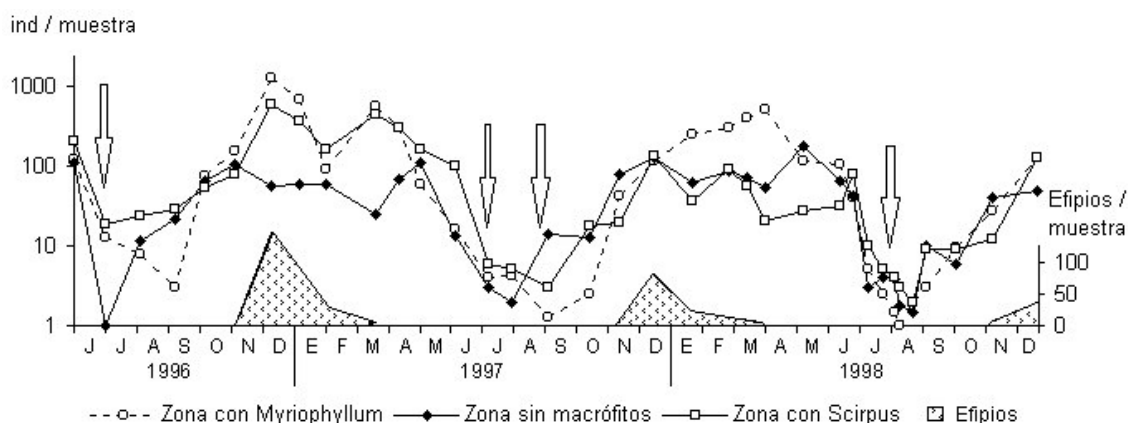


Figura 58. Cambios mensuales en las abundancias semi-cuantitativas (individuos y huevos de resistencia por muestra, ver métodos) de *A. neglectus*, en tres hábitats distintos del litoral (en dos de ellos medias de dos puntos diferentes). Las flechas indican cuando tuvieron lugar los fenómenos blancos, durante el período de estudio. Los datos de individuos por muestra están representados en escala logarítmica.

*Glaptoleberis testudinaria* (Fischer, 1848) es la tercera especie más importante la cual alcanza sus mayores densidades en las zonas con macrófitos (Fig. 60), en primavera y otoño, sin embargo su porcentaje llega a ser más importante cuando los números de *A. neglectus* han decrecido, especialmente a finales de verano y principios de otoño.

*Pleuroxus truncatus*, (Müller, 1785) es la cuarta especie más importante, se ha encontrado en las tres zonas (Fig. 60), pero su abundancia es mayor en la zona con *Scirpus*. Durante el primer año de muestreo su presencia fue muy escasa, pero ha ido aumentando progresivamente en los dos años siguientes. Su presencia es muy estacional y solo se encuentra en los meses de verano, momentos en los que la población de *A. neglectus* disminuye.

*Simocephalus vetulus* aparece tanto en los meses de verano como en invierno siendo su frecuencia en la laguna cada vez menor en los tres años estudiados, pero presenta sus máximos en primavera, antes de que suceda el fenómeno blanco (Fig. 60). *Alona rectangula* aparece en los períodos de mezcla de la laguna en los años 1997-98 (Fig. 59) y la presencia de *Pleuroxus laevis* coincide con *S. vetulus* pero en menor frecuencia que

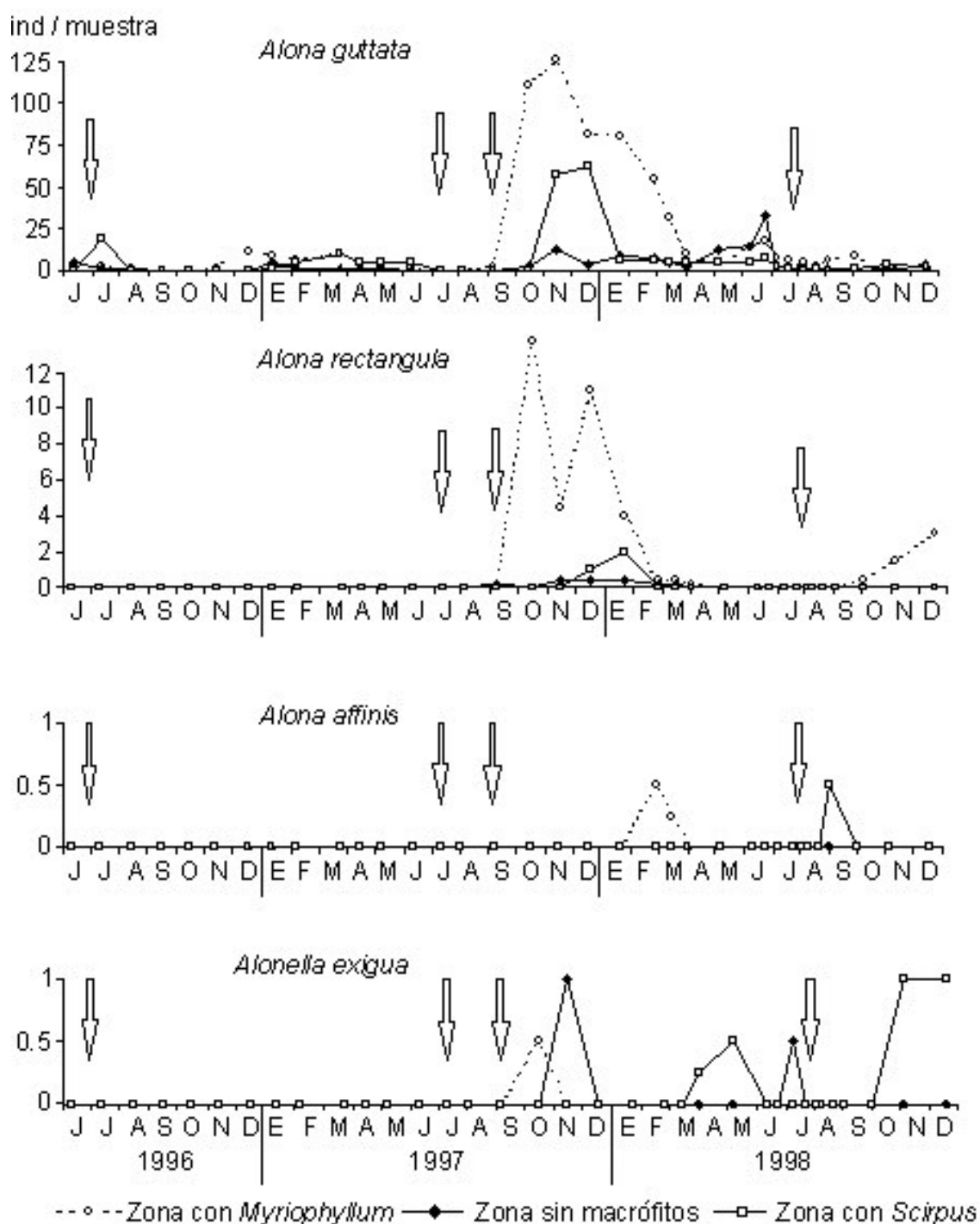


Figura 59. Cambios mensuales en las abundancias semi-cuantitativas (individuos por muestra) de *Alona guttata*, *A. rectangulara*, *A. affinis* y *Alonella exigua* en tres hábitats diferentes del litoral como en la figura 58. Las flechas indican cuando tuvieron lugar los fenómenos blancos, durante el período de estudio.

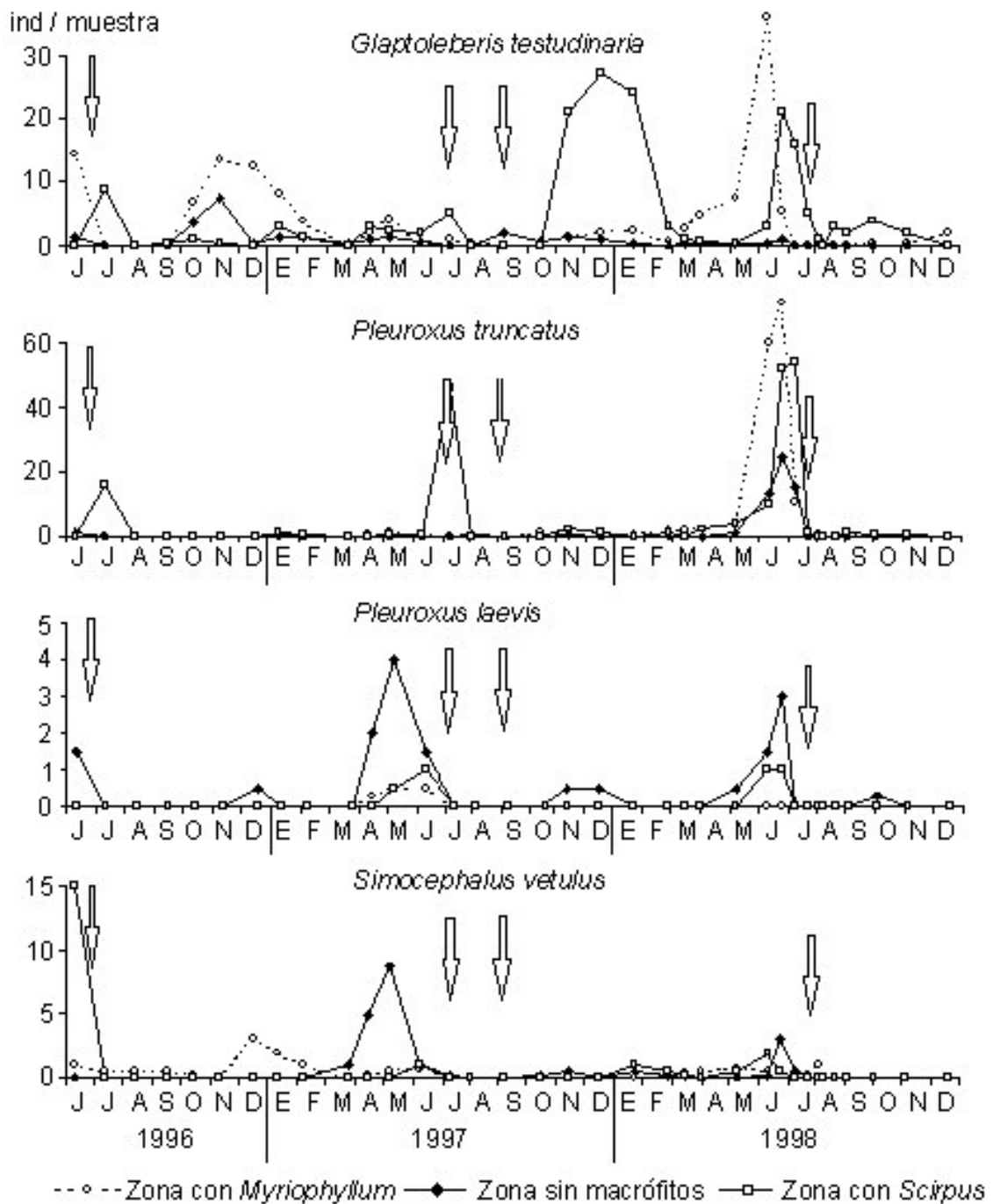


Figura 60. Cambios mensuales en las abundancias semi-cuantitativas (individuos por muestra) de *Glaptoleberis testudinaria*, *Pleuroxus truncatus*, *P. laevis* y *Simocephalus vetulus* en tres hábitats diferentes del litoral como en la figura 58. Las flechas indican cuando tuvieron lugar los fenómenos blancos, durante el período de estudio.

éste, presenta un pico entre los meses de abril y junio y desaparece cuando ocurren los fenómenos y vuelve a presentarse en mucho menor número entre los meses de octubre a enero (Fig. 58), *P. laevis* es el único quidórido que tiene mayor abundancia en las zonas sin vegetación. La especie *Alona affinis* tuvo una presencia muy puntual encontrándose unos pocos individuos en los meses de febrero y septiembre de 1998 (Fig. 59) y también la especie *Alonella exigua* es muy poco abundante encontrándose unos pocos ejemplares en dos muestreos a finales de 1997 y desde abril a diciembre de 1998 en cinco muestreos (Fig. 59).

En la figura 61 se presenta la proporción de los principales cladóceros en las tres zonas diferentes de litoral. Se observa la absoluta dominancia de *A. neglectus* en todo el litoral con descensos marcados después de la época de precipitación de carbonato cálcico. No hay grandes diferencias en la dinámica poblacional de *A. neglectus* entre estas tres zonas (Fig. 58) excepto por ligeras variaciones en la zona sin macrófitos, donde muestra un descenso poblacional en primavera y no parece estar afectada por el segundo fenómeno blanco de 1997, pero si se aprecian diferencias en las mencionadas caídas de la proporción o dominancia de esta especie durante los fenómenos de precipitación. Así en la figura 61 se observa como la zona de *Myriophyllum* es la que sufre un mayor descenso de *A. neglectus*, en los dos últimos años, especialmente en el 1997, cuando hubo dos eventos de precipitación; la zona con *Scirpus* también sufrió un declive de esta población especialmente marcado en el año 1997, pero inferior al sufrido en la zona de *Myriophyllum* y en las zonas sin macrófitos el mayor descenso de esta población sucedió en 1996. En esta figura se aprecia claramente que los descensos poblacionales de la especie dominante acaecidos durante los fenómenos de precipitación tumultuosa de carbonato cálcico favorecen el desarrollo de otras especies, especialmente de *A. guttata*, que siempre presenta sus máximos coincidiendo con un mínimo de *A. neglectus*.

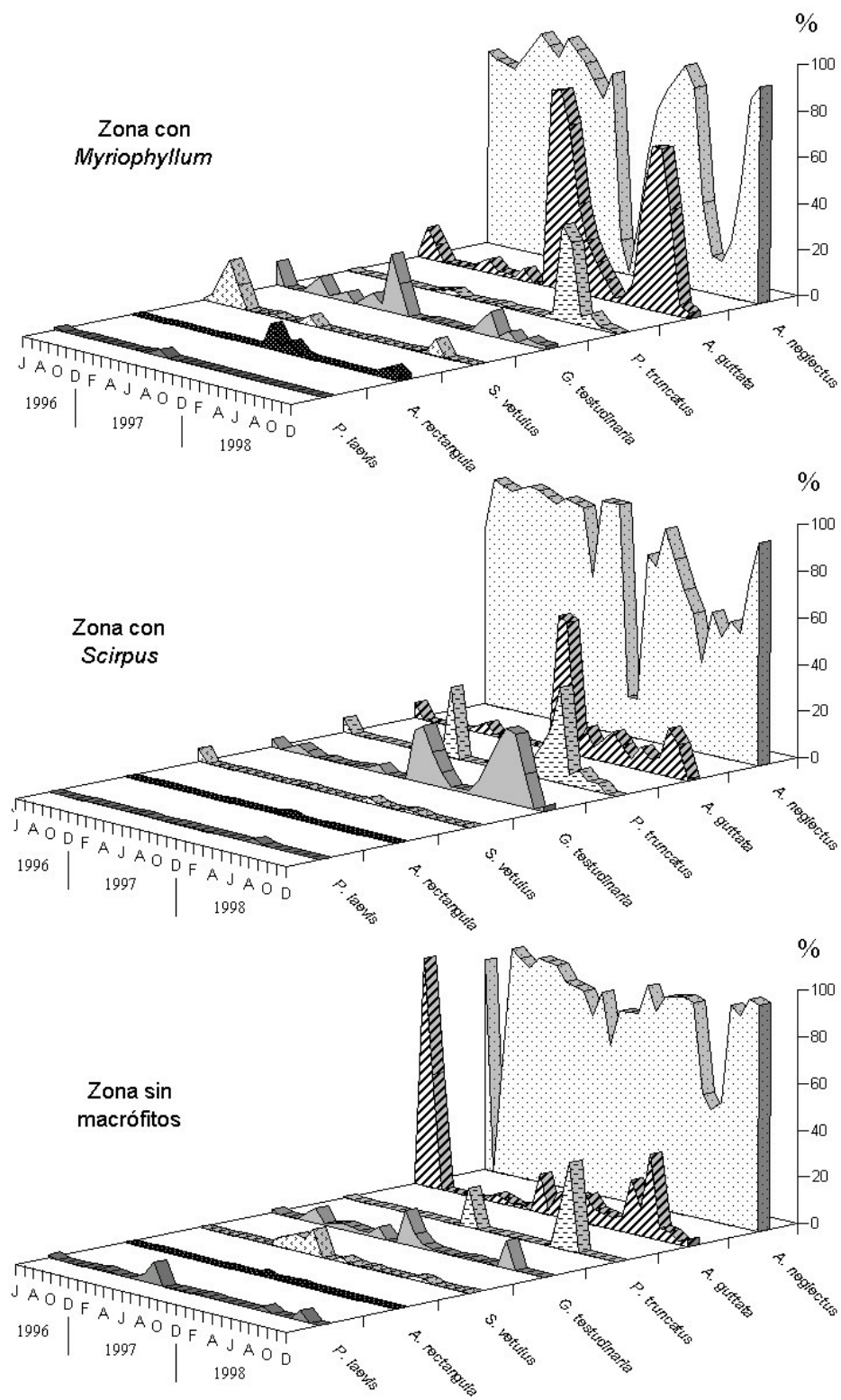


Figura 61. Cambios mensuales en la abundancia relativa de las principales especies de cladóceros en tres zonas de la laguna de La Cruz: Zona con *Myriophyllum* (media de los puntos de muestreo 1 y 5), zona con *Scirpus* (punto 4) y zona sin macrófitos (media de los puntos 2 y 3).

#### IV. 4.3.2. COPÉPODOS LITORALES

En la zona litoral se encontraron un total de ocho especies de copépodos siendo dos de ellas características de la zona planctónica (*Cyclops abyssorum* y *Tropocyclops prasinus*), y por ello no se tendrán en cuenta para esta parte del estudio. Todas las especies litorales encontradas pertenecen al grupo de los copépodos ciclópidos a excepción de una que pertenece al grupo de los harpacticoides, *Canthocamptus staphylinus*. Para representar los resultados obtenidos se han agrupado los adultos (machos y hembras) junto con los copepoditos, ya que el número de adultos era generalmente muy bajo, excepto para la especie *Eucyclops macruroides* la cual presentaba un número bastante alto de individuos y se han representado por separado cada uno de los diferentes estadios de desarrollo. Los nauplios de algunas especies de ciclópidos eran fácilmente identificables debido a su tamaño y forma, concretamente los de *Eucyclops macruroides* y *Macrocyclus albidus* y también los nauplios de *Canthocamptus staphylinus*, dado que al tratarse de un harpacticóide sus nauplios son muy diferentes al resto. Sin embargo los nauplios de otras especies de ciclópidos más pequeños no se pudieron reconocer, bien porque es posible que se hayan confundido con nauplios de *Tropocyclops prasinus*, también es posible que se perdieran al muestrear debido al tamaño de poro de la red (75  $\mu\text{m}$ ) o que realmente estuvieran en proporciones tan bajas los nauplios de estas especies poco frecuentes, que no se apreciaron al analizar las muestras. De todas maneras hay que hacer constar que para todas las especies los datos de nauplios están subestimados debido al tamaño de poro de la red utilizado y posiblemente también los de los primeros estadios de copepoditos.

*Eucyclops macruroides* es la especie más abundante presentando los adultos sus máximos en la época de finales de otoño-invierno (Fig. 62), mientras que los picos de nauplios y copepoditos son primaverales. Esta especie presenta un escaso desarrollo en verano, lo que podría interpretarse con la hipótesis del efecto de dos factores: (1) aumento de la depredación por parte de invertebrados y peces (*Gambusia*) y (2) que parte de los copepoditos entren en diapausa hasta bien entrado el otoño, debido a su ciclo de vida y estrategia de evitar la época de sequía por su adaptación en ambientes de grandes descensos de nivel y también para evitar la depredación por insectos y peces. Los datos de esta época de desarrollo máximo invernal indican importantes cambios interanuales, comparando los datos del primer invierno con los del segundo, se observa

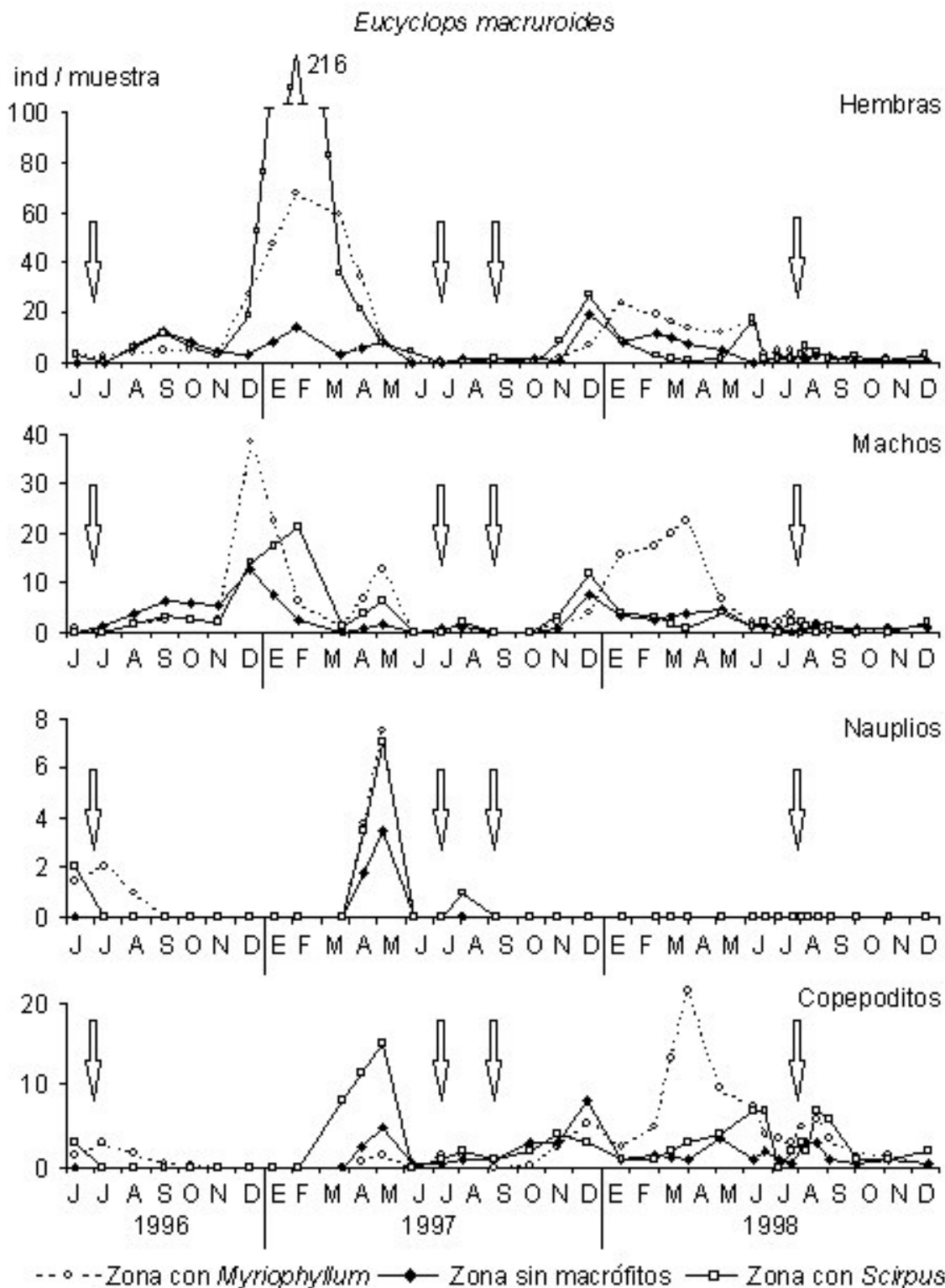


Figura 62. Cambios mensuales en las abundancias semi-cuantitativas (individuos por muestra) de *Eucyclops macruroides* mostrando sus diferentes estadios de desarrollo en tres tipos de hábitats diferentes del litoral (en dos de ellos media de dos puntos diferentes). Las flechas indican cuando tuvieron lugar los fenómenos blancos, durante el período de estudio.

que el máximo de individuos encontrados fue en 1997 de 237 individuos (entre adultos y copepoditos) en el mes de febrero en la zona con *Scirpus* y en el año 1998 de 57 individuos en el mes de abril en la zona con *Myriophyllum*. Así pues en el 1997 de invierno más suave, la especie fue más abundante y con picos más tempranos que en el año 1998. Los nauplios presentan su máximo en el año 1997 después del pico de adultos, en el año 1996 no tenemos datos de principios de año, pero si de los nauplios que se desarrollan en verano coincidiendo con el desarrollo de los copepoditos, en el año 1998 no se recogieron nauplios. En general, se observa también que el pico de hembras va precedido por uno de machos como es de esperar en los copépodos. Esta especie se encuentra en mayor número en las zonas con macrófitos, aunque también se ha encontrado en las zonas sin ellos.

*Macrocyclus albidus* es la segunda especie más importante aunque su abundancia es mucho menor que la de *E. macruroides* (Fig. 63) y al contrario de este último, que como hemos visto es de ocurrencia invernal, éste es más estival, solo en el año 1997 de invierno más suave presenta también máximos a principios de primavera. Esta especie se encuentra mayoritariamente en las zonas con *Scirpus* y en las zonas sin macrófitos. En los años 1996 y 1998 esta especie tiene una abundancia muy similar en verano, pero en el año 1997 hay un descenso muy importante de la población, este año ocurrieron dos fenómenos blancos, siendo el segundo en el mes de septiembre, en los otros dos años la población se incrementa en este mes pero este año le afecta más y la población no se recupera hasta el año siguiente. En 1996 la población continuó siendo importante hasta bien entrado el otoño. Solo se encontraron individuos adultos (tanto hembras como machos) en los años 1996 y 1997. En el primero de estos años hubo un máximo de hembras en el mes de noviembre seguido de un pico de nauplios en diciembre, pero el máximo más importante es el de primavera (abril) del que derivan en parte las poblaciones estivales que deben pertenecer a diferentes generaciones. Estos máximos de nauplios fueron mucho más tempranos que los del año 1998 que tuvieron lugar en enero y junio. De los datos de copepoditos se puede observar que durante el verano de 1998, cuando se muestreó con una mayor periodicidad, hay varias generaciones seguidas y se cogieron diferentes generaciones de copepoditos.

El harpacticóide *Canthocamptus staphylinus* es la tercera especie más importante en la zona del litoral (Fig. 63). Esta especie se desarrolla entre los meses de octubre a



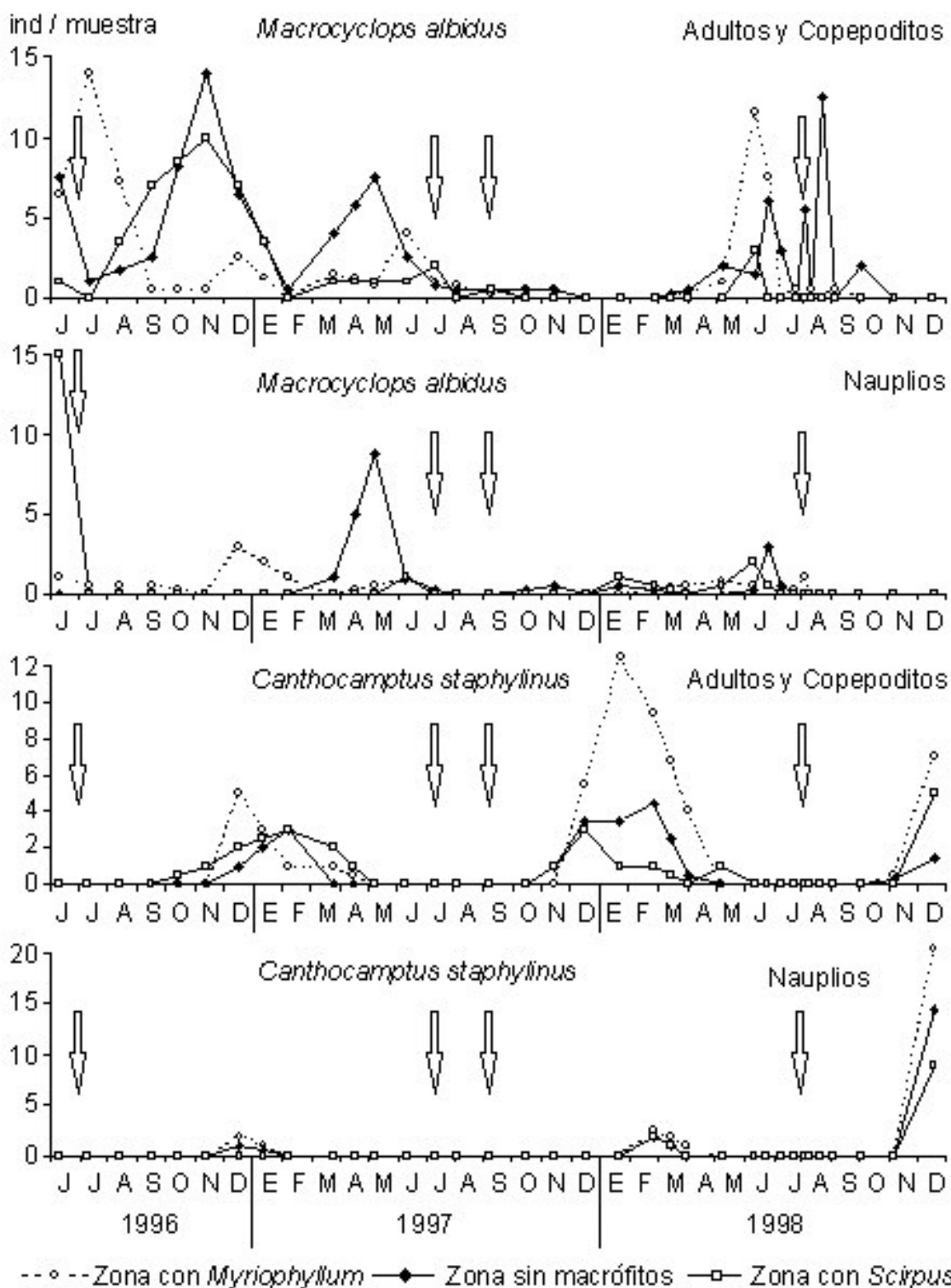


Figura 63. Cambios mensuales en las abundancias semi-cuantitativas (individuos por muestra) de *Macrocyclus albidus* y *Canthocamptus staphylinus* mostrando los adultos y copepoditos juntos y los nauplios, en tres tipos de hábitats diferentes del litoral como en la Fig. 62. Las flechas indican cuando tuvieron lugar los fenómenos blancos, durante el período de estudio.

mayo, las hembras ovígeras aparecen en los tres años en el mes de diciembre y tienen una mayor abundancia en las zonas con macrófitos. La aparición de los nauplios coincide en la de los adultos. Esta especie ha ido incrementando su número a lo largo del período de estudio.

Las especies *Microcyclops rubellus*, *Paracyclops affinis* y *Ectocyclops phaleratus* aparecieron en pocas muestras y no se vieron sus nauplios (Fig. 64). *M. rubellus* no se encontró en el año 1996 pero desde otoño del año 1997 su presencia fue más o menos permanente en el lago con mayores abundancias a finales de otoño-invierno en las zonas con macrófitos. De *P. affinis* se encontraron unos pocos individuos en las zonas con macrófitos a finales del año 1997 y un solo individuo en uno de los puntos sin vegetación en el año 1996 y de la especie *E. phaleratus* solo se encontró un macho en la zona con *Scirpus* en junio de 1998.

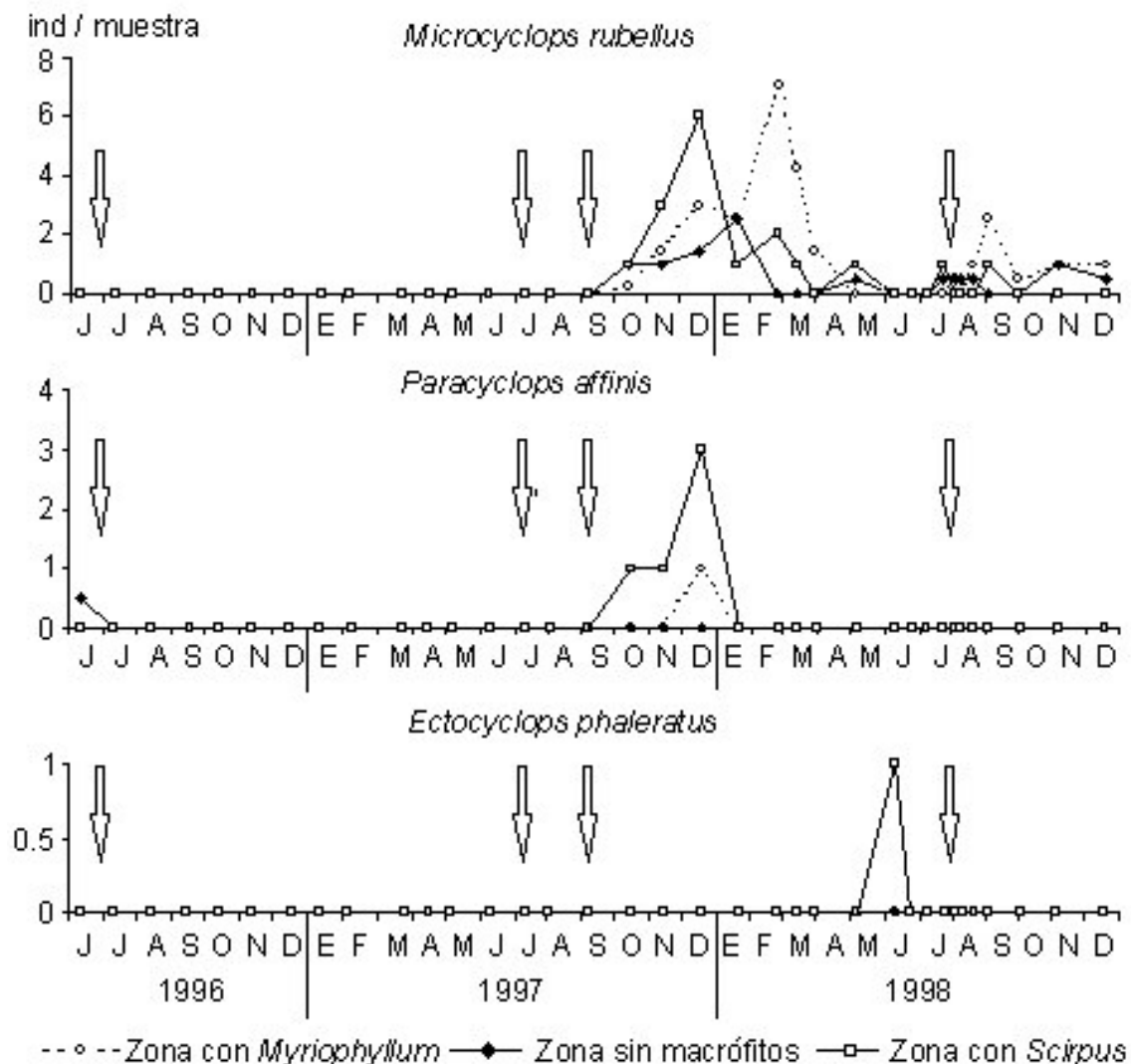


Figura 64. Cambios mensuales en las abundancias semi-cuantitativas (individuos por muestra) de *Microcyclops rubellus*, *Paracyclops affinis* y *Ectocyclops phaleratus* mostrando los adultos y copepoditos juntos, en tres tipos de hábitats diferentes del litoral como en la Fig. 62. Las flechas indican cuando tuvieron lugar los fenómenos blancos, durante el período de estudio.

#### IV. 4.3.3. CRUSTÁCEOS PLANCTÓNICOS EN LA ZONA LITORAL

Como se ha comentado en los apartados anteriores en la zona del litoral siempre aparecen especies características de la zona planctónica, tanto cladóceros como copépodos. En este apartado queremos ver si las especies se encuentran a la vez en ambas zonas o por el contrario muestran una distribución diferencial durante un período están en la zona litoral y en otro momento en la zona central de la laguna. Para ello hemos tomado los datos del perfil vertical y se ha calculado para cada una de las especies el promedio de la columna de agua muestreada hasta la capa anóxica y también el promedio de organismos que se encuentran en la zona del epilimnion, entre la superficie y 6 m y lo hemos comparado con los datos obtenidos del litoral.

En las figuras 65, 66 y 67 se muestran los datos de los cladóceros. Para las tres especies planctónicas se aprecia que en el litoral son por lo general más abundantes en el hábitat sin macrófitos. Las especies *D. longispina* y *C. dubia* se encuentra mayoritariamente en las zonas sin macrófitos (Figs. 65 y 66) y *D. brachyura* se encuentra en todas las zonas, aunque es más frecuentemente abundante en la zona sin macrófitos, siendo la zona con *Scirpus* la que menor número de individuos presenta, en la zona de *Myriophyllum* tiene unos picos siempre al inicio de verano. De la comparación de la variación estacional de estos cladóceros en el litoral con las que muestran en el centro de la laguna y especialmente en la zona del epilimnion o sea la capa de agua que se corresponde con el litoral se deduce que estos organismos aparecen antes en la zona del litoral que en la zona central de la laguna. Dado que se trata de una laguna meromítica en la que el fondo permanece constantemente anóxica y dada la fuerte pendiente que presentan sus orillas, cabe pensar que los efipios que estas especies forman no puedan desarrollarse si caen al fondo en la zona anóxica, pero sí los que se desplazan a las zonas litorales por los movimientos del agua, especialmente los de la zona superficial arrastrados por el viento. Los efipios conformados con capacidad de flotación se depositan en buena parte en las zonas litorales en donde la mezcla vertical de agua llega al fondo y facilita la eclosión de los efipios y cuando éstos eclosionan los individuos se desplazan hacia la zona central de la laguna.

Por otro lado se ha representado el total de cladóceros encontrados en la zona litoral como el porcentaje de cladóceros litorales frente a los cladóceros planctónicos (Fig. 68),

las fechas de muestreo se indican en la Tabla 17. Dominan claramente los cladóceros litorales a lo largo de los tres años estudiados, solo excepcionalmente en unas pocas muestras de verano y prácticamente en la zona sin macrófitos los cladóceros planctónicos presentan un porcentaje mayor del 50 %. Por otra parte durante los meses de verano, época en la que se desarrollan *D. brachyura* y *C. dubia*, y en el primer invierno, época en la que inicia su desarrollo *D. longispina*, sobretudo en la zona sin macrófitos es donde los cladóceros planctónicos tienen una mayor presencia.

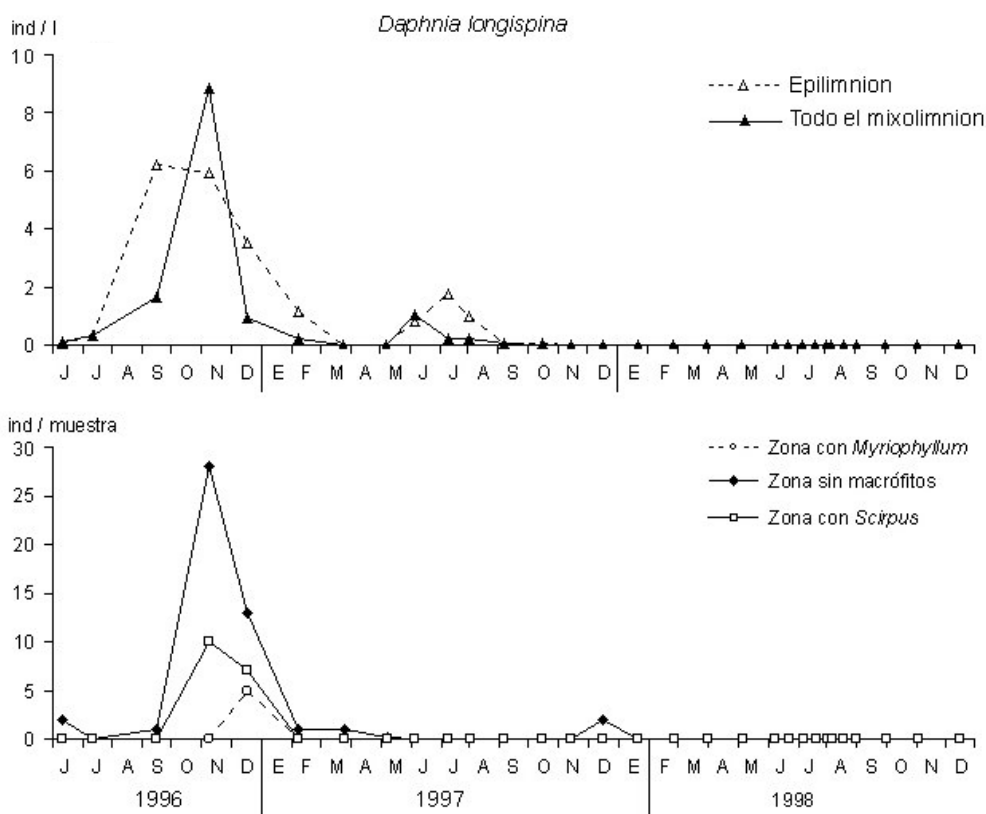


Figura 65. Variación estacional de *Daphnia longispina*. La gráfica superior muestra la media de la densidad entre 0 y 6 m (epilimnion) y la media de toda la columna óxica en el centro de la laguna y la inferior la abundancia en los tres tipos de hábitats (los valores para la zona sin macrófitos y con *Myriophyllum* son medias de dos puntos).

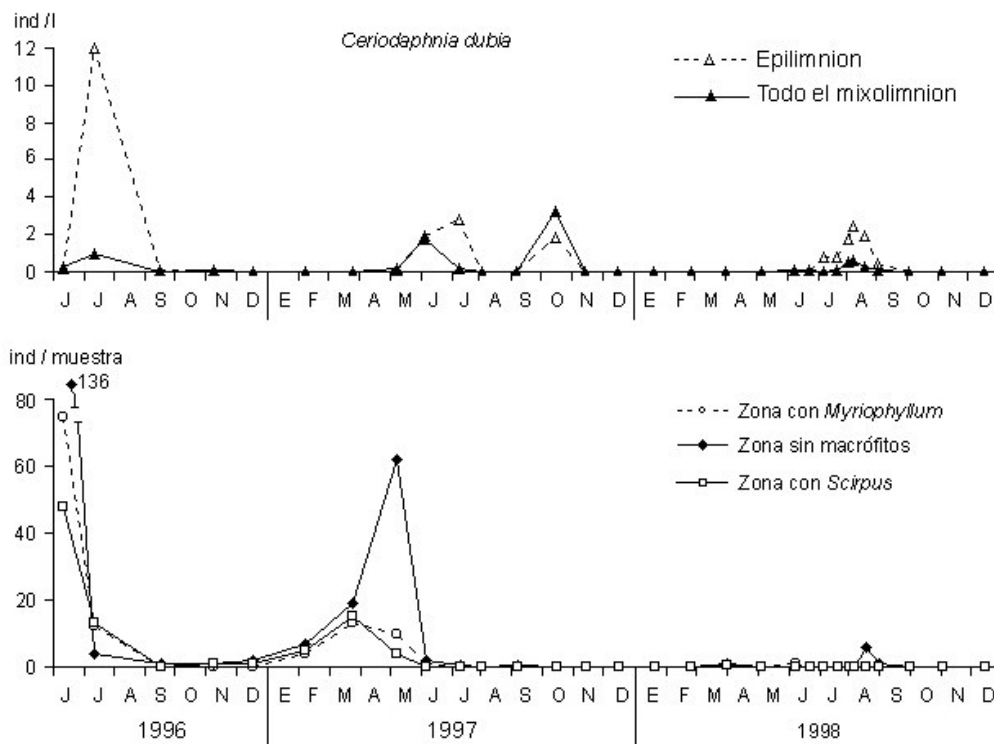


Figura 66. Variación estacional de *Ceriodaphnia dubia* en el centro de la laguna (arriba) y en el litoral (abajo). Datos como la Fig. 65.

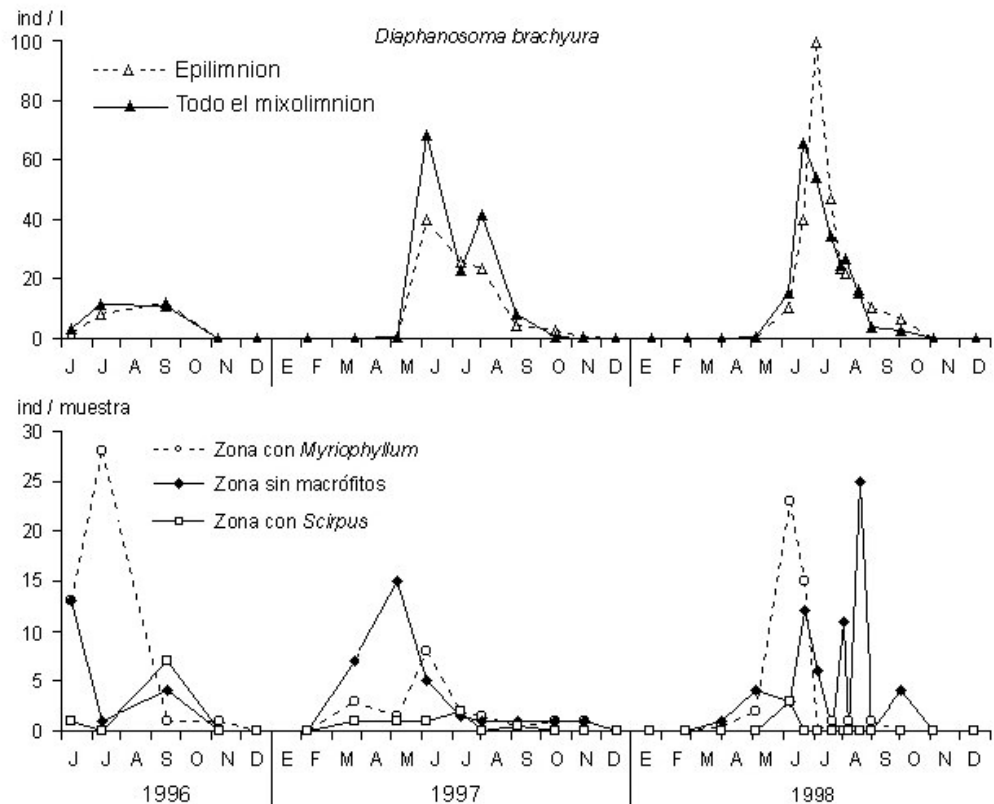


Figura 67. Variación estacional de *Diaphanosoma brachyura* en el centro de la laguna (arriba) y en el litoral (abajo). Datos como la Fig. 65.

También se observa que en la zona con *Scirpus* es la que menos representación de cladóceros planctónicos tiene, esto puede estar relacionado con la dirección de los vientos dominantes, ya que esta zona está representada por un solo punto situado en una zona donde no se observan acúmulos de materiales en superficie por efecto de los vientos.

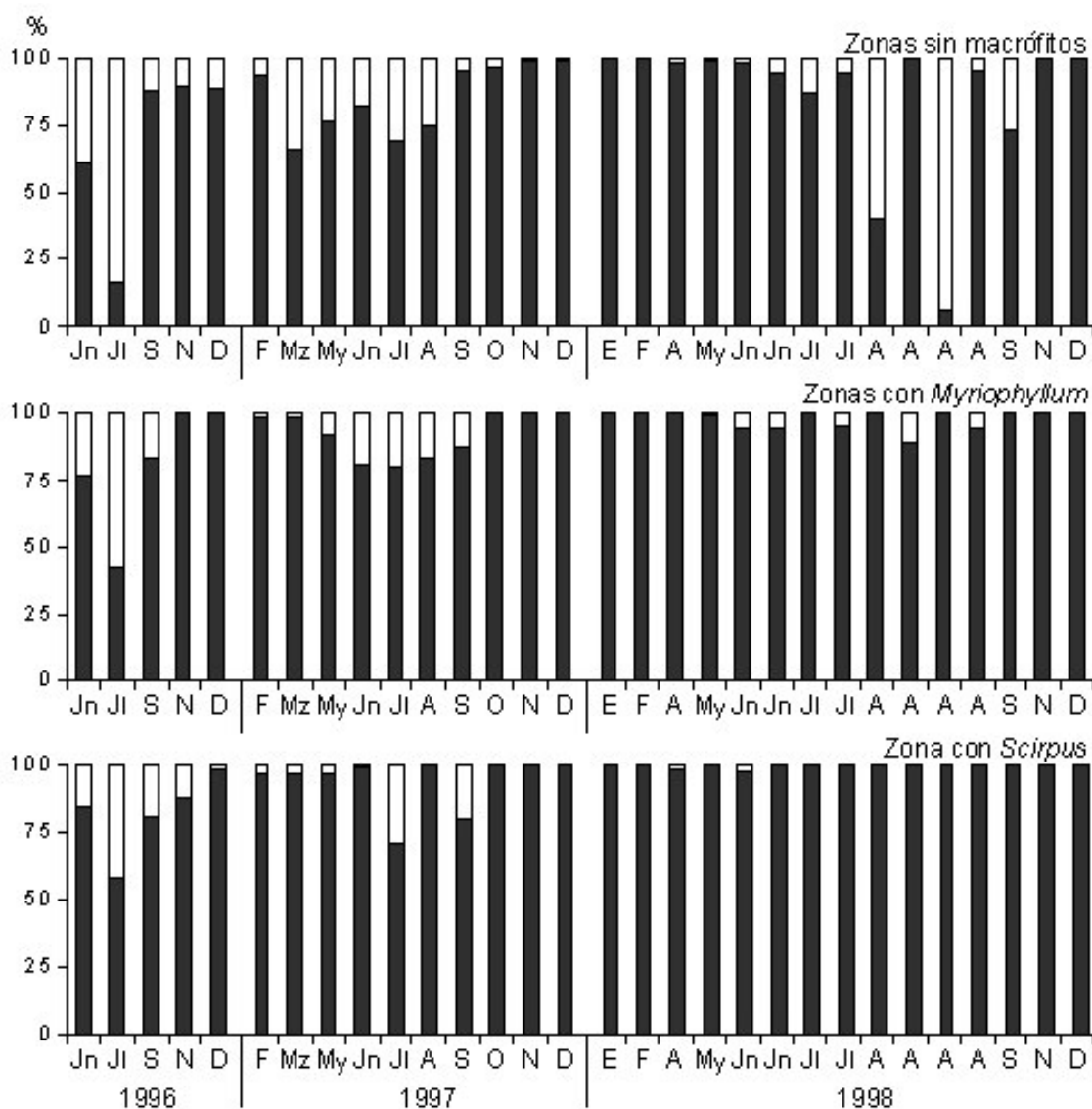


Figura 68. Porcentaje de los cladóceros litorales (en color negro) y los planctónicos (en color blanco), en las tres zonas diferentes del litoral.

En las figuras 69 y 70 se muestran los datos de los copépodos planctónicos en la zona litoral. Al igual que ocurría con los cladóceros los copépodos también presentan primero los máximos en la zona litoral y después se localizan en la zona central de la laguna. La especie *T. prasinus* en el litoral presenta máximos a finales de invierno-primavera, cuando es escaso en el centro de la laguna y luego prácticamente desaparece de la zona litoral en verano, cuando es más abundante en el centro (Fig. 69). Esto parece indicar que se sitúen en la orilla los individuos durante el invierno para alimentarse. Especialmente en el año de invierno suave los organismos de la orilla incrementan su número sobretodo en las zonas sin vegetación en el mes de marzo y cuando comienza el período de estratificación, a partir de este momento el número de organismos en la zona litoral disminuye al mismo tiempo que se incrementa en la zona centro, coincidiendo el máximo de la zona centro con el mínimo de la zona litoral. En la zona litoral en verano la presión de depredación es mayor y también los factores ambientales como la luz y la temperatura son más extremos, por ello los individuos de esta especie tienden a retirarse. Además puede haber también algún efecto del fenómeno de precipitación de carbonatos, después del primer fenómeno blanco de 1997, ocurrido a principios de julio hay un descenso de la población en el centro de la laguna y un pequeño incremento en la zona litoral, quizás la turbidez proporciona un ambiente ahora más propicio al litoral. Sin embargo, después del segundo fenómeno blanco ocurrido en septiembre, la población disminuye casi por completo en ambos lugares y entra en su mínimo otoñal hasta su crecimiento en la primavera del siguiente año. En el año 1998 aparece un máximo más tardío, como corresponde a un año más frío (en los meses de febrero-abril), en mayo en la zona litoral y como en el año anterior luego se desarrolla la población en los meses de verano en la zona centro.

En la figura 70 se muestran los datos de *C. abyssorum*, en los meses de invierno el número de individuos en las zonas de litoral se incrementa y en la época estival disminuye y en la zona central de la laguna ocurre justo lo contrario. En realidad tiene una distribución similar a *T. prasinus*, pero desfasada en el tiempo, siendo los máximos de *C. abyssorum* tanto en el litoral como en el centro anteriores a los de *T. prasinus*. *C. abyssorum* tiene crecimientos a finales de otoño-invierno y más a principios de verano, mientras que *T. prasinus* se desarrolla más en primavera y mediados o finales de verano. Lo que nos indica que estos copépodos muestran un desfase en sus ciclos y ambos



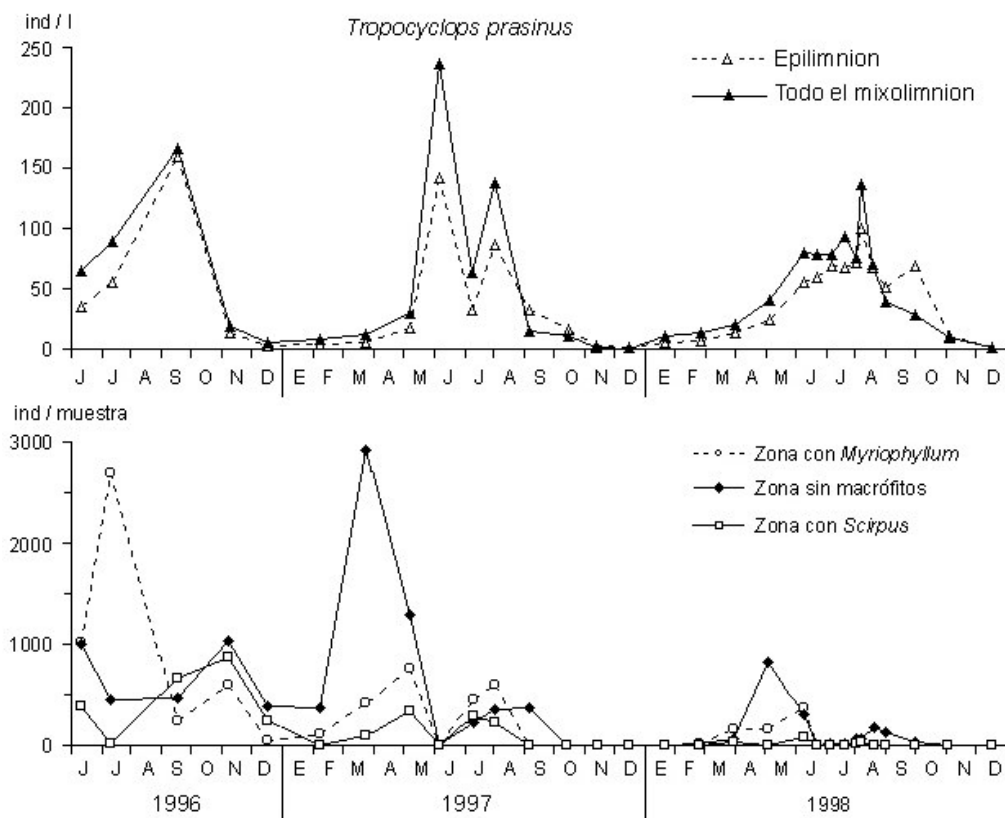


Figura 69. Variación estacional de *Tropocyclops prasinus* en el centro de la laguna (arriba) y en el litoral (abajo). Datos como la Fig. 65.

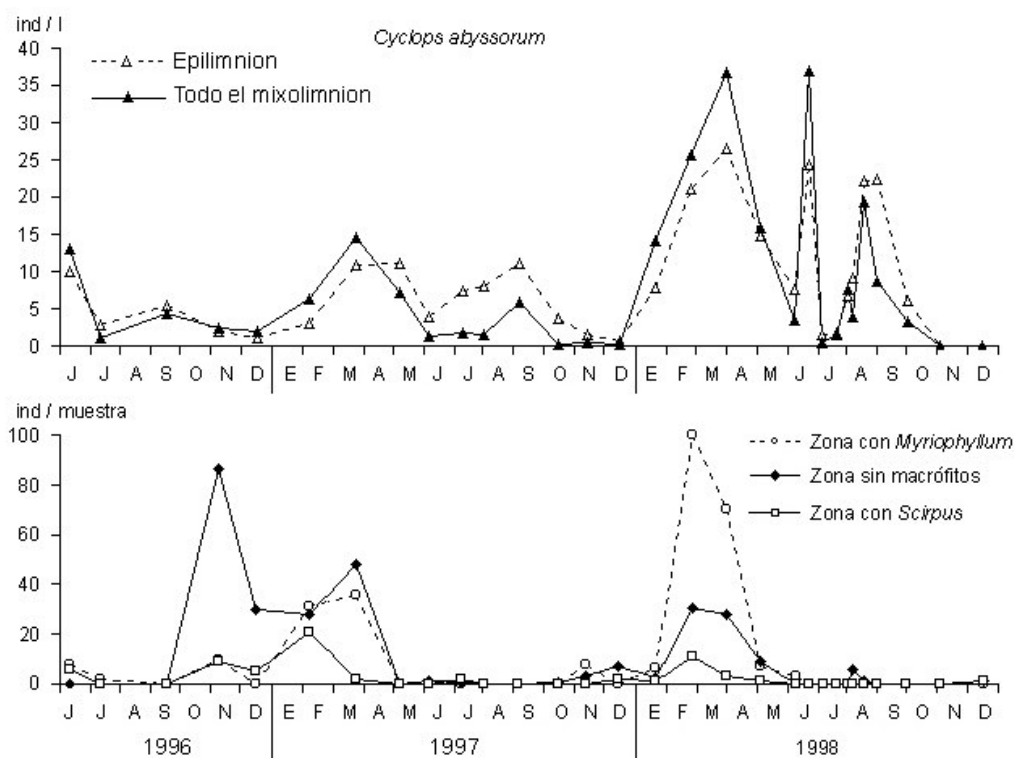


Figura 70. Variación estacional de *Cyclops abyssorum* en el centro de la laguna (arriba) y en el litoral (abajo). Datos como la Fig. 65.

pueden realizar una migración horizontal algo desfasada también invadiendo las zonas del litoral en la época fría y rehuyéndolas en verano.

En la figura 71 se representa el porcentaje de copépodos litorales y las dos especies de copépodos planctónicos. A diferencia de los cladóceros planctónicos, los copépodos planctónicos son muy importantes en el litoral y representan el mayor porcentaje en las tres zonas del litoral en la mayor parte del año, pero en las zonas sin vegetación son más importantes todavía. Los copépodos litorales tienen mayores proporciones durante el otoño-invierno en general. *C. abyssorum* es el que menores proporciones presenta y tiene mayor representación generalmente durante el invierno aunque en el mes de junio de 1997 en las zonas sin vegetación hay un alto porcentaje de esta especie no hay muchos individuos, esto es debido a que hay muy pocos organismos en este muestreo y al tratarse de un porcentaje parece que sea elevado aunque el número real de organismos encontrados es de 2 individuos. *T. prasinus* es la especie más importante de la zona litoral durante el año 1996, durante el invierno aumenta el porcentaje de copépodos litorales excepto en la zona sin vegetación donde sigue dominando *T. prasinus*. A partir de marzo hasta mayo de 1997 va incrementando su proporción pero en el mes de junio ha disminuido mucho lo que puede indicar el hecho comentado anteriormente de que se han situado en el centro de la laguna (Fig. 69). En julio y quizás como consecuencia del fenómeno blanco *T. prasinus* vuelve a tener una representación importante en las orillas sin embargo después del fenómeno blanco de septiembre se encuentra en un porcentaje muy bajo sobretodo en las zonas con vegetación y solo recupera su importancia a partir de febrero de 1998, repitiéndose este año la misma secuencia en junio los organismos vuelven a situarse nuevamente en la zona central de la laguna hasta que sucede el fenómeno blanco en agosto volviendo a incrementar la población de *T. prasinus* en las orillas sobretodo en la zona sin vegetación.

En el centro de la laguna (muestras de redes verticales) dominan los copépodos, pero los cladóceros tienen porcentajes altos en verano y han incrementado su número a lo largo de los tres años pero en invierno ha disminuido lo que se explica por lo que se había dicho antes de la disminución de *Daphnia* y aumento de *Diaphanosoma* (Fig. 72). Sin embargo los cladóceros planctónicos de la zona litoral tienen muy poca importancia, solo en el mes de junio presentan un porcentaje más elevado, coincidiendo con los máximos de población de la zona central de la laguna (Fig. 34) y los cladóceros litorales

son dominantes casi todo el año excepto en los meses de los meses de julio y agosto que dominan los copépodos litorales.

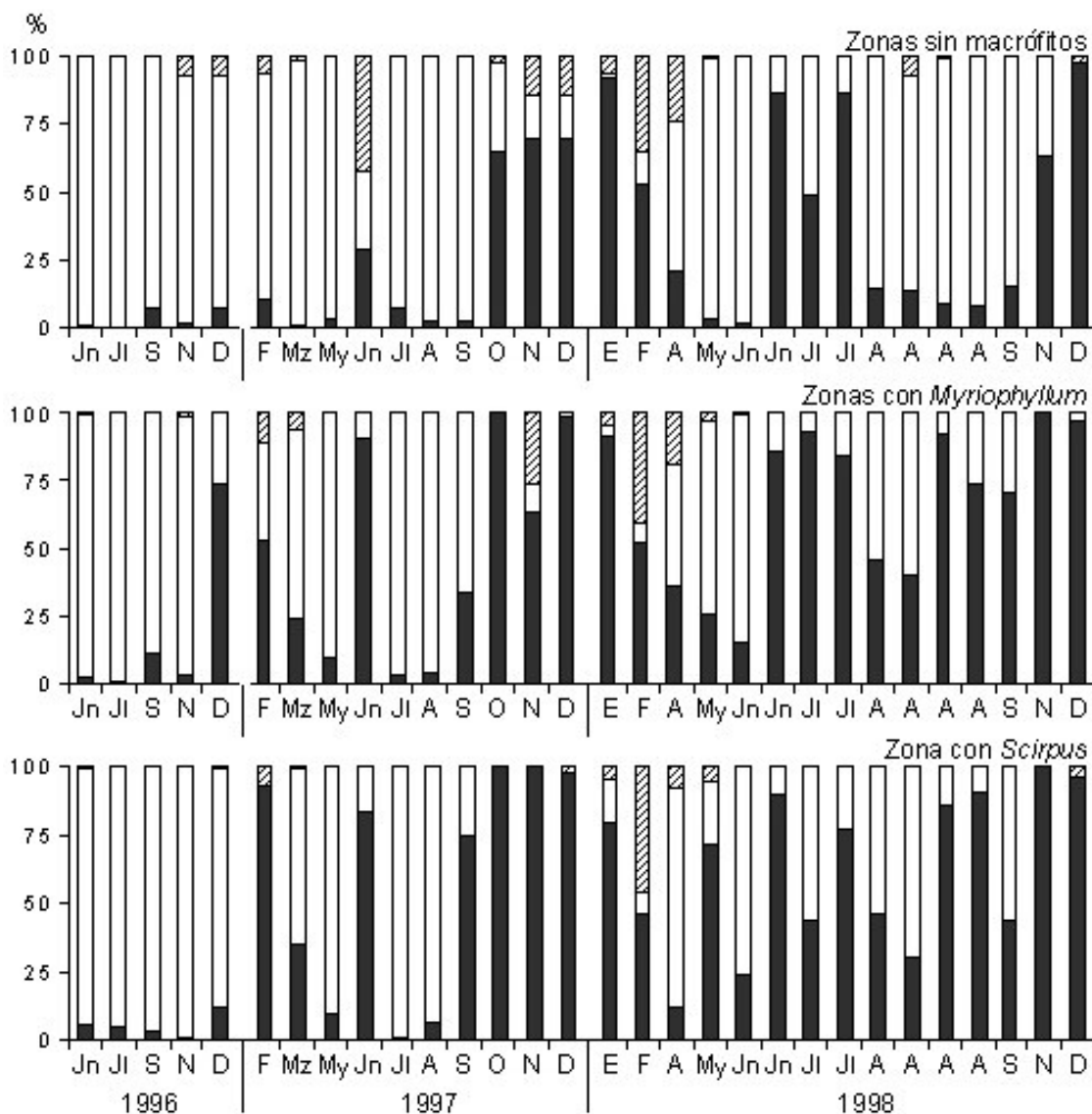


Figura 71. Porcentaje de los copépodos litorales (en color negro) y las dos especies de copépodos planctónicos *Tropocyclops prasinus* (en color blanco) y *Cyclops abyssorum* (rayado), en las tres zonas diferentes del litoral.

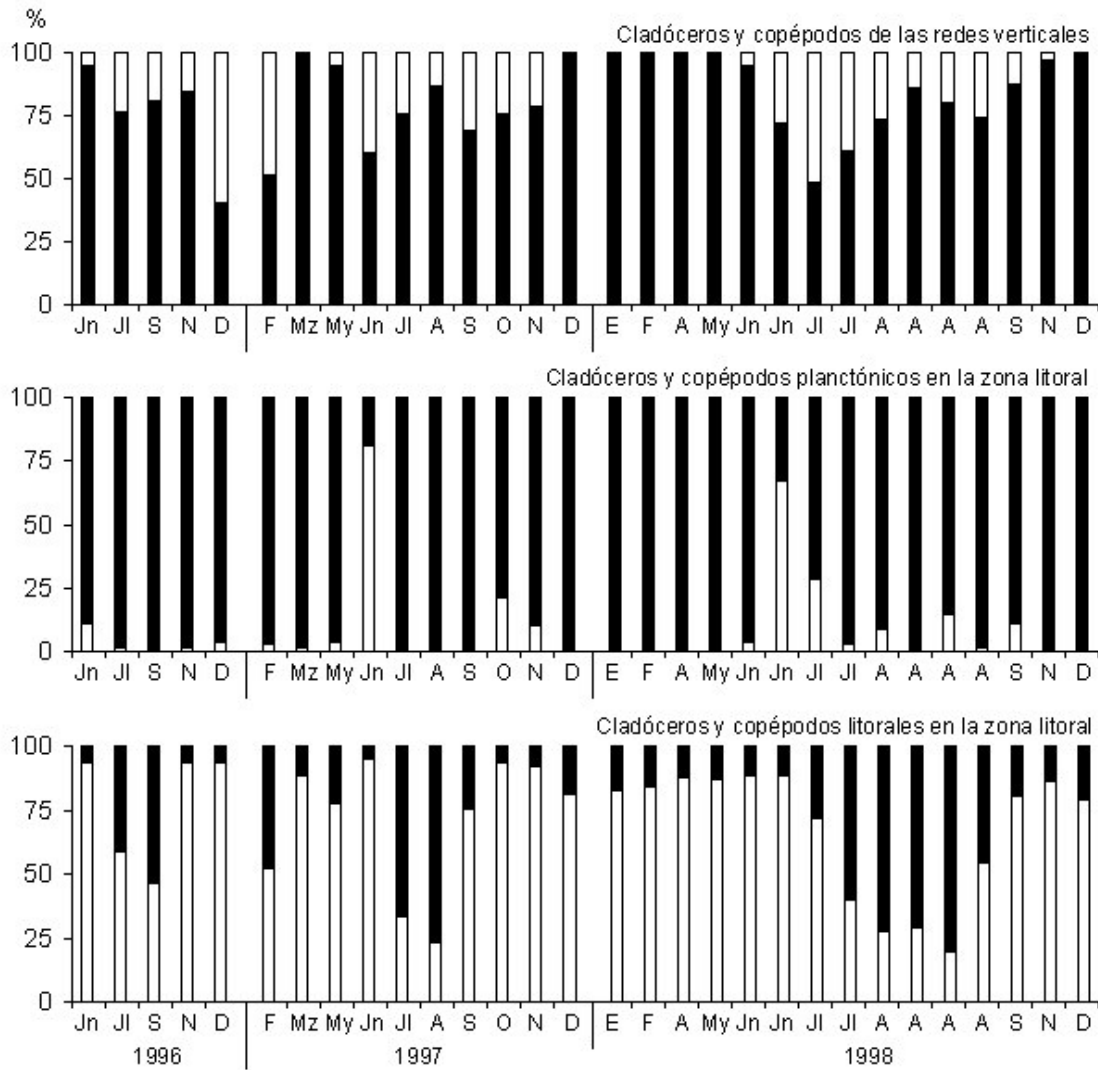


Figura 72. Porcentaje de los cladóceros (en color blanco) y los copépodos (en color negro) en la zona central y en la zona litoral.

#### IV.4.4. ESTUDIO DE LAS TRAMPAS DE SEDIMENTACIÓN

En las trampas de sedimentación se han encontrado restos de cladóceros y de copépodos, tanto planctónicos como litorales. Por un lado se han estudiado los restos de cladóceros comparando los planctónicos con los litorales y por otro lado los copépodos. Los restos de cladóceros encontrados en las trampas fueron fácilmente identificables a las especies a las cuales pertenecían, pero los restos de copépodos no se pudieron identificar en la mayoría de los casos, lo cual ha hecho más complicado y menos interesante su análisis. En las trampas como se comentó en el capítulo de material y métodos había unos tubos fijados con formol y otros sin fijar, para el recuento de restos de organismos se utilizaron dos tubos (uno fijado y otro sin fijar). Los tubos fijados con formol se pusieron por primera vez el 5-2-97. En la trampa "0" se recogió muy poco material a pesar de ser la que estuvo durante un periodo anual, lo cual nos indica que si la trampa está mucho tiempo parte del material recogido se descompone ya que esta trampa no contenía tubos con formol, de todos modos en el Apéndice 13 se muestran los datos de todas las trampas. La trampa "1" ha sido la más utilizada ya que teníamos datos de casi todo el periodo de estudio, exceptuando dos periodos en los que fue sustraída y la trampa "2" ha sido utilizada como muestra adicional para hacer la media con la trampa 1 en los periodos que coincidían ambas trampas. Y la trampa "3" se ha utilizado para comparar la cantidad de material recogido más superficialmente con los recogidos en el fondo por la trampa 1.

##### IV.4.4.1. CLADÓCEROS

Para los cladóceros planctónicos cada resto encontrado consistente en uñas abdominales, cabezas o caparazones o la combinación de éstos cuando estaban juntos, han sido contados como un individuo, los fragmentos de cada uno de los restos mencionados y segmentos antenales fueron considerados pero solo como proporciones correspondientes a fragmentos de individuos. (Las patas torácicas también fueron contadas pero solo fueron usadas como verificación de la abundancia encontrada con los restos anteriores). También cada uno de los restos de los quidóridos encontrados, escudos cefálicos, caparazones o postabdómenes o la combinación de éstos cuando estaban juntos ha sido considerado como un individuo. Nosotros no usamos la fórmula de Frey (1986) porque la probabilidad de que estos restos provengan del mismo animal

es muy baja ya que en gran parte provienen del litoral y son trasladados y sedimentados ya descompuestos y porque se miró una parte pequeña de la muestra y para tener una mejor comparación entre las muestras y las especies es preferible contar todos los restos a solo considerar el que está en número máximo ya que se perdería mucha información. A pesar de que haya una probabilidad aunque baja de que varios restos puedan proceder de un mismo animal, será en el mismo número para cada especie y muestra, con lo que el análisis realizado siempre de la misma manera es válido para el estudio comparativo realizado sobre los cambios temporales del número de restos sedimentados y es solo un factor de escala según el número de restos que deja cada especie (normalmente tres en los quidóridos escudo cefálico, valvas y postabdomen). Esta manera de contar los restos es lo más normalmente utilizado por muchos autores (Whiteside, 1970; Hofmann, 1987; Hann, 1989).

Los restos de todos los cladóceros encontrados en las trampas de sedimentación fueron contados para establecer una tasa de deposición por día, la cual corresponde aproximadamente a una media mensual. La trampa 1, estaba situada a 19 m siempre totalmente en la zona anóxica, muy por debajo de la profundidad de extinción del oxígeno (Fig. 32) donde no pueden vivir los microcrustáceos. Encontramos importantes diferencias en el número de cladóceros planctónicos, lo que se hace más evidente en la especie más abundante *D. brachyura* dependiendo de si los tubos de las trampas habían sido tratados con formol o contenían solo agua de la misma profundidad que la trampa. Esto indica que los cladóceros planctónicos de los géneros *Daphnia*, *Diaphanosoma* y *Ceriodaphnia* son muy lábiles y los restos más durables ya muy fragmentados como las uñas del postabdomen también se descomponen a lo largo del tiempo. La Tabla 20 muestra que el número de los cladóceros planctónicos es normalmente mayor en los tubos tratados con formol, esto se nota sobretudo en aquellos muestreos en los que el número de individuos es elevado en cambio esto no afecta a los restos de los quidóridos que son mucho más permanentes. Por esta razón y como se puede observar en la Tabla 20, los cladóceros litorales muestran proporciones muy altas, aunque las trampas estaban situadas en el centro del lago. Por todo ello la relación entre cladóceros planctónicos y litorales usada en muchos trabajos de paleolimnología debe ser interpretada con precaución ya que es diferente, según en las condiciones en las que se acumulan los restos, que pueden afectar diferencialmente la descomposición de estos dos grupos de organismos.

Tabla 20. Acumulación ( $\text{ind cm}^{-2} \text{ día}^{-1}$ ) de las principales especies planctónicas en los tubos tratados con formol y sin tratar de la trampa 1 de sedimentación situada a 19 m. Se indica también la relación entre el porcentaje de cladóceros litorales con respecto al total de cladóceros.

	<i>Diaphanosoma brachyura</i>		<i>Daphnia longispina</i>		<i>Ceriodaphnia dubia</i>		% Litorales / Total		
	Con formol	Sin formol	Con formol	Sin formol	Con formol	Sin formol	Con formol	Sin formol	
1997	F-Mz	0	0	0,2	0,1	0	0	49	50
	Mz-My	0,1	0	0,1	0,5	0	0	50	43
	My-Jn	1,2	0,6	0,6	0,3	0,2	0,2	19	36
	Jn-Jl	18,2	0,7	0,3	0,3	2,0	0,2	3	22
	Jl-Ag	10,6	1,4	0,2	0,5	0	0	2	11
	Ag-Sp	5,4	1,5	0	0	0	0	4	18
	Sp-Oc	0,8	1,2	0	0	0	0	0	7
	Oc-Nv	0,2	0	0	0	0	0	75	100
	Nv-Dc	0,3	0,3	0,8	0,3	0	0	22	56
	1998	En-Fe	0,3	0,3	0	0,6	0	0	50
Mz-Ab		0,3	0	0	0	0	0	50	100
Ab-My		0	0	0,1	0,1	0	0	50	80
My-Jn		0,1	0	0	0	0	0	0	100
Jn-Jn		0,4	0,7	0	0	0	0	50	60
Jn-Jl		9,0	5,2	0	0	0,2	0	3	13
Jl-Jl		15,6	4,0	0	0,3	0	0	0	28
*Jl-Ag		(3,8)	(5,9)	(0,3)	(0)	(0)	(0,7)	(26)	(55)
Ag-Sp		1,5	1,5	0	0	0,5	0,3	20	48
Sp-Nv		1,8	0	0	0	0	0	14	100
Nv-Dc	0,1	0,2	0	0	0	0,5	87	68	

\* La trampa fue arrastrada y los tubos no estaban completos.

La presencia de cladóceros planctónicos en las trampas (Figura 73 y Tabla 20) está en concordancia con su ciclo estacional en el lago (Armengol & Miracle, 2000). A pesar de que la mayoría de éstos están presentes principalmente en primavera y verano, estos datos muestran que los restos de cladóceros planctónicos en las trampas siguen el patrón principal de sedimentación de la materia orgánica mostrado en la figura 73, con un máximo durante el fenómeno blanco, en el año 1996 no se observa este pico ya que no había trampas con formol y los organismos planctónicos no se conservaron. En la figura 74 se muestra la comparación de la abundancia de cada una de las especies de cladóceros planctónicos en el perfil vertical de la laguna con los restos encontrados en las trampas de sedimentación. En la especie *D. brachyura* (Fig. 74a) se observa que los valores máximos en la trampa 1 se sitúan un poco después de los máximos poblaciones encontrados en el perfil vertical en los años 1997 y 98, en el año 1996 no tenemos valores de la trampa 1 ya que fue sustraída justo en el período estival y además aún no habíamos colocado tubos con formol con lo que los restos más lábiles, como son los de estas especies planctónicas, no se conservaron. El valor máximo en la trampa 3 situada a

12.5 m, se sitúa a finales de junio mientras que el valor máximo de la trampa 1 se sitúa a mediados de julio. Dado que los máximos poblacionales de esta especie se situaban en la termoclina (Fig. 39), cabe esperar que se encuentren más restos en la trampa situada justo por debajo de la termoclina que en la situada en el fondo de la laguna como se observa en la figura 75a, durante el periodo en que estuvo colgada la trampa.

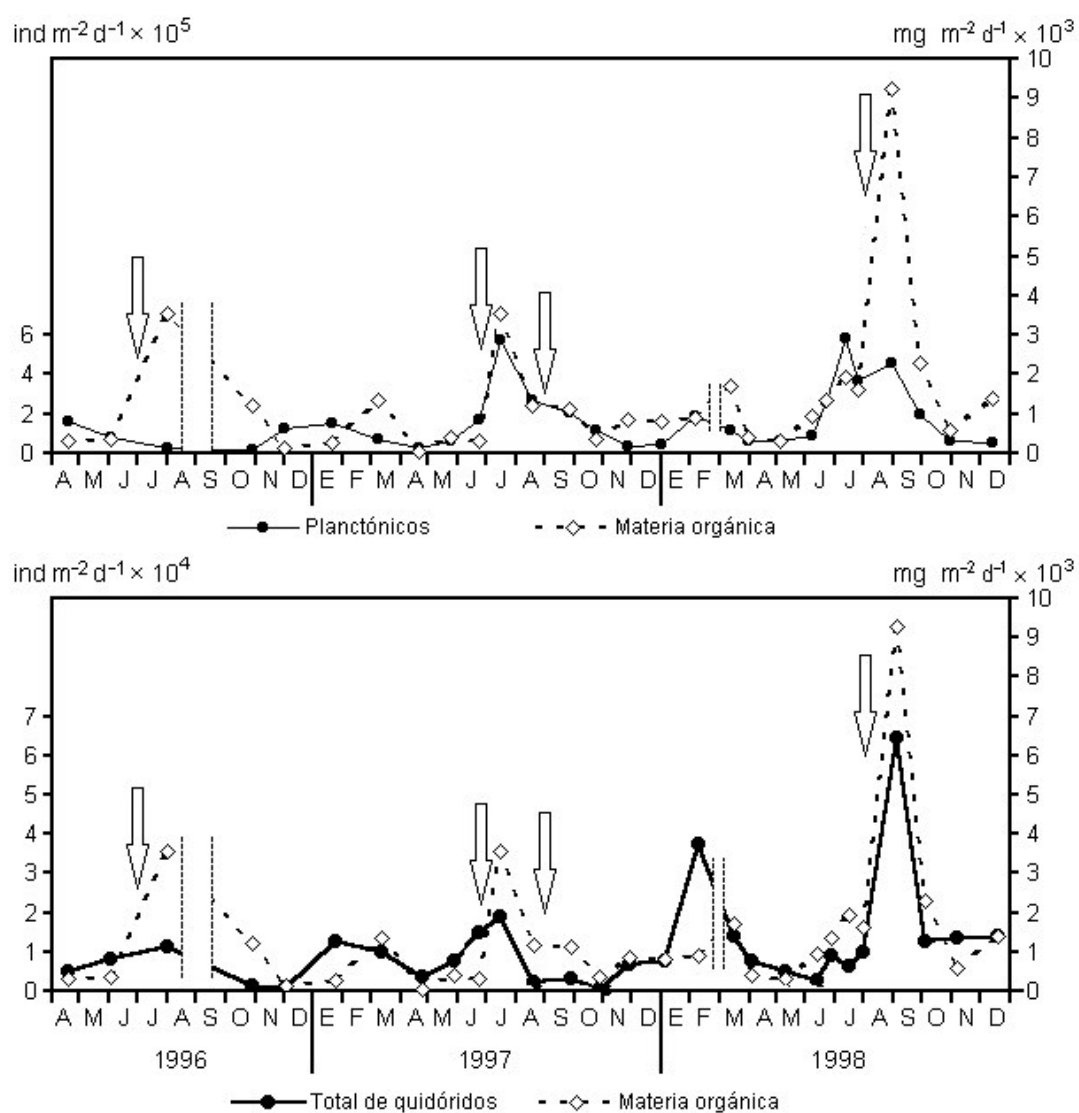


Figura 73. Comparación de los porcentajes de acumulación del total de restos de organismos planctónicos (superior) y los quidóridos (inferior) en  $\text{ind m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  y el peso seco de la materia orgánica en  $\text{mg m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ , en la trampa de sedimentación. Las flechas indican los fenómenos blancos. Las líneas punteadas verticales indican los períodos de pérdida de la trampa.



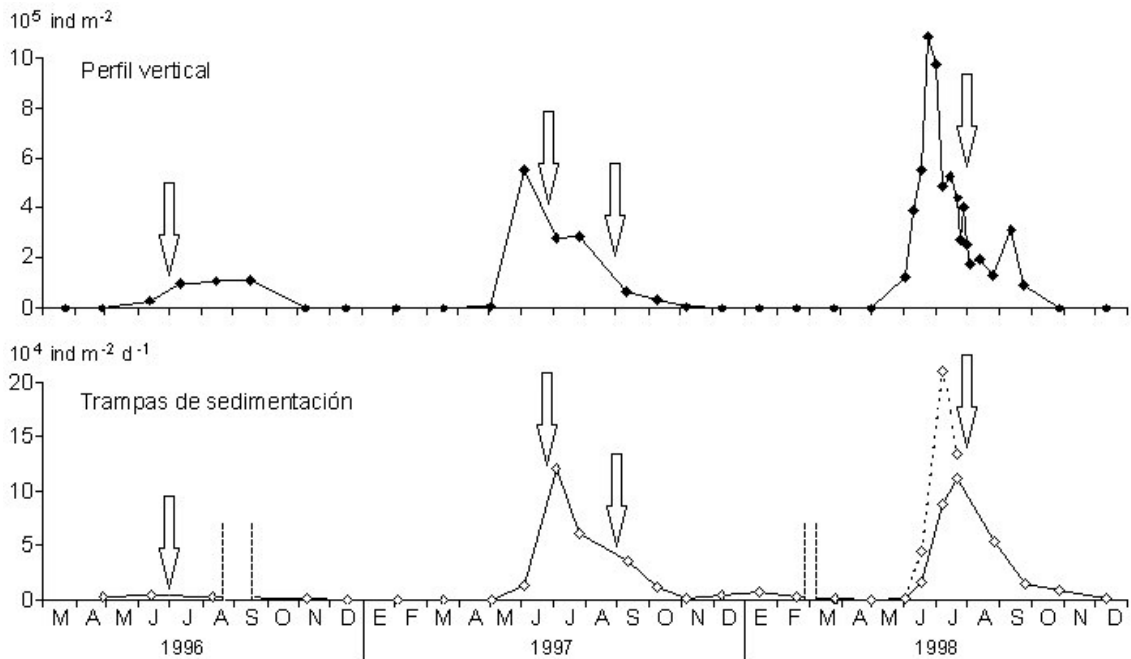


Figura 74 a. *Diaphanosoma brachyura*.

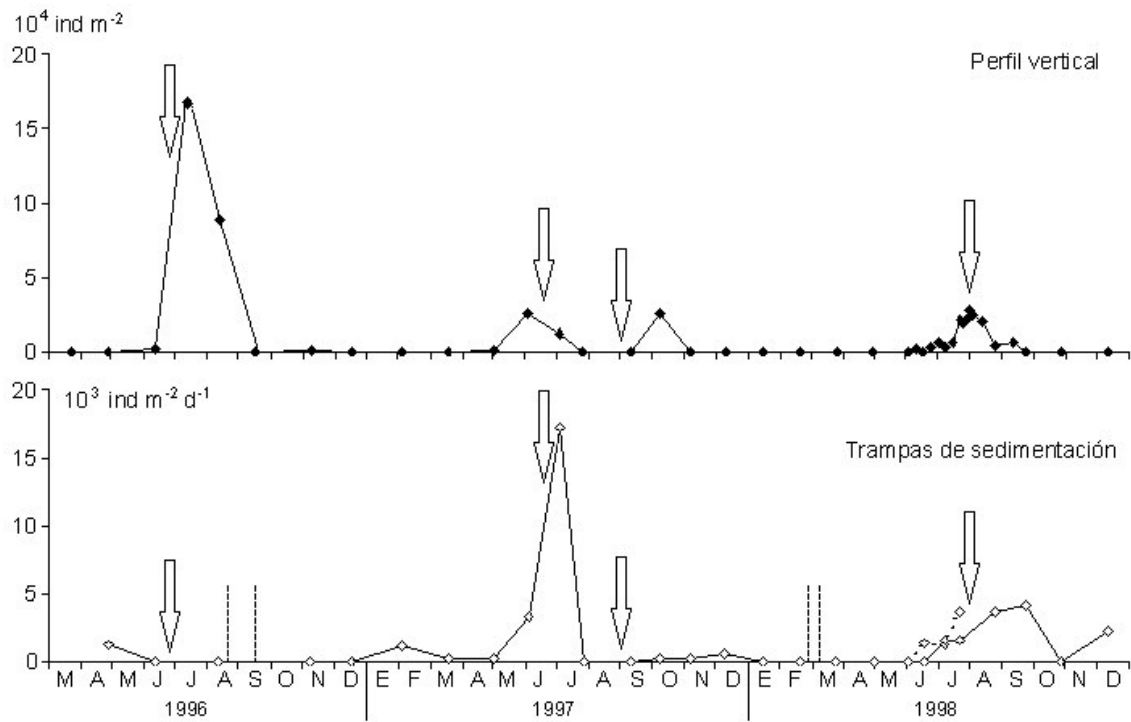


Figura 74 b. *Ceriodaphnia dubia*

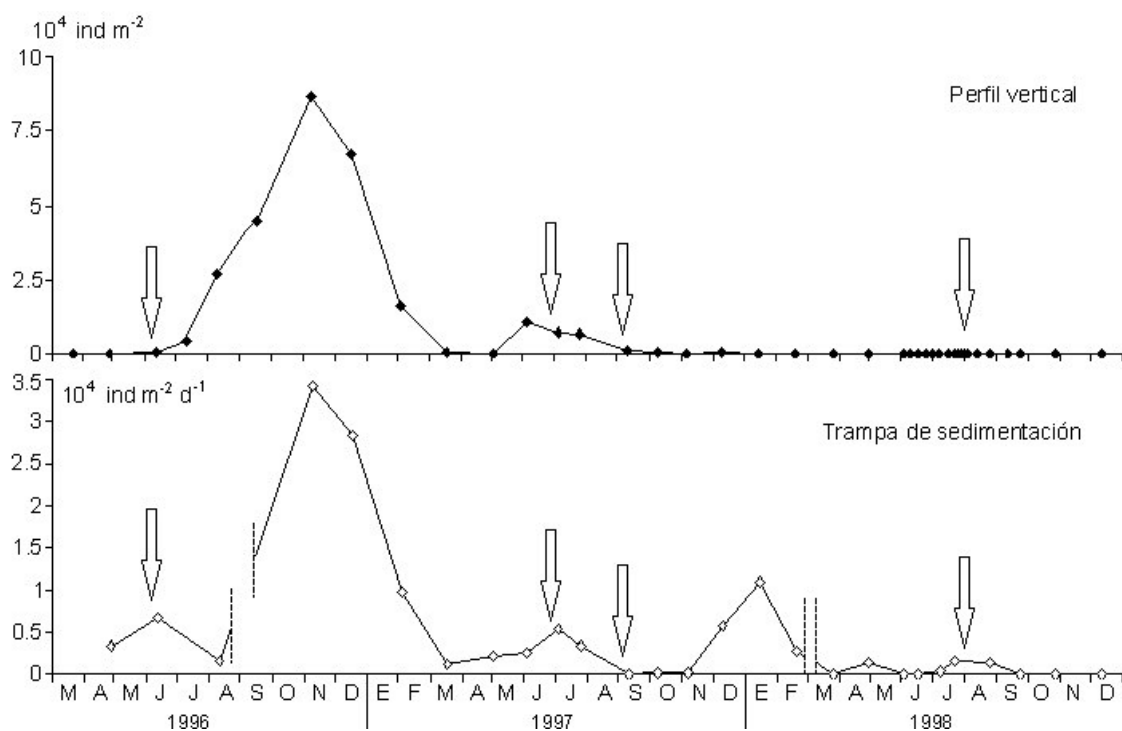


Figura 74 c. *Daphnia longispina*. Comparación de los individuos  $\text{m}^{-2}$  integrados del perfil vertical en la parte superior con los individuos  $\text{m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  recogidos en las trampas parte inferior durante el periodo entre dos muestras consecutivas (el punto se coloca en la fecha de recogida de la trampa). En la figura de las trampas la línea continua con rombos blancos corresponde a la trampa 1, situada a 19 m y la línea discontinua con rombos blancos corresponde a la trampa 3, situada a 12.5 m (solo estuvo durante parte del año 1998). Las líneas punteadas verticales indican los períodos de pérdida de la trampa. (En los años 1997 y 1998 se utilizaron datos de trampas con y sin formol pero en 1996 solo se tenían datos sin formol).

Para la especie *C. dubia* ocurre algo parecido (Fig. 74b), presentándose los máximos de las trampas un poco después que los máximos poblacionales, conforme disminuye la población en la laguna se incrementan los valores en las trampas en los meses de verano coincidiendo con el fenómeno blanco, en el año 1997 después del segundo fenómeno ocurrido en septiembre observamos que la población aumenta pero no observamos ningún incremento posterior en las trampas hasta el período invernal coincidiendo con los períodos de mezcla de la laguna. Los valores de la trampa 3 más superficial se encuentran un poco por encima de los de la trampa 1.

En la figura 74c se muestran los datos para la especie *D. longispina*, a pesar de solo haber encontrado un solo individuo en las muestras del año 1998, si que se han encontrado restos en las trampas de este año. Como se observa en la figura el número de restos encontrados ha sido cada año menor. Presenta sus máximos en invierno y coincide para el año 1996 el máximo del perfil vertical con el de la trampa, además presenta otro máximo en verano coincidiendo con el fenómeno blanco. Ningún resto de esta especie fue encontrado en la trampa 3, ya que tendía a situarse en profundidad en la época de estratificación y su abundancia era muy escasa en el año 1998, único periodo de tiempo en que estuvo colgada dicha trampa.

El pequeño tamaño, la forma circular y las fuertes pendientes de este lago, junto con su estratificación provocan un transporte relativamente rápido de las partículas del litoral al centro del lago. Por esto y por la mejor conservación de los restos de los cladóceros del grupo de los quidóridos, que como ya se ha indicado éstos cladóceros litorales se encontraron bien representados en las trampas, en la figura 75 se muestra la variación temporal del quidórido dominante *A. neglectus* en las muestras de litoral y de los restos encontrados en las trampas junto con el total de quidóridos encontrados en ambos sitios. En el Apéndice 13 se muestran los datos recogidos en las trampas de cada una de las especies subdominantes. Hay una concordancia entre la población del litoral y los restos de las trampas. Sin embargo hay también un efecto de relevancia derivado de los procesos lacustres, el fenómeno blanco facilita la sedimentación de los restos que quedan entre dos aguas en las picnoclinas y la mezcla vertical otoñal produce la resuspensión de los restos depositados en los sedimentos superficiales y su posterior deposición en la quimioclina (Fig. 73) y luego en la trampa de sedimentación.

Como aportación al conocimiento de los procesos de sedimentación se ha confeccionado la Tabla 21 donde se pueden comparar las cantidades de los restos encontrados en la trampa más superficial (trampa 3) y en la más profunda (trampa 1) para todos los organismos planctónicos agrupados de la siguiente manera: (1) suma de los restos identificados de los cladóceros planctónicos *D. brachyura*, *C. dubia* y *D. longispina*, (2) suma de las patas filtradoras de estas tres especies de cladóceros; (3) suma de los restos identificados de *T. prasinus*, *C. abyssorum* y de los copepoditos; (4) suma de todos los nauplios y (5) suma de todos los restos de copépodos que no han sido identificados y la suma del total de restos de organismos litorales (quidóridos). Se

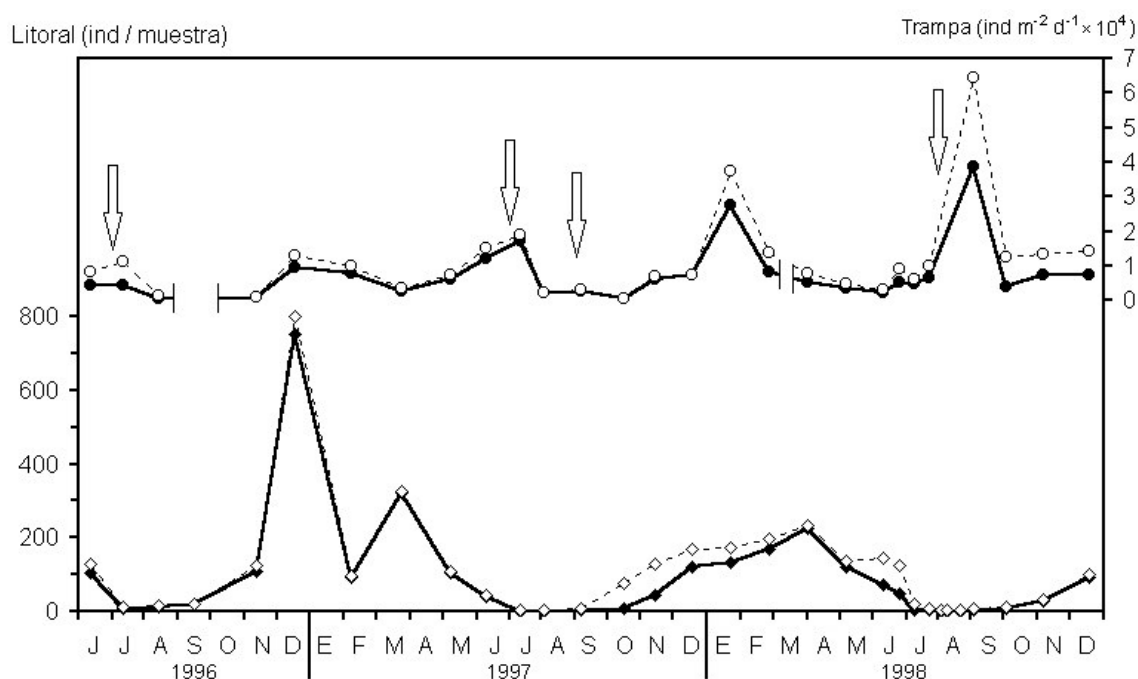


Figura 75. Comparación de las abundancias semi-cuantitativas de *Acroperus neglectus* (línea continua con rombos negros) y del total de quidóridos (línea discontinua con rombos blancos) de la media de los cinco puntos del litoral y la acumulación de restos de *A. neglectus* (línea continua con círculos negros) y el total de quidóridos (línea discontinua con círculos blancos) en las trampas de sedimentación. Los puntos de los datos de las trampas corresponden a las fechas de recogida y el porcentaje de acumulación fue estimado entre el material recogido en una fecha y la anterior. Las barras verticales en las muestras de las trampas indican los períodos en que la trampa fue sustraída.

observa que los valores máximos aparecen en la trampa 3 en un muestreo anterior a los valores máximos de la trampa 1 en los meses de verano cuando la laguna está estratificada, cuando los organismos mueren caen y sedimentan primero en la trampa de menor profundidad y en el muestreo siguiente se encuentra el máximo en la trampa del fondo. En el caso de los quidóridos esto no es así, siempre hay menos restos en la trampa más superficial lo que indica que se distribuyen por niveles profundos por las termoclinas o quimioclinas, especialmente evidente en los meses de verano durante la estratificación de las aguas. Además en la Tabla 21 se observa que en verano en los quidóridos, al contrario que en los planctónicos, aparecen siempre valores mayores en la trampa 1 del mes siguiente que en la trampa 3 del anterior (p.e. en My-Jn hay 2194

restos en la T-3, y en Jn-Jn hay 8880 restos en la T-1). Al inicio de la primavera (marzo-mayo) del año 1998 hubo fuertes precipitaciones, esto puede generar corrientes de agua de escorrentía que favorecen que los restos de los organismos litorales queden en suspensión por encima de la termoclina y sedimenten en la trampa 3, esto explicaría los valores altos de quidóridos recogidos en esta trampa. Estos valores altos también se observan en los copépodos pero no en los cladóceros planctónicos. En el caso de los copépodos hemos visto tienen máximos superficiales al final del invierno e inicio de la primavera, lo que explica esta mayor acumulación en la trampa 3 al inicio de esta estación, mientras que los cladóceros más abundantes en el año 1998 era *D. brachyura* claramente estival.

Tabla 21. Comparación del número de restos (individuos o restos  $m^{-2} día^{-1}$ ) encontrados en la Trampa 1 (T-1: 19 m) y la Trampa 3 (T-3: 12.5m) durante los meses del año 1998 indicados en la tabla. Para los organismos planctónicos se indica en negrilla el valor máximo.

	Cladóceros planctónicos		Patatas filtradoras		Quidóridos	
	T-3	T-1	T-3	T-1	T-3	T-1
Mz-Ab	0	436	0	2 618	5 236	7.852
Ab-My	0	474	0	1 421	3 553	4.974
My-Jn	366	244	0	0	2 194	2.926
Jn-Jn	22 870	5 106	56 842	21 316	3 553	8.880
Jn-Jl	<b>105 069</b>	30 075	<b>2 690 739</b>	37 302	1 243	6.215
Jl-Jl	69 009	<b>38 028</b>	218 840	<b>116 052</b>	4 973	9.946

	Copépodos		Nauplios		Trozos de copépodos	
	T-3	T-1	T-3	T-1	T-3	T-1
Mz-Ab	13 088	6 107	2 618	0	104 708	65 443
Ab-My	9 001	6 157	711	0	61 105	65 368
My-Jn	4 389	11 703	0	731	<b>114 101</b>	95 084
Jn-Jn	<b>22 501</b>	17 764	<b>5 329</b>	0	95 920	<b>106 578</b>
Jn-Jl	14 921	<b>21 552</b>	0	<b>2 487</b>	14 921	24 868
Jl-Jl	4 421	19 894	0	0	36 473	9 947

#### IV.4.4.2. COPEÉPODOS

Como se comentó anteriormente muchos de los restos de los copépodos no se pudieron identificar a nivel de especie. Solamente se han identificado los restos correspondientes a tres especies, correspondiendo en su mayor parte a las dos especies planctónicas, *Cyclops abyssorum* y *Tropocyclops prasinus* y perteneciendo unos pocos restos al harpacticóide litoral *Canthocamptus staphylinus*. Se ha hecho el recuento de nauplios, copepoditos y restos de copépodos incluyendo patas, segmentos abdominales, segmentos antenales, furcas, etc. Solo aquellos restos que se han llegado a identificar y los organismos o mudas enteras se han contado como un individuo. Los demás restos se han contado pero solo fueron usados como verificación de la abundancia encontrada con los restos anteriores. Dado que los copépodos son muy lábiles y se descomponen rápidamente y no se ha encontrado prácticamente restos de copépodos litorales, suponemos que éstos se descomponen completamente antes de poder ser transportados al centro y sedimentar en las trampas. Además puesto que la gran mayoría de restos identificables se han determinado como las dos especies planctónicas del lago, es probable que los restos no identificables también pertenezcan a estas especies. Se encontraron bastantes de estos restos en las trampas con formol comparado con el número de restos encontrado en las trampas sin formol. En la figura 76 se representan los restos de los copépodos, por un lado los de adultos y copepoditos (Fig. 76a) y por otro los nauplios (Fig. 76b). Los restos que habían sido identificados se sumaron a los restos sin identificar ya que suponemos que deben pertenecer a las especies planctónicas. Solo se representan los datos de las trampas que tenían formol por la escasa presencia de éstos en las de sin formol, por eso no hay datos del año 1996 (datos de este año y datos completos de las trampas con y sin formol en el Apéndice 13). En el año 1997 se observa que el máximo de restos de copépodos (incluidos adultos y copepoditos) encontrados en las trampas se encuentra justo después del primer fenómeno blanco ocurrido este año y un poco después del máximo poblacional que se da en el perfil vertical antes del fenómeno. Después de este primer fenómeno de precipitación de carbonatos la población vuelve a recuperarse pero dado que en septiembre se dio un segundo fenómeno blanco la población vuelve a descender nuevamente encontrando un ligero aumento de restos en las trampas después de este segundo fenómeno.

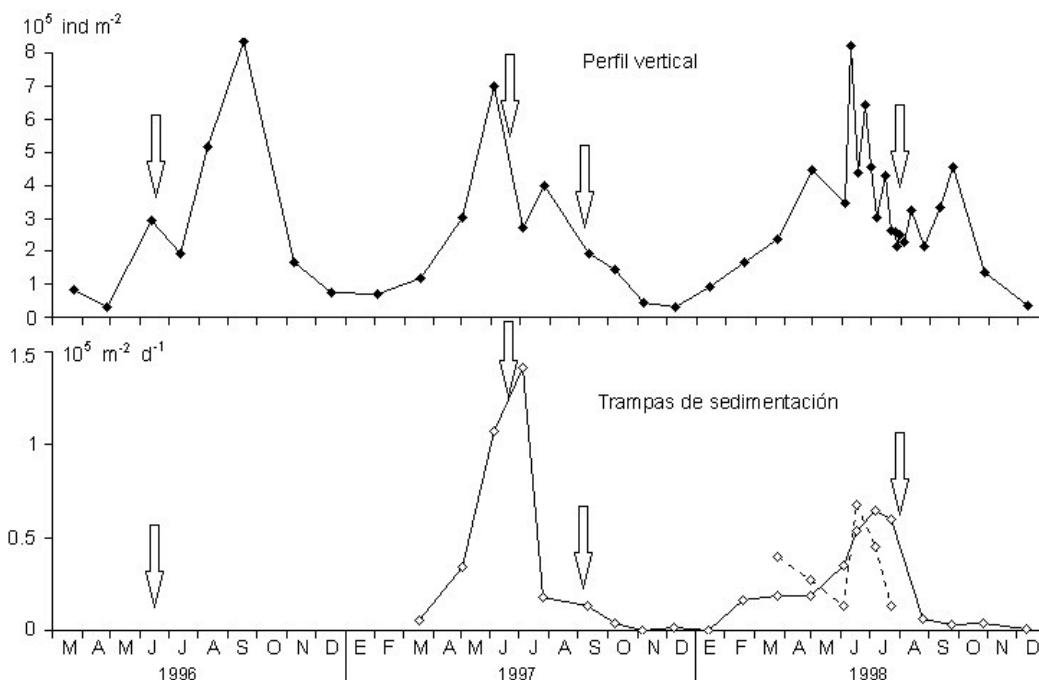


Figura 76 a. Copéodos planctónicos. (Se incluyen copepoditos y adultos).

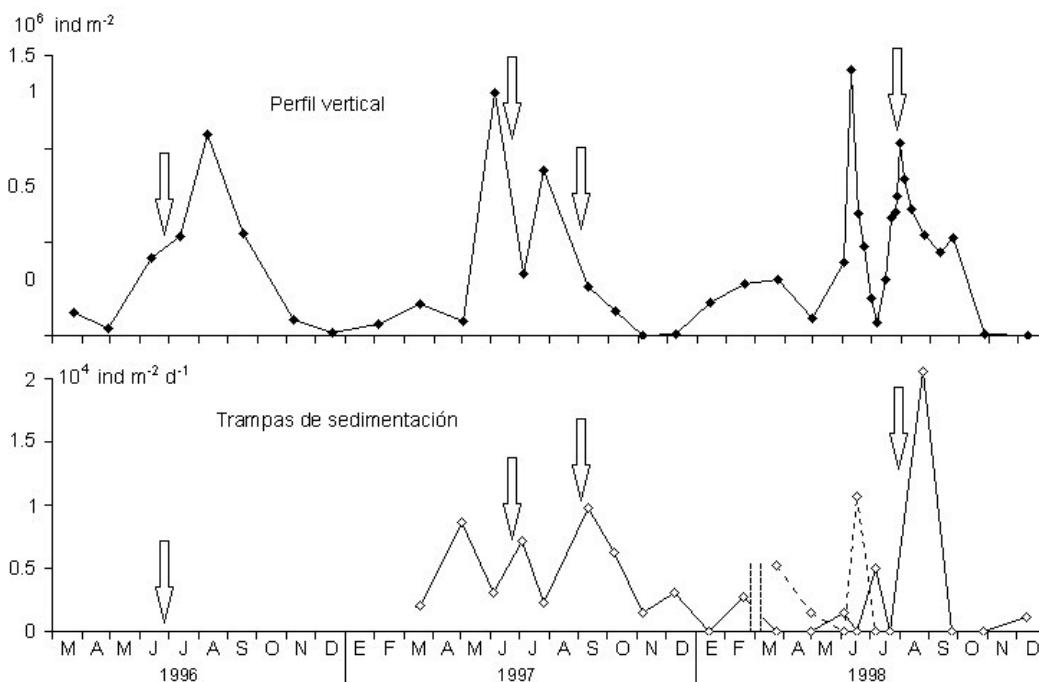


Figura 76 b. Nauplios.

Comparación de los individuos  $\text{m}^{-2}$  integrados del perfil vertical (parte superior) con los individuos  $\text{m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  recogidos en las trampas (parte inferior) igual que en la Fig. 74. Línea continua con rombos blancos corresponde a la trampa situada a 19 m y la línea discontinua con rombos blancos corresponde a la trampa situada a 12.5 m (año 1998). Las líneas punteadas verticales indican los períodos de pérdida de la trampa. (Se representan los datos de las trampas con formol por eso no hay datos para 1996).

El único resto encontrado de alguna especie de copépodo litoral en la trampa del fondo con formol ha sido una furca de harpacticoide encontrada en mayo de 1998, también se encontraron tres restos de harpacticoide en la trampa 3 (situada a 12.5 m) en julio de este mismo año. Dado que la única especie de harpacticoide encontrada en la laguna corresponde a la especie *C. staphylinus* y que la morfología de la furca de esta especie tiene unas sedas características iguales a las encontradas en los restos suponemos que debe tratarse de esta especie. Como hemos visto en el apartado anterior referente a los cladóceros (Fig. 74 y 75) los restos de organismos procedentes del litoral sedimentan en dos momentos principalmente, después de los fenómenos blancos y durante el período de mezcla vertical.



#### IV.4.5. ESTUDIO DE LA DIVERSIDAD

El índice de diversidad calculado para el total de organismos zooplanctónicos encontrados (crustáceos y rotíferos) en el perfil vertical calculado para los datos obtenidos con las redes verticales y con los de las botellas hidrográficas integradas sigue prácticamente el mismo patrón con ligeras diferencias (Fig. 77 A y B) mostrando una evolución similar en los tres años, los valores más bajos se encuentran justo después de la mezcla vertical de finales otoño y después de este mínimo la diversidad vuelve a incrementarse alcanzando un máximo invernal en febrero y nuevamente disminuye a principios de primavera. A principios de verano cuando la laguna comienza a estratificarse se da el aumento de la diversidad característico del avance de la sucesión en el plancton, observándose los valores máximos en verano después de ocurrir los fenómenos de precipitación en la laguna. En el año 1996 en el que la mezcla vertical de otoño fue menos intensa y el invierno más suave la diversidad no tuvo un mínimo tan marcado en diciembre como en el año siguiente. En el año 1997 se observan dos máximos de diversidad (especialmente en la resultante de las muestras tomadas con botellas) que coinciden después de los dos fenómenos blancos ocurridos en la laguna durante este año, esto puede ser debido a que la especie dominante *D. brachyura* se ve bastante afectada por este fenómeno, con lo que al disminuir su número, se ve incrementada la diversidad en su componente de equitatividad, ya que el número de especies es prácticamente el mismo (Tabla 22). La variación de la diversidad se puede observar en la figura 78 de la que se pueden extraer los siguientes resultados: (1) que la diversidad se incrementa con la profundidad cuando la laguna está estratificada, (2) que la diversidad disminuye mucho en superficie a finales de esta época (desde mediados de julio a septiembre) y (3) que la diversidad va disminuyendo en profundidad e incrementándose en superficie conforme se va produciendo la mezcla invernal.

Se observa una heterogeneidad espacial en el perfil vertical, dado que la diversidad calculada para la columna de agua en cada fecha de muestreo es normalmente mayor a la diversidad media de las profundidades, especialmente cuando el agua está estratificada (Tabla 22). La diversidad calculada para el total de las muestras de cada uno de los años es la siguiente: 2.51 bits para 1996, 2.79 bits para 1997 y 3.11 bits para 1998, vemos que hay un aumento de la diversidad, sin embargo esto puede ser simplemente explicado debido a las diferencias existentes en el número de muestras que se han tomado en los distintos años, siete, diez y veintidós respectivamente para los tres

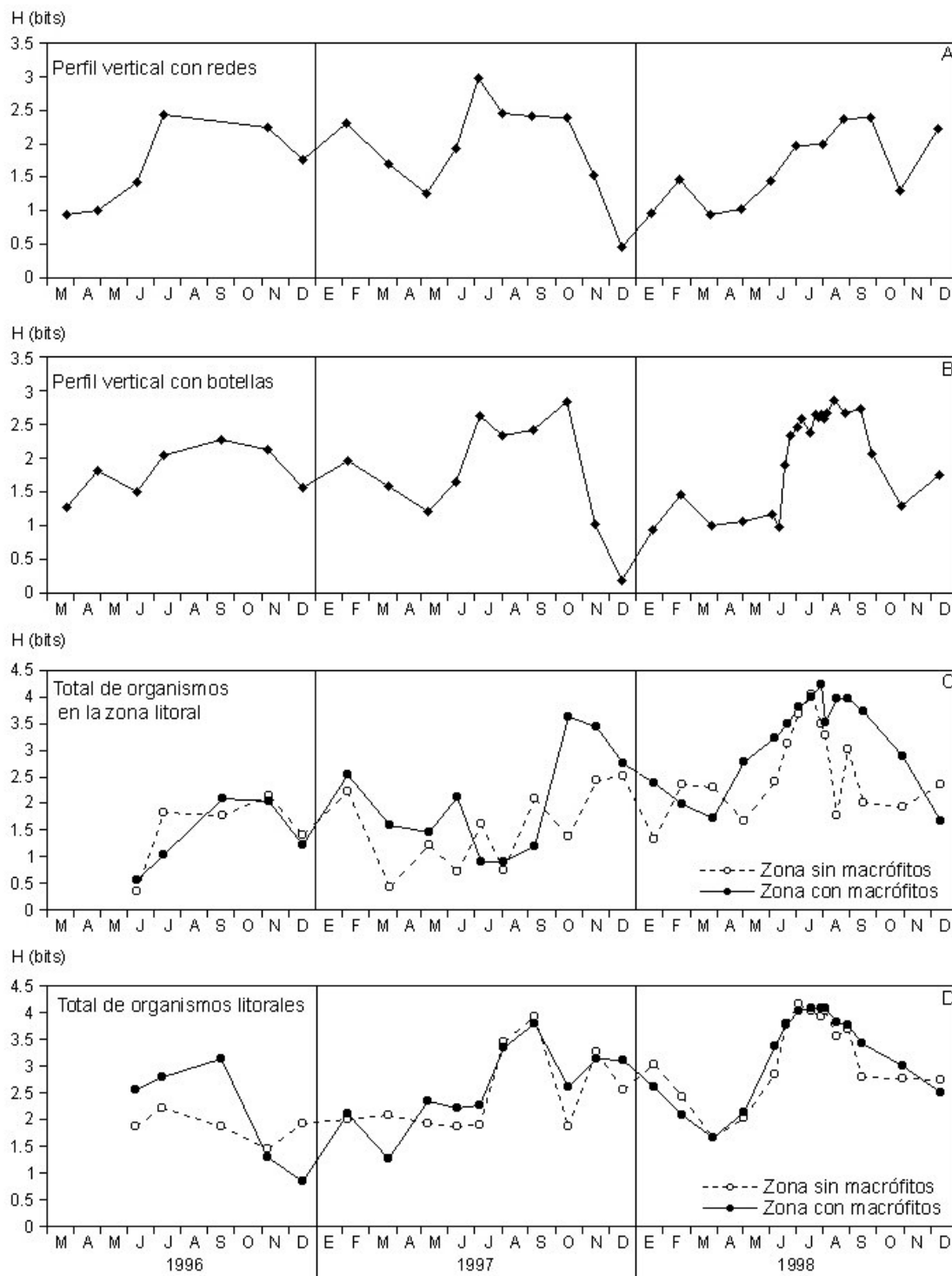


Figura 77. Diversidad del total de la comunidad de microinvertebrados en la columna de agua del centro de la laguna (A: muestras con redes; B: muestras integradas con botellas) y en el litoral indicando las zonas con y sin macrófitos (C: total de organismos en las muestras en la zona litoral; D: total de organismos litorales en estas muestras).

Tabla 22. Diversidad, equitatividad y número de especies de los crustáceos planctónicos y del total de las muestras de botellas del centro de la laguna para las fechas indicadas. Col: Diversidad de las muestras de la columna de agua. Med: Diversidad media de las muestras de la columna de agua. C/M: Diversidad de las muestras de la columna / media.

Fecha	Diversidad						Equitatividad				N° especies		
	Crustáceos			Total			Crustáceos		Total		Crus.	Total	
	Col.	Med.	C / M	Col.	Med.	C / M	Col.	Med.	Col.	Med.			
1996	23-Mz	1,00	0,32	3,13	1,27	0,67	1,89	100	32	40	21	2	9
	27-Ab	1,08	1,08	1,00	1,81	0,86	2,11	68	68	70	33	3	6
	11-Jn	0,98	0,69	1,43	1,49	1,41	1,06	42	30	33	31	5	23
	11-Jl	1,31	0,73	1,80	2,05	1,60	1,28	56	31	42	33	5	29
	15-Sp	0,75	0,64	1,16	2,28	1,95	1,17	32	28	42	36	5	43
	07-Nv	1,30	1,16	1,12	2,12	2,01	1,06	56	50	41	39	5	37
	16-Dc	1,46	0,80	1,84	1,56	1,17	1,33	73	40	32	24	4	31
1997	06-Fb	1,45	0,88	1,64	1,95	1,26	1,55	91	56	48	31	3	17
	25-Mz	0,95	0,46	2,04	1,57	0,93	1,70	47	23	31	18	4	33
	08-My	1,08	0,54	2,00	1,21	0,63	1,91	54	27	33	17	4	13
	10-Jn	1,00	1,04	0,96	1,65	1,59	1,04	43	45	33	32	5	31
	10-Jl	1,70	1,36	1,26	2,62	1,87	1,40	73	58	51	37	5	35
	01-Ag	1,12	0,95	1,18	2,33	1,71	1,36	56	47	46	33	4	35
	05-Sp	1,20	0,91	1,31	2,43	1,44	1,68	60	46	48	29	4	33
	14-Oc	1,47	0,70	2,09	2,83	1,95	1,45	63	30	50	35	5	49
	12-Nv	1,30	0,93	1,40	1,01	0,79	1,28	82	59	21	16	3	29
	15-Dc	0,94	0,72	1,30	0,19	0,21	0,92	59	45	4	5	3	23
1998	20-En	0,99	0,86	1,15	0,94	1,12	0,84	99	86	21	25	2	23
	25-Fb	0,81	0,63	1,27	1,47	1,10	1,34	81	63	36	27	2	17
	01-Ab	0,93	0,86	1,09	1,00	0,93	1,08	59	54	25	23	3	17
	06-My	1,00	0,76	1,32	1,06	0,87	1,22	63	48	26	21	3	17
	09-Jn	1,04	0,83	1,25	1,18	1,06	1,11	52	42	32	29	4	13
	16-Jn	0,76	0,80	0,96	0,99	1,01	0,98	38	40	21	21	4	27
	23-Jn	1,50	1,01	1,48	1,90	1,39	1,37	75	51	37	27	4	35
	30-Jn	1,42	1,13	1,25	2,33	1,96	1,19	71	56	43	36	4	43
	07-Jl	1,25	0,86	1,45	2,46	1,97	1,25	62	43	42	34	4	57
	13-Jl	1,28	0,87	1,48	2,59	1,88	1,38	64	43	48	35	4	43
	21-Jl	1,13	0,88	1,29	2,37	2,06	1,15	56	44	44	38	4	43
	28-Jl	1,27	1,12	1,14	2,64	2,06	1,28	63	56	47	37	4	49
	01-Ag	1,20	1,05	1,14	2,61	1,99	1,31	60	53	45	34	4	55
	03-Ag	1,41	1,19	1,18	2,65	2,21	1,20	70	59	46	39	4	53
	06-Ag	1,11	0,96	1,15	2,59	1,83	1,42	55	48	44	31	4	57
	10-Ag	1,26	1,06	1,19	2,67	2,05	1,30	54	46	48	37	5	49
	18-Ag	1,41	1,06	1,33	2,85	2,26	1,26	70	53	49	39	4	55
31-Ag	1,35	1,06	1,27	2,67	2,25	1,19	68	53	48	40	4	47	
17-Sp	1,29	0,89	1,45	2,72	2,16	1,26	65	45	46	36	4	61	
30-Sp	0,77	0,55	1,42	2,06	1,83	1,13	49	34	36	32	3	51	
02-Nv	0,15	0,11	1,40	1,29	1,41	0,92	10	7	24	26	3	45	
15-Dc	0,33	0,17	1,94	1,75	1,72	1,02	33	17	34	33	2	35	
1996	1,22	0,77	1,57	2,51	1,79	1,40	52	33	52	37	5	28	
1997	1,38	0,85	1,63	2,79	1,78	1,57	60	37	54	34	5	36	
1998	1,38	0,85	1,62	3,11	2,03	1,53	59	37	55	36	5	51	
96-97-98	1,40	0,84	1,67	3,18	1,93	1,65	60	36	55	33	5	55	

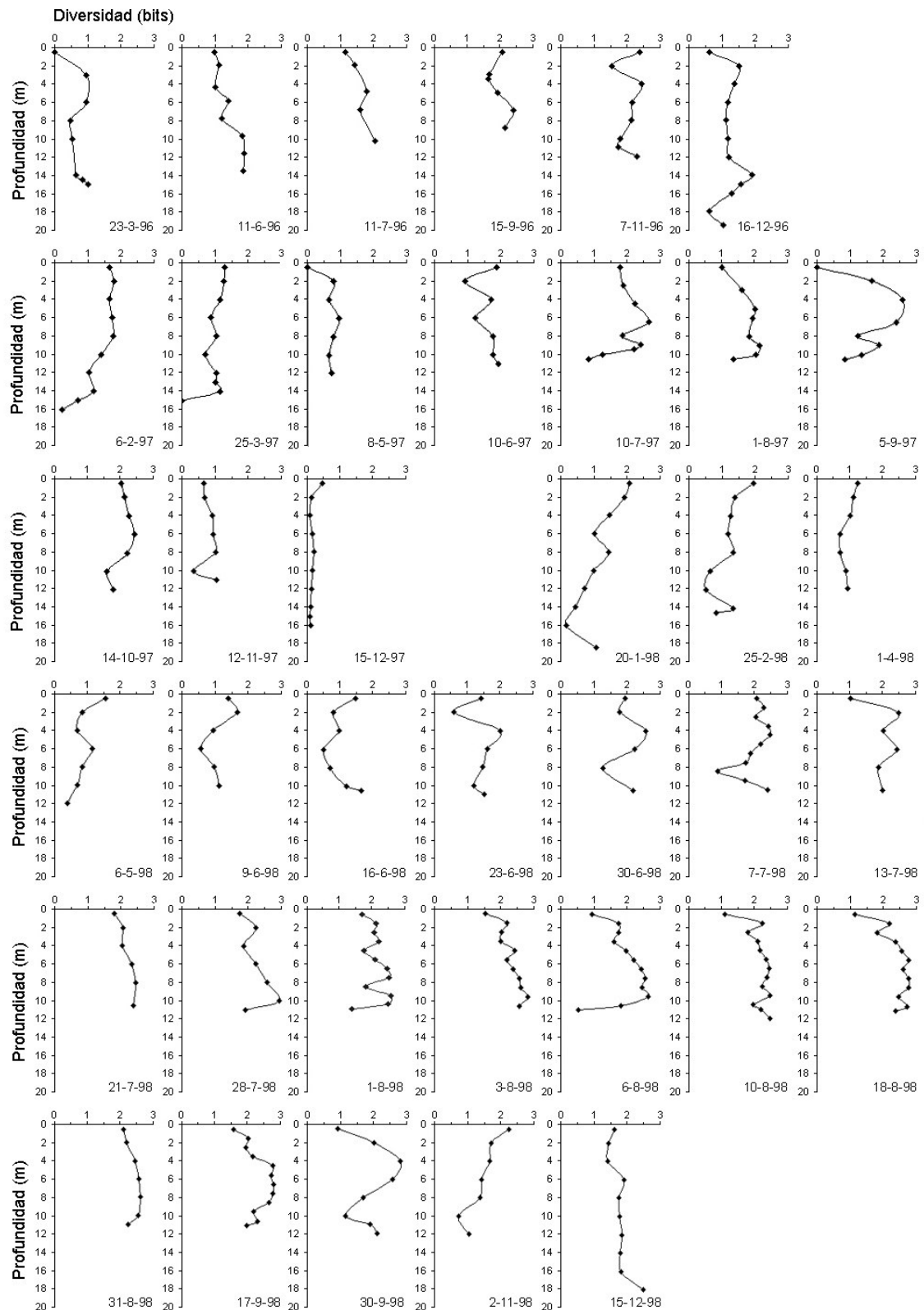


Figura 78. Diversidad de las muestras de botellas del centro de la laguna en las fechas y profundidades indicadas.

años estudiados. El índice de diversidad calculado para el total de las muestras recogidas en los tres años es de 3.18 bits, éste valor se aproxima bastante al valor obtenido para las muestras de 1998 lo que indica que el zooplancton no ha experimentado cambios muy pronunciados. La diversidad de crustáceos está ligeramente correlacionada con el total, a mayor diversidad de crustáceos también obtenemos una mayor diversidad del total de la muestra (Fig. 79). Las mayores desviaciones se dan desde finales del otoño principios del invierno, cuando la riqueza de especies de crustáceos es menor, siendo en esta época cuando se ha encontrado el menor número de especies, 2 especies excepto para el invierno de 1996-97 que es de 3 dado que se encontraba *D. longispina*. Mientras que la riqueza de especies encontrada en los meses de verano es mayor, alcanzando el valor máximo de especies planctónicas (5) encontrado en la laguna. En todos los años se da un máximo de diversidad en verano y un mínimo en invierno, pero a final del año 1996 principios del 1997 durante un invierno de temperaturas más suaves que el resto de los otros años, la diversidad se mantuvo alta. Teniendo en cuenta solo los crustáceos, también observamos que la relación entre la diversidad de la columna de agua / media es normalmente superior a uno, lo cual nos indica que hay heterogeneidad en el perfil vertical de la laguna.

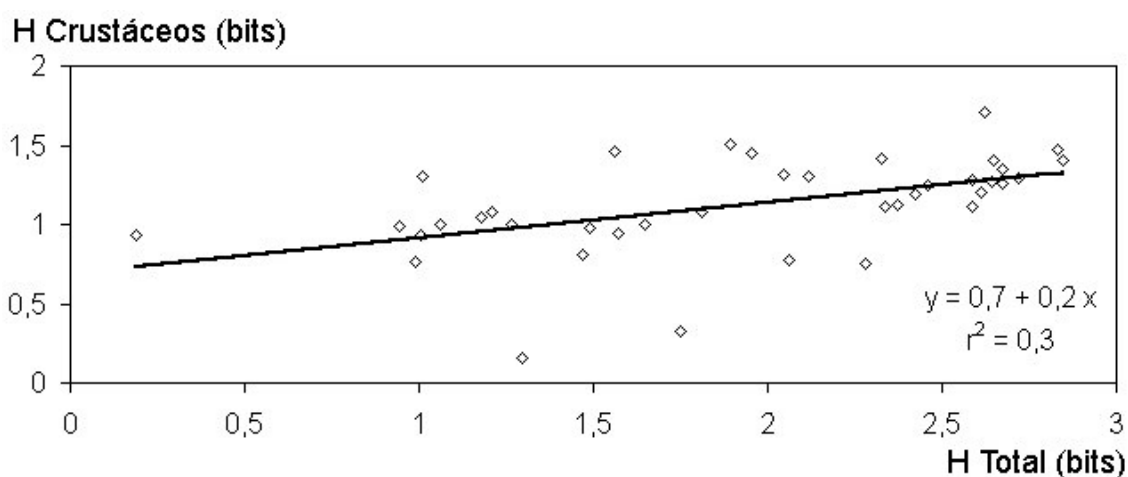


Figura 79. Diversidad de crustáceos frente a la diversidad total en la columna de agua del centro de la laguna de La Cruz (datos integrados de las muestras con botella).

La diversidad de las muestras del litoral es mayor que la que presentan las muestras

del centro de la laguna puesto que la comunidad del litoral es más diversa que la planctónica y además en las aguas litorales muestreamos una comunidad mixta litoral-planctónica. Se observa una diferencia entre las zonas con y sin macrófitos (Fig. 77 C y D), la diversidad en las zonas con macrófitos es generalmente mayor que en las zonas sin ellos, en las zonas con macrófitos la diversidad disminuye justo después de ocurrir la precipitación de carbonato cálcico en los tres años pero después tiende a aumentar. En las zonas sin macrófitos ocurre lo contrario, la diversidad se incrementa justo después de los fenómenos de precipitación en los tres años estudiados. Dado que la precipitación de carbonato afecta mucho a los macrófitos y a la especie más abundante que está asociada a ellos *A. neglectus*, sus poblaciones se ven muy disminuidas cuando ocurre el fenómeno blanco, pero esto favorece el desarrollo de otras especies de quidóridos que alcanzan sus máximos justo después de la precipitación, esto explicaría porque después de los fenómenos blancos hay un aumento en la diversidad sobre todo en las zonas sin macrófitos y además cuando ocurre el fenómeno blanco las poblaciones planctónicas se desplazan hacia las orillas, ocupando sobre todo las zonas sin macrófitos, lo que también puede incrementar la diversidad en estas zonas. La diversidad de los crustáceos en el litoral está correlacionada positivamente con el total de la muestra, presentando las zonas con macrófitos un coeficiente de correlación mayor que las zonas sin macrófitos (Fig. 80). Las zonas sin macrófitos presentan índices de diversidad más fluctuantes y están influenciadas por los altibajos de las especies planctónicas. En la figura 77 C se ha representado la diversidad del total de organismos encontrados, donde se observan unos mínimos de diversidad en las zonas sin macrófitos a finales de otoño y finales de invierno-principios de primavera que no se dan en las zonas con macrófitos, estos mínimos de diversidad en la zona sin macrófitos coinciden probablemente con intromisiones de poblaciones planctónicas. Después la diversidad total en la zona litoral aumenta a finales de verano principios de otoño, siendo la diversidad muy baja a mediados de verano en los años 1996 y 1997 cuando los fenómenos de precipitación fueron muy tempranos y además en el 97 se dieron dos fenómenos, sin embargo en 1998 es alta desde principios de verano. Para obviar la influencia de los organismos planctónicos se ha efectuado el cálculo de la diversidad de las muestras sin estos organismos (Fig. 77 D) obteniéndose un patrón más similar de las zonas con y sin macrófitos especialmente en los años 1997 y 98. Además la variación estacional presenta también un patrón más claro de mínimos en invierno-primavera y máximos en verano, con valores intermedios en otoño.

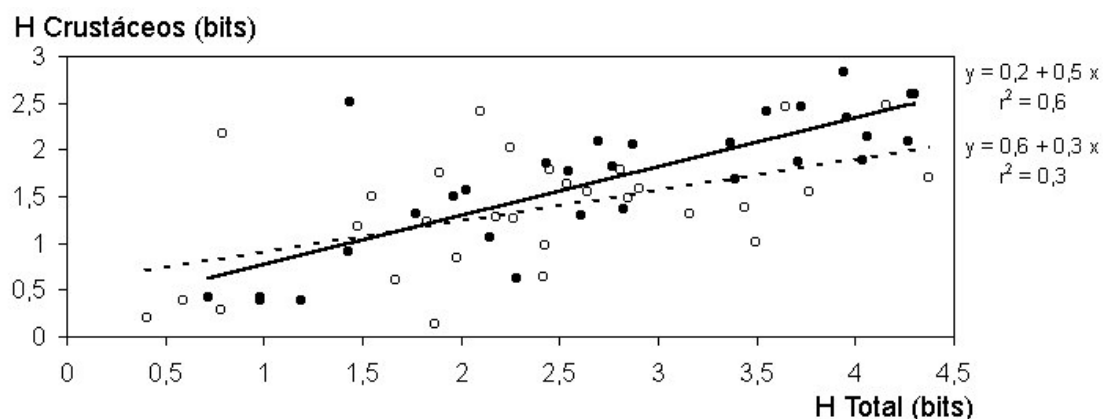


Figura 80. Diversidad de los crustáceos frente al total de las muestras litorales de la laguna de La Cruz. En color negro y línea continua muestras con macrófitos y en color blanco y línea discontinua muestras sin macrófitos.

Se ha calculado la diversidad de los distintos grupos por separado en las zonas con y sin macrófitos de los organismos que se hallan en la zona litoral y de los organismos estrictamente litorales suprimiendo en este caso las especies planctónicas (Tabla 23), presentando cada grupo su diversidad máxima en una zona diferente, los cladóceros encontrados en la zona litoral tienen un mayor índice de diversidad en la zona sin macrófitos a pesar de presentar una especie menos en esta zona, pero si solo tenemos en cuenta los cladóceros litorales excluyendo los planctónicos tenemos mayor diversidad en la zona donde se encuentra el *Scirpus*. Los copépodos encontrados en el litoral tienen una diversidad similar en las dos zonas con macrófitos pero bastante mayor en las zonas con macrófitos que en la de sin macrófitos a pesar de que el número de especies no varía mucho pero cuando eliminamos las especies planctónicas obtenemos unos índices de diversidad mucho mayores, ya que hemos eliminado *T. prasinus* que es dominante, entonces se obtiene prácticamente la misma diversidad en las zonas con *Myriophyllum* que en las zonas sin macrófitos y la zona del *Scirpus* es la que presenta menor diversidad. En cuanto a los rotíferos de la zona litoral presentan una mayor diversidad en zona del *Myriophyllum* aunque el número de especies de las zonas con y sin macrófitos es muy similar y cuando se suprimen las especies planctónicas ocurre lo mismo que en los copépodos la diversidad de la zona con *Myriophyllum* y sin macrófitos es muy similar y menor en la zona del *Scirpus*. La diversidad agrupando crustáceos y rotíferos en la zona litoral es mayor en la zona con *Scirpus* aunque el número de especies sea menor mientras que si solo se tienen en cuenta las especies litorales la diversidad es mayor en la zona sin macrófitos. Esto se debe a que el

quidórido dominante *A. neglectus* es más abundante en las zonas con macrófitos. La diversidad del total de organismos encontrados en la zona litoral incluyendo los macroinvertebrados se da en la zona del *Scirpus* tanto incluyendo los organismos planctónicos como excluyéndolos a pesar de que en esta zona se dé el menor número de especies. Hemos calculado la diversidad media entre los cinco puntos y la diversidad total de las muestras para cada uno de los grupos por separado y agrupados tal y como se indica en la Tabla 23 y la relación entre el total de las muestras y la media es superior a uno en todos los casos si solo tenemos en cuenta las especies típicas del litoral lo que nos indica que hay una heterogeneidad espacial en todos los grupos en especial el de los rotíferos. Sin embargo, si incluimos las especies planctónicas sigue siendo superior a uno o casi uno en todos los casos excepto en los copépodos, ya que todas las zonas litorales están dominadas por *T. prasinus*. Sin embargo los cladóceros continúan presentando una heterogeneidad espacial tanto si los litorales como los planctónicos, que presentan igualmente distribuciones diferenciales, están en las zonas litorales dado que los planctónicos nunca están como dominantes y la especie dominante continua siendo *A. neglectus*. En el Apéndice 11 se detalla la diversidad de estos grupos en la zona litoral para cada una de las fechas de muestreo.

Tabla 23. Diversidad y número de especies de los distintos grupos de organismos encontrados en la zona litoral y de los organismos estrictamente litorales por separado y agrupados, en las diferentes zonas de la laguna de La Cruz. *Myrio*: zonas con *Myriophyllum*; *Scirpus*: zonas con *Scirpus*; Con: zonas con macrófitos, Sin: zonas sin macrófitos, Total: Diversidad total de las muestras, Media: Diversidad media entre los cinco puntos y T/M: Relación entre el total de las muestras y la media.

En la zona litoral	Diversidad							Nº de especies			
	<i>Myrio.</i>	<i>Scirpus</i>	Con	Sin	Total	Media	T / M	<i>Myrio.</i>	<i>Scirpus</i>	Con	Sin
Cladóceros	1,15	1,31	1,20	<b>1,45</b>	1,28	0,96	1,33	12	12	12	11
Copépodos	0,64	<b>0,69</b>	0,66	0,27	0,47	1,01	0,47	7	8	8	7
Rotíferos	<b>4,08</b>	2,98	3,68	3,03	3,41	1,63	2,09	50	43	52	51
Crustáceos	1,75	<b>1,81</b>	1,77	0,92	1,46	1,47	0,99	19	20	20	18
Crustác. y Rotífe.	2,75	<b>3,13</b>	2,92	2,57	2,85	2,18	1,31	69	63	72	69
Total	3,23	<b>3,64</b>	3,41	2,88	3,28	2,45	1,34	83	77	88	82
Litorales	<i>Myrio.</i>	<i>Scirpus</i>	Con	Sin	Total	Media	T / M	<i>Myrio.</i>	<i>Scirpus</i>	Con	Sin
Cladóceros	0,98	<b>1,07</b>	1,02	0,88	1,00	0,72	1,39	9	9	9	8
Copépodos	<b>1,30</b>	0,99	1,22	1,29	1,24	0,79	1,57	5	6	6	5
Rotíferos	3,90	2,93	3,71	<b>3,96</b>	3,82	1,75	2,18	37	29	37	37
Crustáceos	1,61	<b>1,76</b>	1,66	1,61	1,66	1,39	1,19	14	15	15	13
Crustác. y Rotífe.	2,64	2,79	2,72	<b>2,90</b>	2,77	2,08	1,33	51	44	52	50
Total	3,26	<b>3,58</b>	3,39	3,49	3,45	2,52	1,37	65	57	67	63



## IV.5. DISCUSIÓN

### IV. 5.1. VARIACIÓN ESPACIO-TEMPORAL EN EL MEDIO PLANCTÓNICO

Los resultados obtenidos nos han dado información sobre la variación interanual y estacional de las poblaciones de crustáceos planctónicos y semiplanctónicos litorales, así como de la heterogeneidad espacial de las mismas. Para el caso de los crustáceos planctónicos muestreados en el centro de la laguna se ha comprobado que las muestras obtenidas tanto con las redes verticales, que integran todos los organismos de la columna de agua, como las obtenidas con las botellas hidrográficas, que se toman a diferentes intervalos de profundidad, muestran una gran semejanza, lo cual nos indica que hay muy poco error en los muestreos volumétricos realizados y que su estudio proporciona resultados bien ajustados de las poblaciones de crustáceos planctónicos.

Según Margalef (1983) el zooplancton planctónico está formado por pocas especies, hasta cuatro especies de crustáceos realmente importantes, la laguna de La Cruz presenta una especie de cladóceros y una de copépodos como dominantes, siendo cinco el número de especies planctónicas encontradas en el plancton. La composición de especies encontrada en otros estudios es igual o muy similar a la nuestra (Boavida & Gliwicz, 1996; Manca & Comoli, 1999, Victor & Victor, 2002; Ferrara *et al.*, 2002).

#### VARIACIÓN INTERANUAL

Si bien existen trabajos sobre el zooplancton de la laguna de La Cruz, éstos se habían centrado principalmente en el grupo de los rotíferos (Esparcia, 1993; Armengol & Miracle, 2000). Sin embargo, existen dos estudios en el que se hace alguna referencia a los crustáceos, el primero de Miracle y Vicente (1983) trata principalmente de la distribución vertical de rotíferos en varios lagos pero se comentan las abundancias de los crustáceos planctónicos en dos fechas en concreto marzo de 1981 y agosto de 1982 y el segundo es un estudio de migración vertical de Armengol y Miracle (2000) que se refiere a una determinada fecha de septiembre de 1989 en el que se encuentran referencias a los crustáceos planctónicos. El trabajo de Miracle y Vicente (1983) fue el primer estudio que se realizó del zooplancton en la laguna de La Cruz, y en él se cita como único cladóceros planctónico a *Daphnia longispina* y las especies de copépodos, en orden de abundancia, *Tropocyclops prasinus* y *Cyclops abyssorum*, siendo la

abundancia de *D. longispina* menor que la de los copépodos. En la citada fecha del trabajo de Armengol y Miracle (2000) con respecto a los cladóceros se cita *D. longispina* como la especie más abundante y se nombra a *Diaphanosoma* sp. y a *Ceriodaphnia* sp. como especies encontradas en muy baja frecuencia. Con respecto a los copépodos se dice de nuevo que *T. prasinus* era la especie dominante, con la presencia de unos pocos ejemplares de *C. abyssorum*. En cuanto a las abundancias relativas de las especies de copépodos presentes en la laguna en los años 1981-82 y 1989 y las encontradas en nuestro estudio no hay diferencias a grosso modo, pero sí encontramos bastantes diferencias respecto a las proporciones en las especies de cladóceros. En los años 80 y hasta 1989 (Armengol & Miracle, 2000) *D. longispina* era la especie de cladóceros dominante al igual que lo era durante el periodo invernal de 1996-97 pero a lo largo del período de estudio (1996-1998) la población ha sufrido un fuerte detrimento hasta casi desaparecer, esta fuerte disminución de *D. longispina* puede estar relacionada con la presencia de peces en la laguna o cambios físicos en las condiciones del agua, así DeMott (1989) observó que la depredación por peces o los cambios inducidos por la temperatura pueden favorecer a *Diaphanosoma* sobre *Daphnia*. Hay varios trabajos que relacionan la desaparición o disminución de *Daphnia* con la presencia de cianofíceas filamentosas durante la mitad del verano, debido a un bloqueo del aparato filtrador de *Daphnia* lo que provoca una disminución en la tasa de filtración y reproducción (Infante & Riehl, 1984; Infante & Abella, 1985, Matsumura-Tundisi *et al.*, 2002), esta no puede ser la causa de la desaparición de *Daphnia* en la laguna de La Cruz ya que las poblaciones de cianofíceas filamentosas de la laguna son muy bajas. Por otro lado, varios estudios muestran que la exclusión de peces (Schoenberg & Carlson, 1984) o la reducción de su abundancia (Shapiro & Wright, 1984) puede producir un incremento en las poblaciones de *Daphnia* y el declive de los blooms de cianobacterias de mediados del verano. Así, los blooms de cianobacterias pueden ser una consecuencia más que la causa del declive de *Daphnia*. Por el contrario una de las especies de cladóceros que Armengol y Miracle (2000) nombran como muy poco frecuentes *Diaphanosoma* ha ido incrementado su población llegando a ser la especie dominante de la laguna en los tres años estudiados durante la época estival. Esta especie tiene una mayor capacidad que *Daphnia* para escapar de la depredación de los peces (Gliwicz & Pijanowska, 1989) y además está favorecida por los incrementos de temperatura (DeMott, 1989), en la laguna de La Cruz el año 1996 fue más frío que los años siguientes, este año es el único con mayor presencia de *Daphnia* y en los restantes años, más cálidos, domina

*Diaphanosoma* en las épocas estivales, periodo relacionado con las preferencias térmicas de esta especie (Fabián & Cruz-Pizarro, 1997; Smiley & Tessier, 1998). La especie más pequeña, *Ceriodaphnia* según la literatura está favorecida cuando la producción primaria es mayor (DeMott, 1989), lo que coincide con nuestros datos ya que observamos que esta especie presentaba su máxima abundancia el año 1996, siendo este el año que tuvo temperaturas más bajas en invierno (por ejemplo febrero) que facilitaron una mayor mezcla vertical que aportó mayor cantidad de nutrientes (Fig. 29) y que dio lugar también a un mayor crecimiento del fitoplancton en primavera, observable al tener una mayor concentración de clorofila (Camacho *et al.*, 2003a, Fig. 4). Sin embargo se observa que por otro lado, en los otros años cuando la mezcla vertical no es tan intensa, la temperatura es menos fría y la termoclina se hace más superficial y se amplía y la extinción de oxígeno ocurre a menor profundidad (Fig. 32). Así fuera del máximo primaveral el lago parece derivar a condiciones de mayor clorofila en la época otoño-invernal, es decir de disminución de los mínimos invernales y de un aumento de las poblaciones de picocianobacterias sobre todo en esta época (Camacho *et al.*, 2003) y otras algas como *Cyclotella*, la especie dominante de fitoplancton normalmente en este lago, pueden disminuir. Esto puede también determinar los cambios en las poblaciones de cladóceros (*D. brachyura*, microfiltrador y *D. longispina*, macrofiltrador, según Armengol, 1980). En cuanto a los copépodos tanto en nuestro estudio como en el realizado por Armengol y Miracle (2000) encontramos que *T. prasinus* es la especie dominante, mientras que *C. abyssorum* es menos abundante. En los tres años de estudio se observó un ligero incremento de *C. abyssorum* que quizás pueda ir ligado también a un incremento de rotíferos, en los que pueda depredar. La comunidad zooplanctónica en el año 1996 estaba dominada por los crustáceos pero en los años 1997-98 ha habido un incremento de las proporciones de rotíferos, sobretodo en los periodos invernales (Fig. 56). Esto se podría deber a los cambios mencionados de mayor abundancia de picocianobacterias que también es indicación de un proceso de eutrofia en la laguna de La Cruz medido por la profundidad de la oxiclina que en los años estudiados se observó como cada año subió con más rapidez que en el anterior después del periodo invernal y tardó más en descender. La preponderancia de los rotíferos sobre los crustáceos según diferentes autores es indicación de que el lago es más eutrófico (Ravera, 1996; Guntzel & Rocha, 1998; Claps *et al.*, 2002).

### VARIACIÓN ESTACIONAL

En cuanto a las variaciones estacionales del zooplancton tenemos los máximos poblaciones de primavera-verano que seguirán los máximos primaverales de las poblaciones del fitoplancton. Camacho y colaboradores (2003a, Fig. 4) en un estudio realizado en estas mismas fechas muestran que la clorofila-*a* presenta dos máximos anuales uno en primavera (abril-junio) en toda la columna y otro profundo a finales de verano (septiembre), mientras que en el epilimnion los valores son mínimos igual que en el periodo de final de otoño-invierno. La presión de alimentación del zooplancton herbívoro afecta potencialmente la biomasa de fitoplancton, principalmente en verano (Gophen & Azoulay, 2002) Esto y la falta de nutrientes en el epilimnion determina el gran descenso de la clorofila en esta zona. Además durante el verano se da el fenómeno de precipitación de carbonato cálcico, que se produce en parte por la propia actividad de los productores primarios, ya que influyen en el equilibrio de los carbonatos debido a la asimilación de CO<sub>2</sub> por fotosíntesis, disminuyendo así el dióxido de carbono libre y creándose en las proximidades de las células un microambiente básico que propicia la saturación y por consiguiente la cristalización de calcita, además de servir las propias algas de superficie de catálisis actuando éstas como centros de nucleación (Stabel, 1986). Esta precipitación provoca un descenso de las poblaciones de fitoplancton que a su vez hace descender las del zooplancton filtrador que se alimentan principalmente de fitoplancton. Además coprecipitan también nutrientes produciéndose una disminución de los mismos lo que conlleva un periodo de poco fitoplancton en prácticamente toda la columna de agua excepto en las zonas profundas donde pueden concentrarse algunas de las poblaciones de zooplancton como *C. dubia* y *C. abyssorum*. A finales de verano se da un pico poblacional una vez pasado el fenómeno blanco y por mezclas débiles en la zona de la oxiclina. En el año 1997 debido a que se dio un segundo fenómeno blanco en septiembre el pico poblacional que se observaba en esta fecha no se observa y se da un poco más retrasado a principios de otoño (octubre). Por otra parte durante el periodo de mezcla otoñal que en esta laguna se da bien entrada la estación, coincide con condiciones de baja intensidad luminosa y frío, por lo que descienden las poblaciones fitoplanctónicas y ello lleva asociado también un detrimento de las poblaciones zooplanctónicas.

En cuanto a los ciclos vitales encontrados en la laguna de La Cruz es coincidente con los observados por otros autores para otros lagos (Miracle, 1978; Hann & Zrum,

1997). El período reproductivo tanto *D. brachyura* como *C. dubia* se da desde la primavera hasta finales del verano mientras que *D. longispina* presentó durante 1996-97 dos períodos reproductivos diferentes uno en invierno y otro en verano. En ambas especies de copéodos los periodos reproductivos principales son en primavera y otoño, algo desfasados entre sí. Después del periodo de primavera en ambas especies hay varias generaciones estivales con periodos reproductivos menos importantes ya que a partir de una sola fecundación pueden tener varias puestas (Miracle, 1978 y Margalef, 1983). En la época invernal y provenientes del periodo reproductivo otoñal parece que solo hay una única generación y en todo caso podría haber otra durante el otoño. Hay claras épocas de un mayor número de hembras que de machos, especialmente cuando las condiciones no son tan óptimas, estas hembras pueden ir produciendo huevos y los machos tener desarrollos más rápidos, con claras distorsiones en la razón machos/hembras. También nuestros resultados parecen indicar que el número de generaciones en verano de *T. prasinus* es mayor que *C. abyssorum*, lo que es esperable ya que al ser *C. abyssorum* una especie de mayor tamaño y régimen alimenticio más complejo, macrófago y en parte carnívoro en los copepoditos y adultos tiene tiempos de generación más largos.

El patrón de diversidad observado en el ciclo anual con mínimos en invierno y máximos en la época estival también ha sido descrito en muchos lagos como en el lago de Banyoles (Miracle, 1976) o en el lago Bracciano por Ferrara *et al.*, (2002).

#### *HETEROGENEIDAD VERTICAL*

En las épocas estivales todas las especies de cladóceros se sitúan en la parte más baja del metalimnion, donde la disponibilidad de nutrientes, para el crecimiento del fitoplancton, durante el período de estratificación es mayor que en el epilimnion. En este lago algunas especies de fitoplancton alcanzan densidades muy altas en la parte más baja de la termoclina muy cerca de la extinción del oxígeno (Miracle *et al.*, 1998) a pesar de que a esta profundidad llega poca luz, por lo tanto cabe pensar que los cladóceros que son especies filtradoras y se alimentan de fitoplancton se sitúen en la profundidad con mayor disponibilidad de alimento. Esto es más aparente en *D. longispina* y *C. dubia*, pero también se observa una tendencia parecida en *D. brachyura*, aunque es una especie más superficial. Los máximos de clorofila-*a* se sitúan en los tres

años del periodo de estudio en la parte más baja de la termoclina (Camacho *et al.*, 2003a). Incluso durante el período de mezcla *D. longispina* sitúa su máximo en la zona por encima de la oxiclina donde también se forma un gradiente de densidad, donde se concentra el alimento. La correspondencia entre la situación en el perfil vertical de los máximos de zooplancton con los de fitoplancton es fácilmente observable en las muestras tomadas durante el fenómeno blanco, ya que cuando sucede este fenómeno de precipitación de carbonato cálcico las poblaciones fitoplanctónicas sufren una migración hacia arriba y vuelven a la profundidad a la que se encontraban cuando finaliza la precipitación principalmente debido a los cambios de luz sufridos en la laguna (Miracle *et al.*, 1998), esta migración ascendente durante el fenómeno blanco también es observada en las poblaciones de cladóceros. Otro factor que podría explicar el que se sitúen en capas más profundas sería el de refugiarse de los peces, sobretodo de los alevines que están en capas más superficiales, para así evitar ser predados por éstos, especialmente en verano cuando la luz es intensa y hay más estadios juveniles de peces que se alimentan de zooplancton, varios son los trabajos que tratan esto dando esta misma explicación (Cerny & Bytel, 1991; Macháček, 1991).

Con respecto a los copépodos encontramos diferencias en cuanto a la distribución de los nauplios por un lado y la de los copepoditos y adultos por otro, los nauplios están situados en el epilimnion mientras que los copepoditos y adultos en el metalimnion para ambas especies. Esta diferencia en cuanto a la distribución podría explicarse teniendo en cuenta sus hábitos alimenticios. La dieta de los copépodos varía a lo largo de su desarrollo, los nauplios y primeros estadios de copepoditos son generalmente más herbívoros, y la transición a una alimentación más depredadora ocurre en los últimos estadios de copepoditos y adultos (Makino & Ban, 2000). Los copépodos ciclópodos a menudo han sido tratados como depredadores en los análisis de cadenas alimenticias (p.e. Williamson, 1983), sin embargo en estudios sobre poblaciones naturales hay evidencias de que los ciclópodos, incluidos los copepoditos de los últimos estadios y los adultos, son omnívoros, consumiendo tanto fitoplancton como zooplancton (Peacock & Smyly, 1983; Tóth & Zánkai, 1985; Adrian, 1987, Tóth *et al.*, 1987). En un estudio sobre *T. prasinus* observaron que la eficiencia de asimilación de las algas era mayor en los nauplios que en los copepoditos y adultos y también observaron que los copepoditos y adultos podían alimentarse de protozoos (Peacock & Smyly, 1983). Otros autores han considerado que *T. prasinus* se alimenta de detritus, algas y protozoos (Revenga, 1983)

y es considerado por Armengol (1980) un copépodo macrófago herbívoro. Las especies de ciclópodos más grandes tienden a ser más carnívoras que las más pequeñas (Fryer, 1957; Brandl, 1998), y se ha descrito que las hembras necesitaban de una dieta carnívora para su desarrollo y la producción de huevos (Adrian & Frost, 1993), sin embargo Hopp *et al.*, (1997) examinaron la producción de huevos de distintas especies de ciclópodos de diferentes tamaños y observaron que una de las especies pequeñas *Mesocyclops leukarti*, no se reproducía cuando se le alimentaba solo con algas mientras que otras especies mucho mayores (*Acanthocyclops robustus*, *Cyclops vicinus* y *C. abyssorum*) si lo hacían. En varios estudios se han descrito grandes concentraciones de zooplancton asociadas a la oxiclina en hábitats estratificados, especialmente rotíferos de tamaño pequeño como *Anuraeopsis* (Caumette *et al.*, 1983; Miracle & Vicente, 1983; Miracle & Alfonso, 1993), que podrían constituir una fuente de alimento para *C. abyssorum*. En este trabajo no hemos estudiado los contenidos estomacales ni realizado experiencias de alimentación pero dado que la distribución de los nauplios es diferente a la de copepoditos y adultos, y la de éstos es similar entre ellos pensamos que su distribución está influenciada en parte por su dieta alimenticia, aunque también puede depender de la huida de depredadores, dado que en la laguna encontramos la presencia de *Chaoborus* y éste puede alimentarse tanto de cladóceros como de copépodos (Margalef, 1983). Lauridsen *et al.*, (1996) y Jacobsen & Berg (1998) sugirieron que la gran movilidad de los copépodos y su forma y tipo de movimiento les permite escapar con más facilidad de los peces y era el principal motivo por el cual ellos respondían menos fuertemente que los cladóceros a la depredación. El situarse los adultos y copepoditos a profundidades mayores tienen una ventaja adicional a la disponibilidad de recursos, que es la de evitar a los *Chaoborus* especialmente por la noche, cuando están activos y van a comer a la superficie. Otra estrategia utilizada por los copépodos para evitar la superposición temporal con sus depredadores, es la de entrar en diapausa, (Elgmork, 1980; Hairston & Munns, 1984; Hairston, 1987). Los estadios más vulnerables de copépodos aparecen normalmente en los lagos durante los periodos de menor actividad de peces planctívoros (Nilssen, 1977).

Los crustáceos planctónicos muestran una heterogeneidad espacial a lo largo del perfil vertical dado que la mayoría de organismos se sitúan en el metalimnion durante los periodos de estratificación. La propia estructura de la laguna, es decir, estratificada en verano por las capas térmicas y mezclada hasta la quimioclina en otoño-invierno

hace que las poblaciones de bacterias, fitoplancton y zooplancton estén también estructuradas. En verano forman grandes concentraciones en el metalimnion pero en otoño-invierno la densidad de población es mucho menor al deshacerse las poblaciones de la termoclina, y de la quimioclina, puesto que aunque ésta exista, sus poblaciones han sido más o menos destruidas por la mezcla vertical, encontrándose ahora mucho más profunda y con condiciones de luz y temperatura muy bajas. Por esto la diversidad se incrementa con la profundidad cuando la laguna está estratificada, a finales del periodo de estratificación la diversidad en superficie disminuye fuertemente y conforme se va produciendo la mezcla invernal la diversidad se va incrementando en superficie y disminuyendo en profundidad.

#### IV. 5.2. VARIACIÓN ESPACIO-TEMPORAL EN EL MEDIO LITORAL

En un estudio previo (Mezquita & Miracle, 1997) de un testigo sedimentario del centro de la laguna de La Cruz, se encontró que *A. neglectus* había sido la especie dominante en este lago a lo largo de la historia, pero el resto de cladóceros litorales estaba agrupado en dos asociaciones las cuales fueron encontradas alternadas en la secuencia sedimentaria. La fauna de cladóceros litorales descrita en este trabajo corresponde a la siguiente asociación formada por las especies *Alona guttata*, *Glaptoleberis testudinaria*, *Pleuroxus laevis* y *Alona rectangularis*. Esta asociación está asignada a episodios relativamente cálidos, con más o menos fluctuación del nivel del agua y sin una zona litoral desarrollada. Las especies características de la otra asociación son *Chydorus sphaericus*, *Alona affinis* y *Alona quadrangularis* y éstas se dan en condiciones de temperaturas más bajas y con una zona de litoral bien desarrollada, estas especies no fueron encontradas en este estudio a excepción de un individuo de *A. affinis* en febrero de 1997 cuando la laguna presentó la temperatura más baja de todo el período de estudio. La asociación de cladóceros actual coincide pues con la primera mencionada y con las condiciones ambientales que la caracterizan. En la actualidad, la zona litoral está poco desarrollada y confinada a una estrecha franja, donde la laguna alcanza rápidamente los 2-3 m de profundidad y aquí las pendientes son casi verticales, la pendiente calculada como la  $\tan \alpha$  está alrededor de 1 (Armengol & Miracle, 1999) por ello el fondo anóxico se da ya a pocos metros de la orilla. Es decir, a poco más de una decena de metros de la orilla (Fig. 26) se tiene ya la profundidad en la que se establece la zona anóxica (unos 11 m en verano). Las zonas de litoral de este lago



no muestran una heterogeneidad suficiente para suponer diferencias en las asociaciones de cladóceros y las diferencias encontradas entre los diferentes puntos de muestreo fueron muy pequeñas. La composición de especies es la misma y la única diferencia importante observada es la mayor diversidad encontrada en las zonas sin macrófitos comparada con las zonas con ellos. El cladócero dominante *A. neglectus* se desarrolla preferentemente en los meses fríos y presenta un desfase o alternancia con las especies subdominantes que tienen máximos acoplados justo en las épocas en que éste empieza a decrecer.

Los copépodos no dejan restos identificables en el sedimento y no tenemos datos de referencia a épocas pasadas en la laguna. Lo que observamos es que son mucho menos importantes que los cladóceros. Al igual que los cladóceros hay una especie dominante *E. macruroides* que probablemente se encuentre en todas las épocas anteriores del lago junto con *A. neglectus*.

Al igual que sucedía con los cladóceros también la composición de especies de copépodos litorales es mayor en invierno que en verano aunque en este caso también hay un desfase con las dos especies principales, *E. macruroides* es más restrictivamente invernal y *M. albidus* tiene un desarrollo mayor posteriormente a los máximos de *E. macruroides*. A diferencia de los cladóceros, los copépodos presentan una mayor diversidad en las zonas con macrófitos que en las zonas sin ellos, aunque la riqueza de especies es prácticamente la misma en los distintos hábitats. Pero observamos que la diversidad de los crustáceos en conjunto y para el total de los organismos incluyendo rotíferos e insectos es mayor en las zonas con macrófitos que en las zonas sin ellos, y superior en la zona con *Scirpus* que en la zona con *Myriophyllum*. Nuestros resultados están de acuerdo con los observados por Rocha *et al.*, (2002) que encontraron que las zonas pobladas con macrófitos tienen una mayor riqueza de especies. El muestreo utilizado no era el adecuado para los organismos bentónicos por lo que copépodos como los del grupo de los harpacticoides se recogían poco en las muestras.

Tanto los cladóceros litorales como los copépodos litorales están afectados por los procesos lacustres. En primer lugar por la mezcla vertical la cual aumenta la fertilización en el epilimnion y de la zona litoral aumentando el perifiton, esto determina el crecimiento de estos crustáceos litorales y también de los ostrácodos (Mezquita *et al.*, 2002) cuyo máximo se encuentra a finales de otoño y primavera. El marcado descenso

en la abundancia de los quidóridos en verano como muestran nuestros resultados, es un patrón de la dinámica poblacional de este grupo en muchos lagos (Whiteside, 1974 y 1988; Williams, 1982; Sakuma & Hanazato, 2002). Este patrón es general, de manera que la disminución estival también se da en los otros grupos de crustáceos (copépodos y ostrácodos). Esta disminución estival parece ser una respuesta a cambios en el perifiton y en los recursos alimenticios que se derivan a su vez de cambios ambientales, sobretudo al aumento de luz y temperatura cuyas fluctuaciones en las capas someras del litoral son muy marcadas. Las algas epifíticas son más abundantes sobre los macrófitos en primavera y escasas en verano (Sakuma & Hanazato, 2002). Y en nuestro caso además se da un efecto negativo relacionado con la precipitación de carbonato cálcico. El efecto de la precipitación de carbonato parece ser muy importante por sus efectos en la periferia de la vegetación que impide la recolección del perifiton, además perjudica al macrófito produciendo la muerte de parte de éste lo cual conlleva a condiciones de descomposición que cambian las microalgas y bacterias asociadas a éste.

Sin embargo otros factores pueden estar influyendo en estos cambios estacionales como podrían ser la depredación de los invertebrados (Goulden, 1971; Williams, 1983; Lair, 1990) y de los peces (Bohanan & Johnson, 1983; Whiteside, 1988) cuya presión es mayor en verano. Larvas de *Chaoborus*, Tanipodinae y otros insectos fueron observadas en el litoral y también *Gambusia*, este pez fue introducido recientemente en la laguna, pero anteriormente a nuestro estudio. Hay también otras especies de peces introducidas en el lago como barbos y loinas, de las cuales los alevines del año pueden comer las especies de cladóceros litorales. Hay estudios sobre el cambio en la composición zooplanctónica debidos a la introducción de *Gambusia*, en presencia de este pez el zooplancton está compuesto por especies de pequeño tamaño, mientras que en ausencia de *Gambusia* las especies dominantes son de mayor tamaño (Margaritora *et al.*, 2001; Rennella & Quirós, 2002)).

Nuestros resultados muestran que los organismos zooplanctónicos van al litoral y es muy evidente que pueden desarrollarse al principio de la primavera en esta zona, donde el alimento es más abundante en esta época pero lo rehuyen en verano cuando la depredación de larvas de insecto y de alevines es mayor (Fig. 65-67 y 69-70). Este patrón ha sido observado por otros autores en otros lagos (Kelso & Ney, 1985; Hann & Zrum, 1997). En el caso particular de la laguna de La Cruz se observa también un efecto

del fenómeno blanco que favorece una nueva invasión durante el mismo de los crustáceos planctónicos. La explicación más sencilla es que el fenómeno blanco disminuye las algas planctónicas con lo que los organismos del centro de la laguna van hacia las orillas donde están protegidos de la depredación de peces e insectos debido a la turbidez del agua que genera dicho fenómeno, pero cuando termina el fenómeno blanco los organismos regresan a la zona central de la laguna.

#### IV. 5.3. VARIACIÓN TEMPORAL EN LAS TRAMPAS DE SEDIMENTACIÓN

La preservación de los restos de las diferentes especies de cladóceros en el sedimento es variable. En particular, la relación entre cladóceros litorales y planctónicos puede variar mucho, generalmente los cladóceros litorales se preservan mejor que los cladóceros planctónicos debido a la vulnerabilidad de los restos de estos últimos (Hofmann, 1987; Hann, 1989; Rautio *et al.*, 2000). Los restos de las poblaciones de dáfnidos y *Diaphanosoma* (todos los fragmentos, excepto las mandíbulas, ver métodos) encontrados en los tubos sin fijar de las trampas están por debajo de su abundancia. Las trampas estaban siempre en la parte inferior del monimolimnion anóxico de este lago meromítico, muy por debajo de la zona donde pueden vivir los organismos del zooplancton y lo que recogen son restos de animales muertos que se sedimentan. Algunos autores (Matveev, 1986) han demostrado que las muestras tratadas (p.e. calentando el sedimento con una solución de KOH) puede llevar a una estimación considerablemente baja de los restos de determinados grupos. Aquí, nosotros mostramos que la descomposición, la cual depende de las condiciones ambientales durante y después de la deposición, podría alterar significativamente las proporciones de los restos de los diferentes grupos de organismos en los registros sedimentarios. Por ejemplo los índices de cladóceros litorales / planctónicos utilizados en paleolimnología pueden ser muy variables por efecto de su conservación y enmascarar su valor indicador de más desarrollo litoral.

En los estudios realizados sobre el sedimento no encontramos trabajos relacionados con los copépodos ya que éstos son muy lábiles y no se preservan bien en el sedimento. En un estudio similar al nuestro realizado en el lago Saanajärvi (Finlandia), encontraron dos especies de copépodos planctónicos y ninguna de ellas fue detectada en las trampas de sedimentación (Rautio *et al.*, 2000). En nuestro estudio prácticamente solo encontramos restos de copépodos en las trampas que contenían formol, lo que nos

indica que éstos se descomponen rápidamente y no se detectan en el sedimento. Prácticamente todos los restos de copépodos pertenecen a las especies planctónicas, lo que quiere decir que debido a la facilidad de descomposición de los copépodos no se encuentra ningún resto de este grupo de organismos, procedente del litoral, en las trampas. Los restos de organismos planctónicos recogidos están muy correlacionados con la abundancia en el plancton en las distintas épocas, sin embargo se observan también unos picos importantes de deposición relacionados con el fenómeno blanco. Los fenómenos blancos tienen también un marcado efecto en la proporción de la sedimentación del total de la materia orgánica (Fig. 73, Miracle *et al*, 2000), el cual es en origen principalmente planctónico puesto que ocurre en períodos de una alta estabilidad del agua. Por otra parte, la cubeta del lago consiste en un agujero hundido lleno de agua con una zona superficial de recepción no mucho mayor que el área del agujero, formado por el colapso de la parte superior de una mesa dolomítica donde la vegetación circundante está formado por una zona forestal poco densa de *Pinus-Juniperus* por lo que la importancia del material alóctono en las trampas de sedimentación es muy pequeña. Los restos de cladóceros litorales, especialmente de los quidóridos que se conservan bien, son muy abundantes en las trampas.

En este lago, los cladóceros litorales son transportados a las trampas de sedimentación en el centro del lago bastante rápidamente y la proporción de acumulación de sus restos está bastante relacionada a sus densidades en el litoral. El transporte hacia el centro ocurre por capas de aguas profundas justo por debajo de las capas más bajas del metalimnion, ya que los restos encontrados en las trampas situadas en la mitad del metalimnion son muy escasos, mientras que los recuentos de la trampa situadas justo por debajo del metalimnion, coincidiendo con la oxiclina y la trampa situada casi en el fondo son bastante similares. La estratificación de las aguas en este lago meromítico debe ser bastante importante en el transporte de los restos de los organismos litorales, que se desplazan vía picnoclina, hacia la parte central y más profunda del lago. Las picnoclinas son marcados gradientes de densidad tanto térmicos como químicos. En verano (Fig. 32) la profundidad de extinción del oxígeno coincide con la con la parte baja del metalimnion y se produce un fuerte gradiente conductividad, formándose una quimioclina, que sin embargo se mantiene durante todo el año dadas las características meromíticas de la laguna (Vicente & Miracle, 1988; Rodrigo *et al*, 2000). El fuerte gradiente de densidad a esta profundidad favorece el desplazamiento

del agua a este nivel y a determinadas horas y dependiendo de las estaciones del año se forma un flujo de agua desde la orilla hacia el centro, esto ha sido observado mediante un experiencia de buceo (Paco Mezquita, comunicación personal). También observamos que conforme avanza el verano, la proporción de restos acumulados aumenta constantemente. Por otro lado los fenómenos blancos o precipitación tumultuosa de carbonato cálcico, muestran un efecto adicional bastante importante en la deposición de restos de quidóridos y otros organismos litorales, ya que acelera la sedimentación de material suspendido en las picnoclinas así los máximos se encuentran en las trampas recogidas después de los fenómenos blancos ocurridos en verano y a partir de aquí la acumulación de restos disminuye hasta el final del otoño. Esto es cierto tanto para *A. neglectus* (Fig. 75) y para el total de quidóridos (Fig. 73), como para los restos de cladóceros y copépodos planctónicos (Figs. 74 y 76) los cuales muestran un incremento de la abundancia en los tubos recogidos después del fenómeno blanco en las trampas situadas en la parte más profunda de la laguna. Los restos de quidóridos encontrados en la trampa suspendida a 12.5 m de profundidad, en la parte más baja de la termoclina, durante el período de estratificación fueron siempre menores que los encontrados en la trampa colocada a 19 m (Tabla 21). Los quidóridos muestran picos de deposición en las trampas al final del otoño, al mismo tiempo que ocurren los máximos en las muestras del litoral, estos picos son consecuencia de la mezcla de agua que resuspenden el material sedimentado en las partes superficiales de la cubeta puesto que la laguna es meromítica y además las lluvias de invierno que favorecen el transporte y la sedimentación de materiales de las orillas. Este pico va asociado más o menos también a otro importante pico de deposición de materia orgánica que se recoge en las trampas correspondientes a los meses de invierno, y que se traduce también en un pequeño aumento de los organismos planctónicos, especialmente cladóceros, pero es algo más importante para los restos procedentes de organismos del litoral. El número de restos de quidóridos recogidos en dichas trampas fue alto, aunque su valor máximo está claramente localizado no en el máximo de la materia orgánica sino en las muestras recogidas en los meses anteriores (diciembre-enero o noviembre y diciembre), correspondiendo con el pico de abundancia de las poblaciones litorales (Fig. 73 y 75).

Por tanto, los registros sedimentarios anuales de los restos de quidóridos deben estar correlacionados con la abundancia anual de sus poblaciones y su sedimentación está también favorecida por la precipitación de carbonato cálcico anual.



## **CAPÍTULO V**

### **MIGRACIÓN VERTICAL**





## V. MIGRACIÓN VERTICAL

Los hábitats pelágicos de los lagos están caracterizados por tener pronunciados gradientes verticales de luz, temperatura, fuentes de alimentación, fuerte competencia y riesgo de depredación (Zaret, 1980; DeMott & Kerfoot, 1982; Geller, 1986). La estratificación vertical de estos factores afecta a la distribución vertical del zooplancton (Winder *et al.*, 2003). Muchos son los trabajos que hay referentes a los estudios de migración vertical diaria (DVM) sobretodo de cladóceros, y muchas las hipótesis acerca de estos movimientos migratorios. Según Lampert & Sommer (1997) las causas últimas de la migración pueden resumirse en dos grandes categorías: (1) La migración como consecuencia de una mayor eficiencia en el uso de la energía o de un crecimiento más rápido de la población que conlleva a un incremento de la descendencia en los individuos migratorios. (2) Como consecuencia de una huida de los depredadores visuales (mayor eficiencia debido a un descenso de la mortalidad). Por lo tanto se han hecho trabajos sobre los factores directos de la migración, es decir los mecanismos que inducen la migración, siendo la fototaxis el principal factor responsable de la migración sin ninguna duda según Ringelberg (1987, 1993, 1995), éste autor es el que más ha trabajado sobre este tema y se han visto relaciones directas de la amplitud de la migración con la turbidez del agua (Ringelberg, 1995; Dodson, 1990). Pero no hay prácticamente referencias de la migración de los organismos en condiciones de agua turbia como consecuencia del fenómeno de precipitación de carbonatos, esto es lo que trataremos de abarcar en la primera parte de este capítulo, con el estudio realizado en la laguna de La Cruz. La segunda parte el estudio está centrada en la laguna de El Tobar, caracterizada por ser una laguna también cárstica y marcadamente estratificada, además presenta una capa de agua salada, con este estudio queremos complementar nuestras aportaciones a las migraciones de los organismos zooplanctónicos, para sacar conclusiones más generales con la comparación de lo que sucede en dos lagos caracterizados por un nivel de estratificación muy alto.

## **V.1. LAGUNA DE LA CRUZ**

### **V.1.1. PERÍODOS DE MUESTREO**

Se tomaron muestras en el perfil vertical durante el día y durante la noche a intervalos de un metro desde 0.5 a 10.5 m y a intervalos de medio metro a partir de 10.5 m por encontrarse la extinción de oxígeno próxima a esta profundidad. Esto se realizó en cuatro ocasiones, antes del fenómeno blanco (7-7-98), el primer día que sucedió el fenómeno blanco (1-8-98) y después del fenómeno blanco en dos ocasiones (6-8-98 y 17-9-98). En el Apéndice 6 (datos diurnos) y 7 (datos nocturnos) se detallan los datos por profundidades de estos muestreos. Además en estas mismas cuatro fechas se colocaron unas trampas de migración vertical a cuatro metros de profundidad, se pusieron a las 17 h y se recogieron a las 24 h para estudiar el efecto del fenómeno blanco sobre la migración de los organismos planctónicos. Los datos de esta experiencia de detallan en el Apéndice 14.

### **V.1.2. RESULTADOS**

#### **V.1.2.1. DISTRIBUCIÓN ESPACIO-TEMPORAL DE LOS CRUSTÁCEOS**

En este apartado se estudia la distribución de los diferentes estadios de desarrollo de los copépodos así como la de los cladóceros en el perfil vertical tanto por el día como por la noche, además se ha calculado la profundidad media de residencia (PMR) para poder apreciar con mayor detalle la migración vertical diaria realizada por estos crustáceos. En este estudio se observa tanto el patrón típico de migración, denominado “migración normal” que consiste en un descenso de la población por el día situándose en capas más profundas y un ascenso a capas más superficiales por la noche, como el patrón contrario, denominado “migración inversa”, en este caso los organismos se sitúan en capas más superficiales por el día y descienden por la noche a capas profundas.

En la figura 81 se muestran los resultados obtenidos en la migración vertical de *Diaphanosoma brachyura*, el día 7-Jl la población de *D. brachyura* es mucho mayor que la encontrada en fechas posteriores. En las cuatro fechas estudiadas se observa el

mismo fenómeno de migración, por el día la población se encuentra en capas más profundas y por la noche ascienden hacia la superficie. Por el día la población se sitúa entre los 6-7 m, mientras que por la noche está a 4-5 m. La diferencia entre la PMR diurna y nocturna es algo mayor a 2 m, a excepción del día en que sucedió el fenómeno blanco que presenta una diferencia de solo 0.26 m y en septiembre superior a 3 m, los valores de las PMR se indican en la Tabla 24. Por otro lado observamos que en las capturas nocturnas se recogieron más organismos que en los muestreos diurnos, siendo los días del fenómeno blanco los que mayor diferencia presentan, las razones entre los organismos que se recogieron por la noche con respecto a los que se recogieron por el día fueron las siguientes. 153 el día 7-Jl, 239 el día 1-Ag, 183 el día 6-Ag y 118 el día 17-Sp. Por el día estos organismos no se encuentran en su totalidad en el perfil vertical, es probable que parte de la población esté distribuida por el litoral y que por la noche realicen dos tipos de migración, por un lado una migración ascendente de los organismos que se encuentran en el centro de la laguna mientras que los que se encontraban en el litoral realizan una migración horizontal.

En la figura 82 se observa la migración vertical de la especie *Ceriodaphnia dubia*, esta especie presenta un patrón de migración normal, por el día está situada en capas más profundas y por la noche realiza un ascenso hacia la superficie. Esta especie aumenta su número poblacional los días del fenómeno blanco a diferencia de *D. brachyura* que disminuye. Por el día la población está situada a una profundidad de 8.6 m aproximadamente, mientras que por la noche se sitúa entre los 6-8 m. La diferencia entre la PMR diurna y nocturna es menor que la que presenta *D. brachyura*, siendo aproximadamente de un metro excepto el día del fenómeno blanco que fue menor de 0.6 m y en septiembre que es de 3 m aproximadamente. Las PMR se indican en la Tabla 24. Al igual que sucedía en *D. brachyura*, la captura de organismos por la noche es superior a la del día, con las siguientes razones: 170 el día 7-Jl, 150 el día 1-Ag, 108 el día 6-Ag y 128 el día 17-Sp.

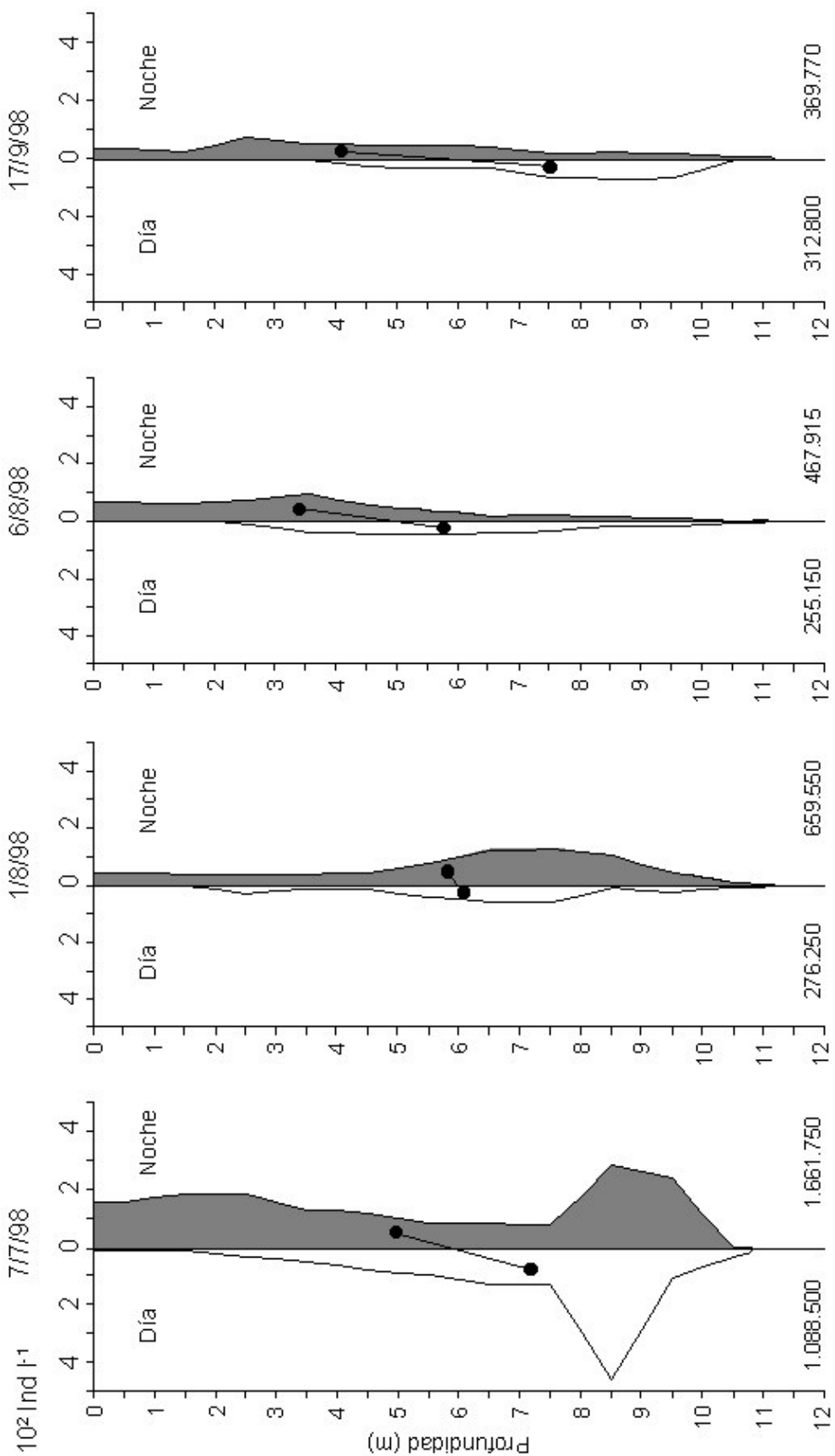


Figura 81. Distribución vertical de la especie *Diaphanosoma brachyura*, en ind l<sup>-1</sup>. En la parte superior se indican las fechas de los muestreos. En la parte inferior se indica el número de individuos por m<sup>2</sup>. Los puntos indican la profundidad media de residencia.

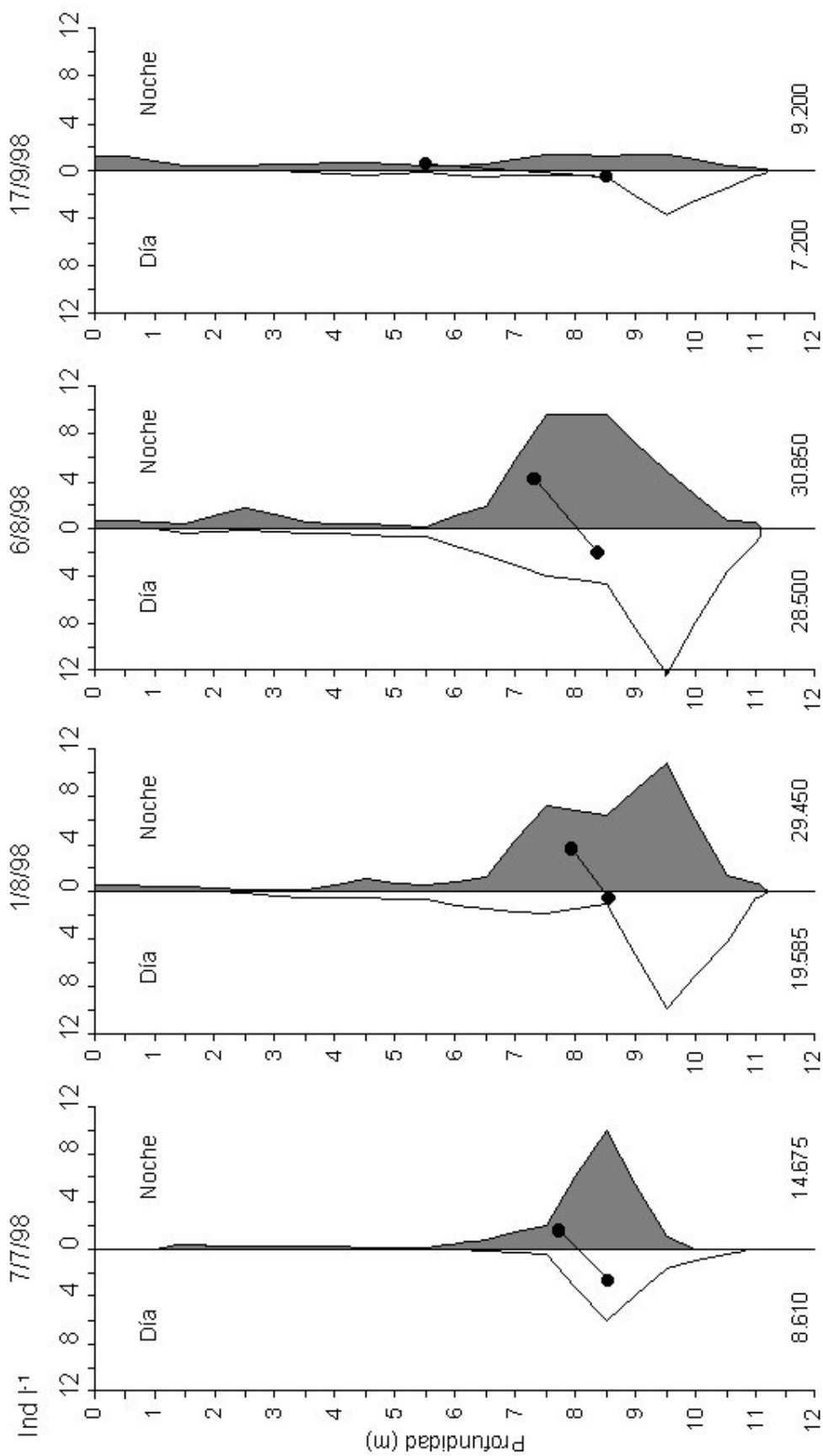


Figura 82. Distribución vertical de la especie *Ceriodaphnia dubia*, en ind l<sup>-1</sup>. En la parte superior se indican las fechas de los muestreos. En la parte inferior se indica el número de individuos por m<sup>2</sup>. Los puntos indican la profundidad media de residencia.

En la figura 83 se muestra la distribución vertical día-noche de los adultos y copepoditos de *Cyclops abyssorum*. Los adultos y los copepoditos presentaban el mismo patrón y dado que el número de adultos era muy bajo se han representado juntos, a pesar de que siempre se encuentran en capas profundas cerca del metalimnion, presenta un tipo de migración que corresponde a una migración inversa, por el día se encuentran a menor profundidad que por la noche, siendo su profundidad media de residencia la que se muestra en la Tabla 24. Por el día están situados a una profundidad media de 9.5 m aproximadamente mientras que por la noche se sitúan a una profundidad de 10.4 m. La diferencia entre la PMR diurna y nocturna es mayor el día del fenómeno blanco, siendo de 1.5 m mientras que para la fecha anterior es ligeramente menor y para las fechas posteriores es bastante menor siendo un tercio de ésta y menos de la mitad de esta última respectivamente. El número de individuos capturados por el día y por la noche es bastante similar en todas las fechas de muestreo, siendo en dos ocasiones mayores las capturas diurnas y en otras dos ocasiones las nocturnas.

Los diferentes estadios de desarrollo de la especie *Tropocyclops prasinus* presentan diferencias en cuanto a su distribución vertical diaria pero sin mostrar patrones regulares. Los adultos (Fig. 84) presentan una migración vertical diaria muy variable según los días. El día 7-Jl las distribuciones día / noche de los adultos no mostraban un patrón de migración claro, solamente un ligero descenso del máximo epilimnético de 3.5 a 4.5 m por la noche, por otro lado otros individuos efectuaban subidas a la superficie por la noche puesto que en las capas más superficiales hay un aumento del número de individuos en el muestreo nocturno. El día que sucedió el fenómeno blanco (1-Ag.) se observa un comportamiento muy similar por el día el máximo epilimnético está en capas más superficiales que por la noche a pesar de que por la noche hay más organismos en la superficie que por el día. En cambio, el día 6-Ag parece que el pico poblacional epilimnético diurno permanece a profundidades mayores con respecto a la fecha anterior y el nocturno coincide con el diurno pero se observa también un mayor número de individuos en superficie por la noche. En septiembre se observa una ascensión nocturna. El número de organismos capturados por el día es inferior al número de organismos capturados por la noche a excepción del día 1-Ag en que el número de capturas diurnas es similar al número de capturas nocturnas. De estos adultos que son rápidos y con buena capacidad óptica y que se encuentran bastante superficiales se podría pensar que huyen al ver la botella hidrográfica, por eso por la noche al no

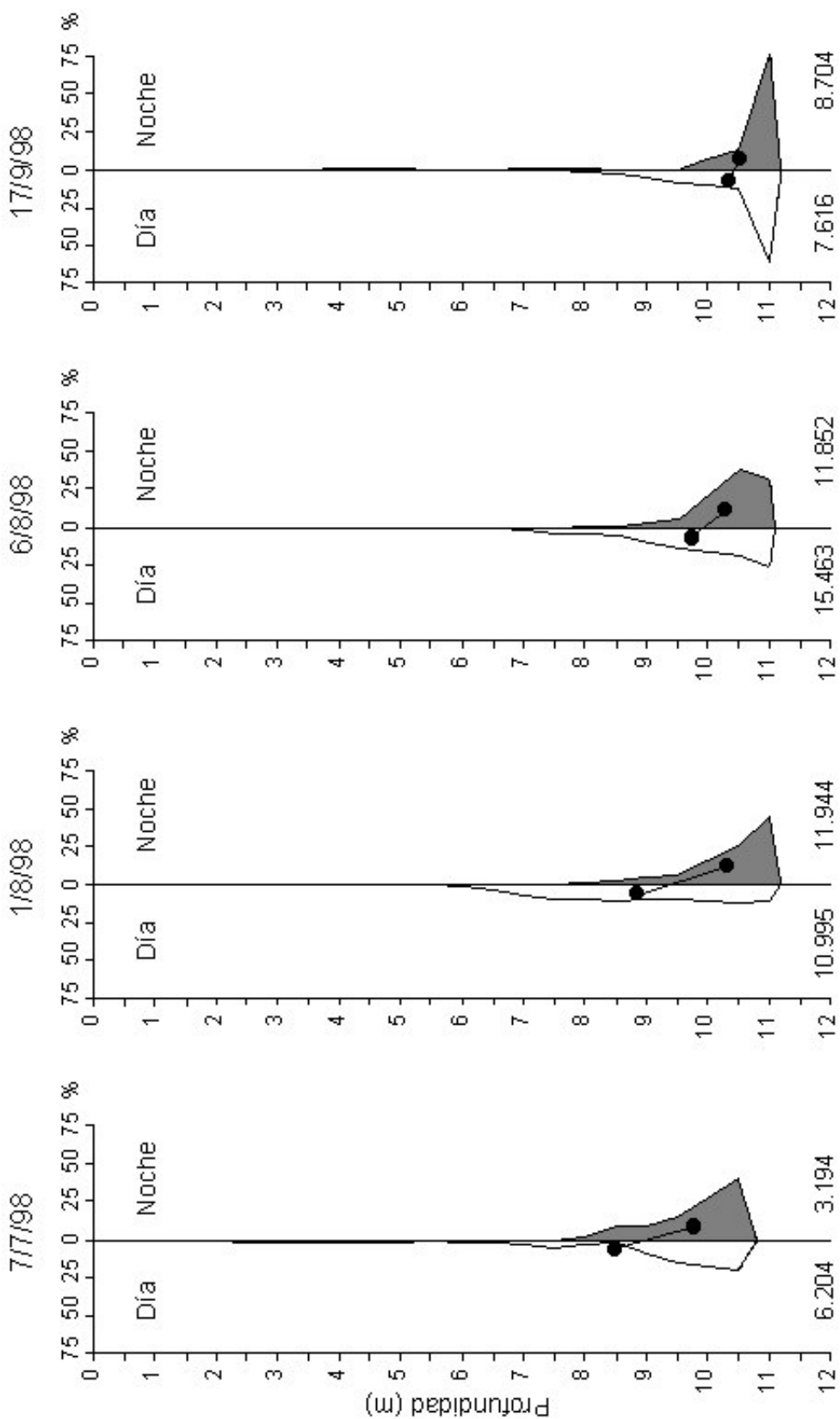


Figura 83. Distribución vertical de los adultos y copepoditos de *Cyclops abyssorum* (en porcentaje). En la parte superior se indican las fechas de los muestreos. En la parte inferior se indica el número de individuos por m<sup>2</sup>. Los puntos indican la profundidad media de residencia.

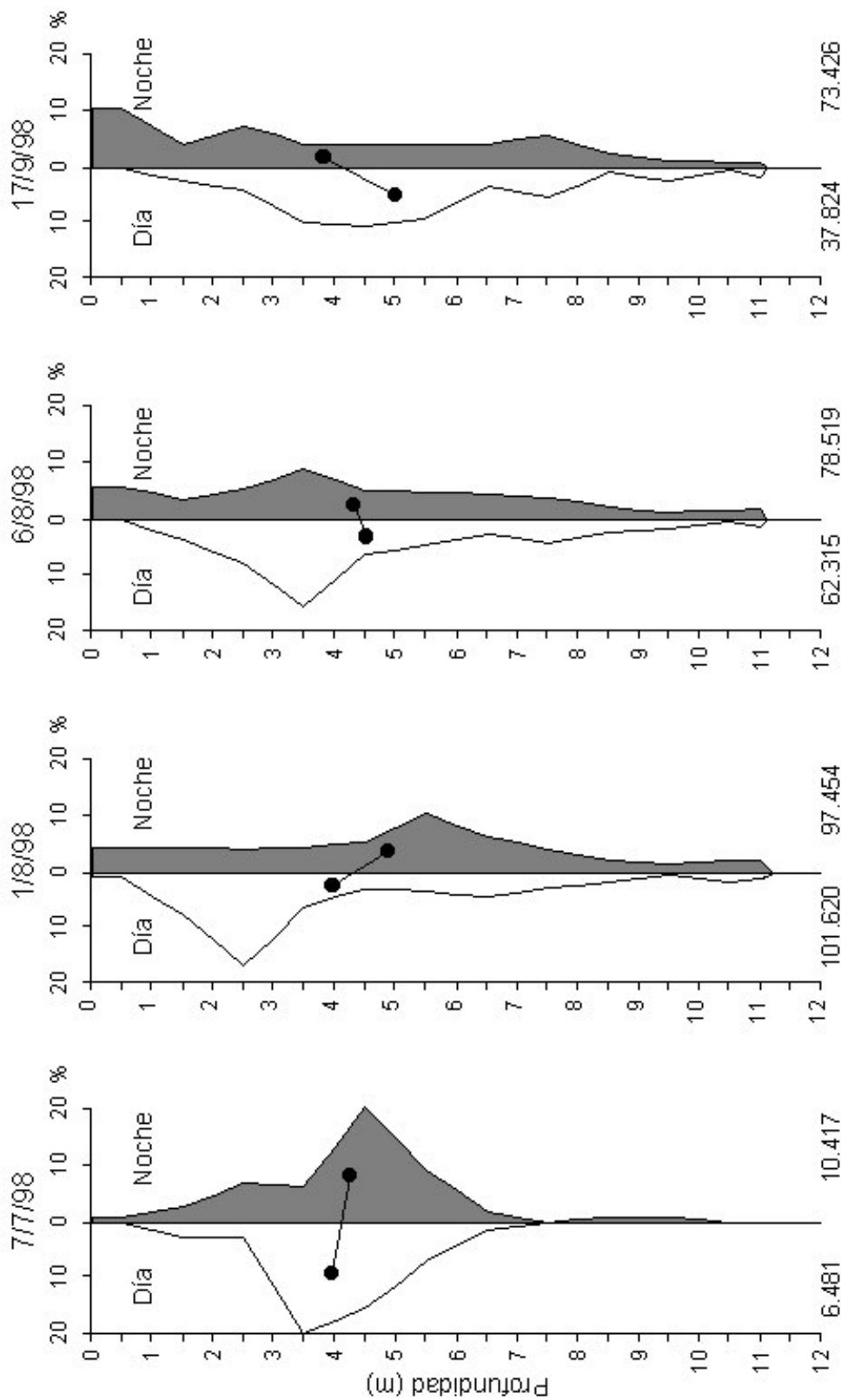


Figura 84. Distribución vertical de los adultos de *Tropocyclops prasinus* (en porcentaje). En la parte superior se indican las fechas de los muestreos. En la parte inferior se indica el número de individuos por m<sup>2</sup>. Los puntos indican la profundidad media de residencia.



verla el número de organismos capturados es mayor, en cambio el día del fenómeno al no tener visibilidad no hay tanta diferencia. De todas maneras esto debe tener poca importancia porque precisamente en superficie donde la reacción de huida tendría que ser más clara, el día del fenómeno continuamos teniendo un número muy inferior de organismos durante el día con respecto a la noche. La diferencia entre la PMR diurna y nocturna oscila entre 0.2 y 1.3 m.

Las distribuciones día / noche de los copepoditos (Fig. 85) muestran unos resultados en relación con sus movimientos verticales bastante similar al de los adultos, pero se encuentran más distribuidos por la columna de agua. El día 7-Jl y el día del fenómeno (1-Ag.) presentaban ligeros descensos nocturnos de la PMR especialmente derivados de a diferente posición del máximo epilimnético. En este caso tanto durante el día como por la noche había un buen número de individuos en la capa más superficial y con muy pocas diferencias entre el mediodía y la medianoche. Por otro lado los días 6-Ag. y 17-Sp. presentaban migración normal, con unos ascensos nocturnos más marcados en la última fecha, situándose los organismos por el día en capas más profundas y por la noche ascendiendo hacia la superficie. En los tres últimos muestreos las capturas nocturnas fueron superiores a las diurnas y la diferencia entre la PMR diurna y nocturna fue muy pequeña en todos los días analizados excepto en el de septiembre que fue de 1.2 m.

Los nauplios de ambas especies se habían contado por separado pero dado que teníamos dudas en algunos casos de sí la asignación a una u otra especie había sido siempre correcta se ha decidido representarlas juntas (Fig. 86). Como la proporción de nauplios de *C. abyssorum* es muy inferior a la de nauplios de *T. prasinus*, las distribuciones del total de nauplios son prácticamente iguales a la de nauplios de *T. prasinus*. En cuanto al patrón de migración vertical observado en los nauplios considerando en conjunto y los de *T. prasinus* en particular es algo similar al presentado por los copepoditos de esta especie, al principio del estudio presentan una migración inversa y al final de éste presentan el patrón contrario, migración normal, siendo también en septiembre la fecha en la que se produce mayor migración vertical al igual que sucedía con los adultos y copepoditos. Durante el fenómeno blanco la migración es poco aparente observándose claramente que evitan la capa más superficial durante el día, pero se encuentran aquí con una abundancia similar a otras zonas del perfil por la

noche. Los nauplios de esta especie se encuentran prácticamente a la misma profundidad que los copepoditos situándose normalmente un poco más arriba que éstos. La PMR de los nauplios de *T. prasinus* es más superficial que la de los nauplios de *C. abyssorum*. En general, el patrón de esta especie es muy difícil de deducir de las distribuciones a diferentes horas del día, puesto que la población se distribuye a lo largo de todo el perfil vertical siempre, con movimientos verticales que pueden ser diferentes en las distintas zonas de la columna de agua por lo que los patrones pueden ser complicados y la PMR es solo un descriptor muy burdo y general de cambios en la distribución vertical.

En la Tabla 24 se muestra la PMR de los nauplios por separado, *C. abyssorum* normalmente presentan un patrón de migración normal excepto el día del fenómeno que presentan migración inversa, en septiembre es cuando se produce menor migración al igual que ocurría con los copepoditos y adultos de esta especie, los nauplios se sitúan a una menor profundidad que los adultos y copepoditos y realizan migraciones más amplias que éstos, con una diferencia entre la PMR diurna y nocturna que varía entre 0.3 y 3 m. Esto sin embargo es indicación también de una distribución en el perfil de dos o más poblaciones una ligada a la profundidad de la quimioclina claramente indicada por la distribución de los copepoditos y adultos (Fig. 83) y otra superficial más dispersa y mucho menos densa que puede también tener una presencia litoral y de la que en el centro de la laguna recogemos mayoritariamente los nauplios siendo escasos los estadios más maduros.

El hecho de que todos los crustáceos presenten una mayor migración en septiembre podría deberse a que la termoclina en esta fecha se encuentra situada a mayor profundidad que en las fechas anteriores.

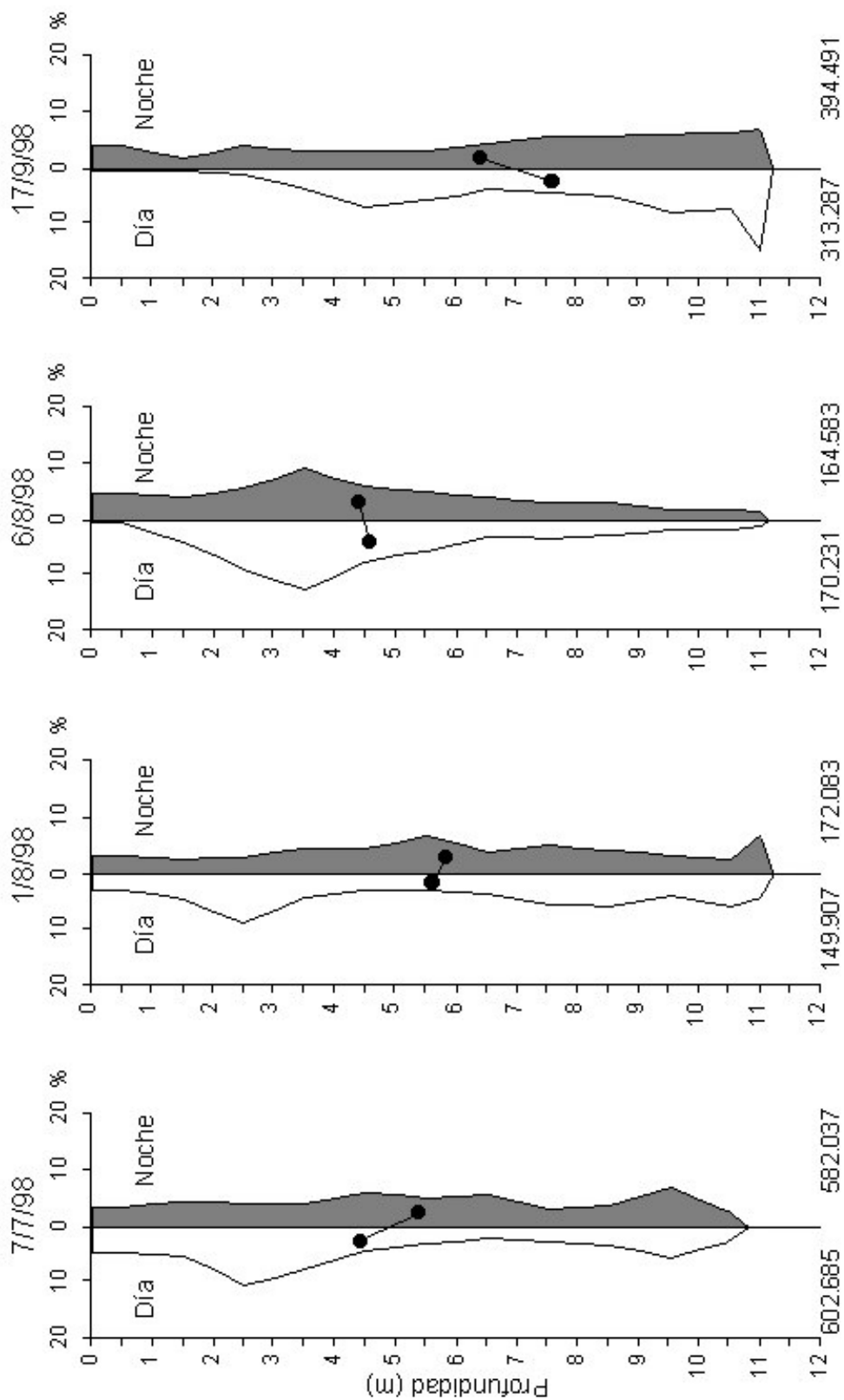


Figura 85. Distribución vertical de los copepoditos de *Tropocyclops prasinus* (en porcentaje). En la parte superior se indican las fechas de los muestreos. En la parte inferior se indica el número de individuos por m<sup>2</sup>. Los puntos indican la profundidad media de residencia.

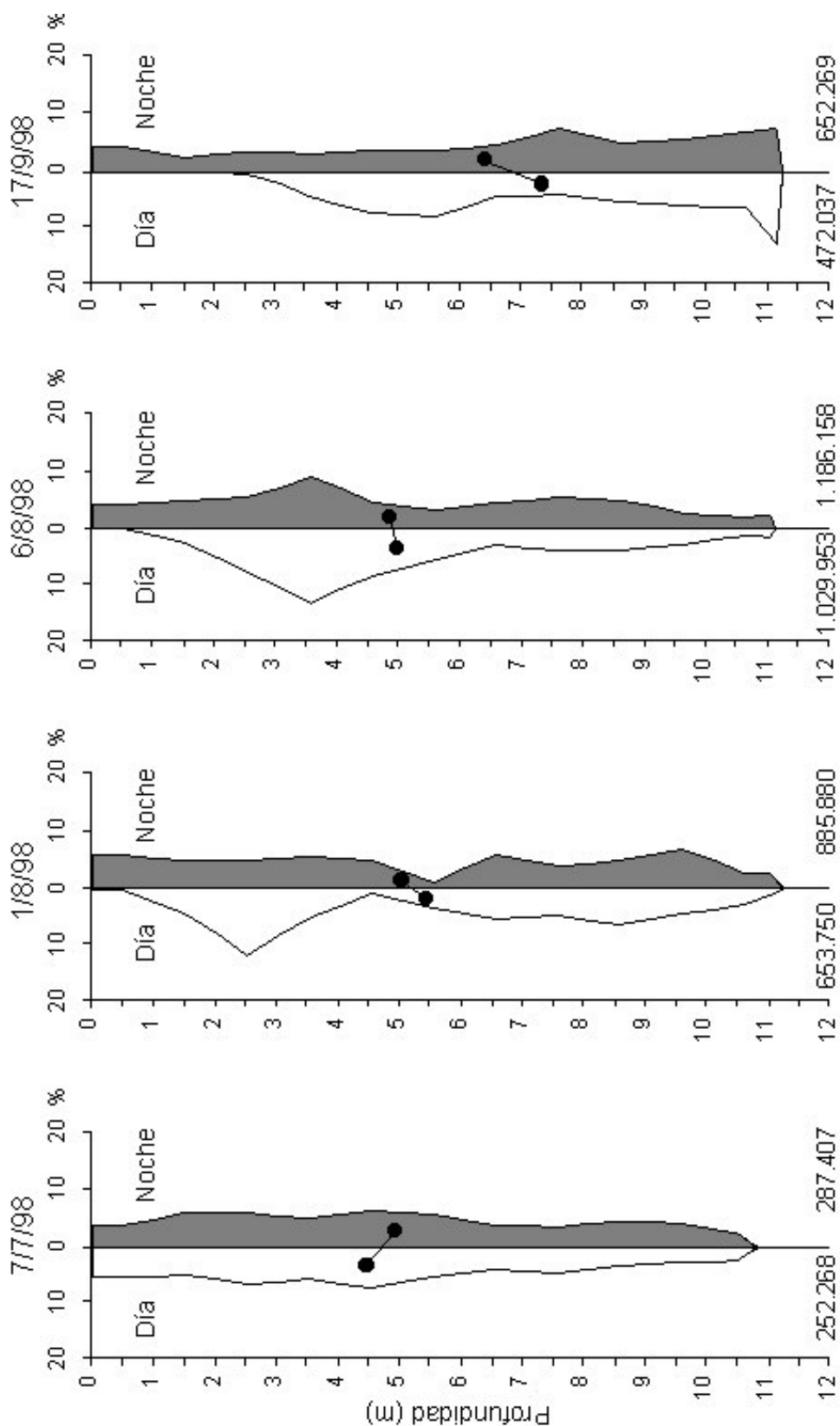


Figura 86. Distribución vertical de los nauplios de las dos especies de copépodos (en porcentaje). En la parte superior se indican las fechas de los muestreos. En la parte inferior se indica el número de individuos por m<sup>2</sup>. Los puntos indican la profundidad media de residencia.

Tabla 24. Profundidad media de residencia (PMR) en metros de los individuos l<sup>1</sup> de las especies de cladóceros y de los adultos (A), copepoditos (C) y nauplios (N) de las dos especies de copépodos. También se indica la profundidad del disco de Secchi y el coeficiente de extinción hasta 8 m. D: Día, N: Noche, A: Amplitud de migración, expresada como la diferencia entre la PMR diurna y nocturna.

	07/07/98			01/08/98			06/08/98			17/09/98		
	D	N	A	D	N	A	D	N	A	D	N	A
<i>D. brachyura</i>	7,3	5,1	2,2	6,2	6,0	0,3	5,9	3,5	2,4	7,6	4,2	3,4
<i>C. dubia</i>	8,7	7,9	0,8	8,7	8,1	0,6	8,5	7,5	1,1	8,7	5,7	3,0
<i>C. abyssorum</i> (A+C)	8,6	9,9	1,3	9,0	10,4	1,5	9,9	10,4	0,5	10,5	10,7	0,2
<i>T. prasinus</i> (A)	4,0	4,3	0,3	4,0	4,9	0,9	4,6	4,4	0,2	5,1	3,8	1,3
<i>T. prasinus</i> (C)	4,5	5,4	0,9	5,6	5,8	0,2	4,6	5,5	0,9	7,6	6,4	1,2
Nauplios (Todos)	4,5	4,9	0,4	5,5	5,2	0,3	5,0	4,9	0,1	7,3	6,4	0,9
<i>T. prasinus</i> (N)	4,4	5,2	0,8	5,6	5,1	0,5	4,8	4,9	0,2	7,4	6,1	1,3
<i>C. abyssorum</i> (N)	7,6	4,6	3,0	4,4	5,5	1,1	7,8	4,8	3,0	7,1	6,8	0,3
Secchi (m)	3,20			0,35			1,14			3,65		
Coef. ext. hasta 8 m (m <sup>-1</sup> )	0,33			0,79			0,59			0,29		

En la figura 87 se observa el número de individuos por metro cuadrado que hay de cada uno de los estadios de las especies de copépodos los días en que se realizó el estudio de migración vertical. El número de machos normalmente es superior al de hembras en las dos especies de copépodos. En *C. abyssorum* se observa un incremento de los adultos, con el consecuente aumento de los nauplios, el estadio de copepodito es el único en el que no se observa un incremento. En *T. prasinus* se observa mejor el ciclo reproductivo, en julio tenemos un mayor número de copepoditos seguido de un incremento de los adultos y los nauplios, después desciende el número de adultos y continúan incrementándose los nauplios y en septiembre tenemos un descenso de los nauplios y un incremento de los copepoditos. Las mayores diferencias entre el día y la noche las observamos en los adultos de *T. prasinus* después del fenómeno blanco, siendo mayor el número de machos por la noche, mientras que los copepoditos y nauplios muestran menores diferencias. Y el fenómeno blanco fue el día que mayor número de adultos, tanto machos como hembras, de *T. prasinus* se capturaron. Para *C. abyssorum* las mayores diferencias de capturas entre los muestreos diurnos y nocturnos se observaron en los nauplios. Los copepoditos no muestran prácticamente diferencias y el número de adultos capturados fue bastante bajo, por lo que las diferencias no son muy significativas.

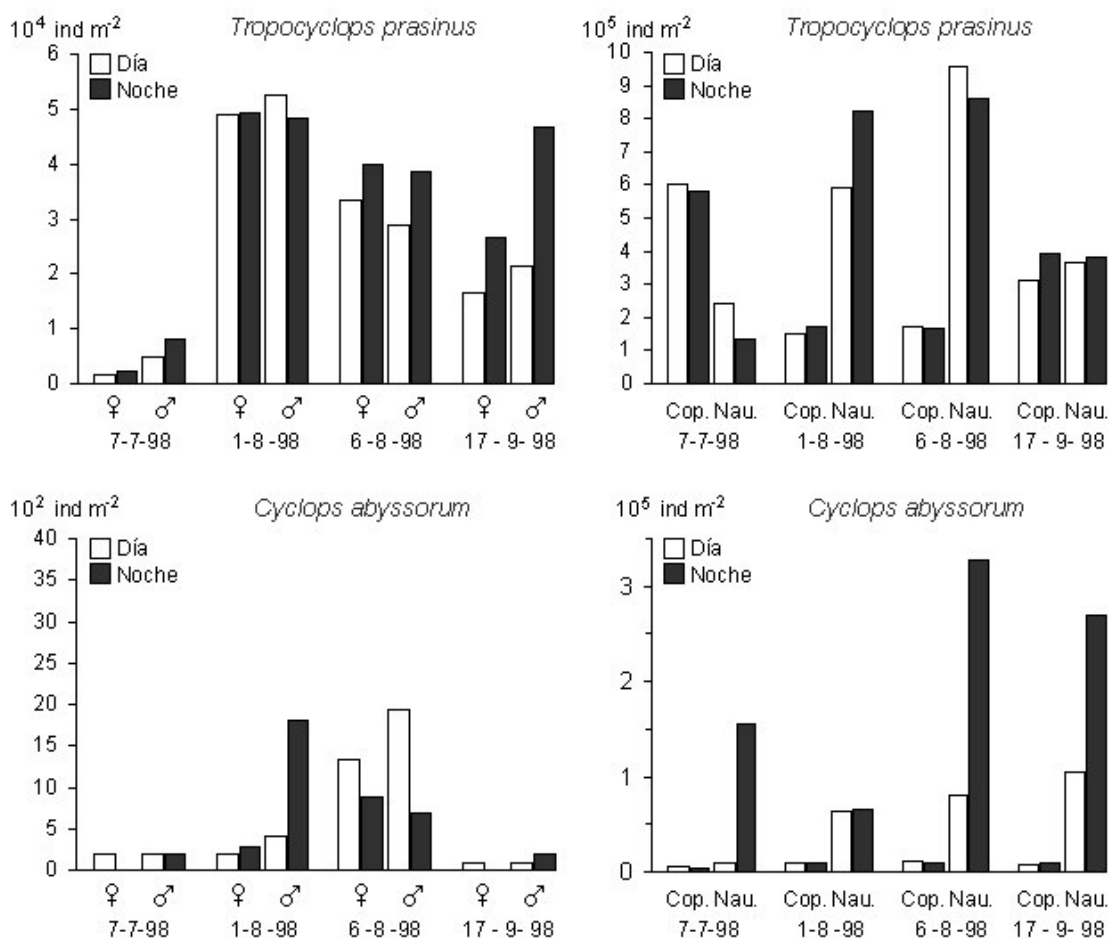


Figura 87. Individuos por  $m^2$  integrados del perfil vertical de las dos especies de copépodos indicando el número de hembras, machos, copepoditos y nauplios por el día y por la noche en las fechas de muestreo indicadas.

Dado que nuestro objetivo es estudiar el efecto del fenómeno blanco sobre las migraciones de los organismos y puesto que las características más marcadas que suceden en la laguna durante el fenómeno blanco son la falta de luz y la turbidez del agua, por ello se han calculado los coeficientes de extinción de la luz para las fechas de este estudio (Fig. 88). La medida de la extinción de la luz es fundamental para conocer los límites de la fotosíntesis (García-Gil & Camacho, 2001). En la figura 88 se observa que antes y después del fenómeno blanco hay un coeficiente alto de extinción a 12 m, éste es producido por los organismos fotosintéticos que absorben la luz, pero los días en los que hay fenómeno éste coeficiente se da un poco más arriba a unos 11 m indicándonos que los organismos fotosintéticos han realizado una migración ascendente.

Por otro lado, el coeficiente de extinción que se da en superficie el día del fenómeno blanco (1-Ag) es muy superior al resto de días y además la formación de los cristales hace que el coeficiente de extinción sea mayor en la superficie y produce oscilaciones.

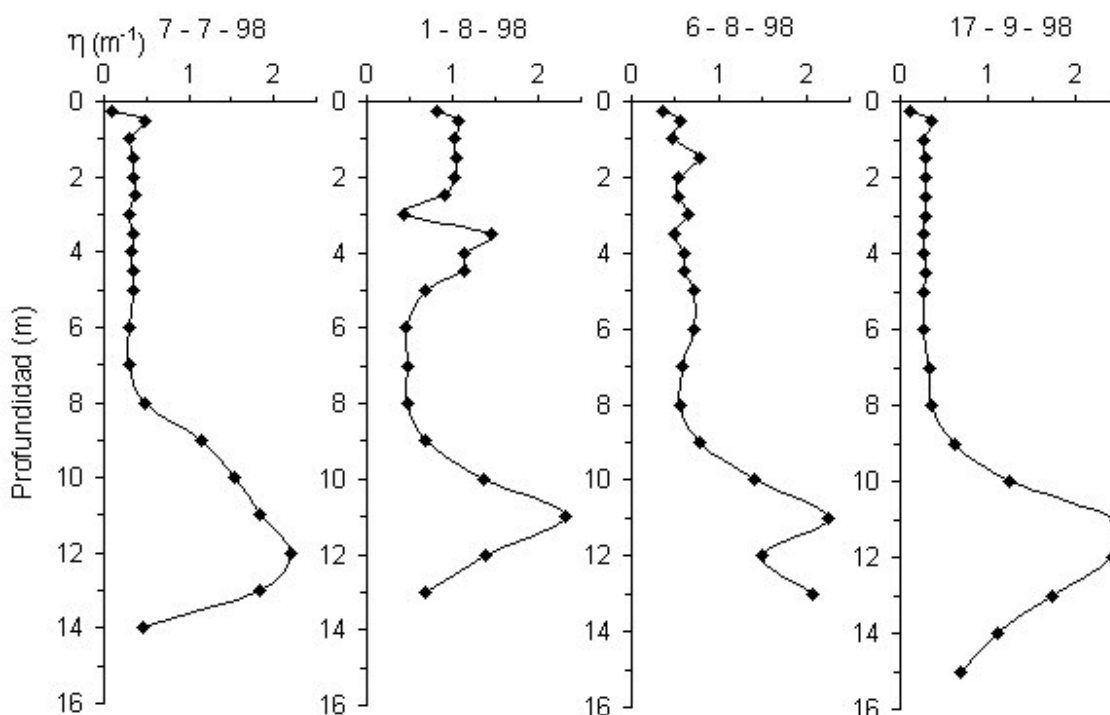


Figura 88. Coeficientes de extinción de la luz ( $\eta$ ), en las fechas indicadas.

Ringelberg (1995) y Dodson (1990) describieron una relación directa entre la amplitud de migración de *Daphnia* y el disco de Secchi, nosotros queríamos ver si se cumplía esta relación los días del fenómeno blanco. En la figura 89 se muestra la relación entre la amplitud de migración de cada especie y el disco de Secchi, hay una relación directa para ambas especies de cladóceros, conforme se incrementa la profundidad del disco de Secchi también se incrementa la amplitud de la migración. Pero con los copépodos no sucede lo mismo, en el caso de los adultos y copepoditos de *C. abyssorum* muestran una relación inversa, es decir realizan mayores migraciones conforme menor es el disco de Secchi. Los adultos de *T. prasinus* tienen una baja correlación y los copepoditos y nauplios algo mayor, pero en todos los casos mucho menor que los cladóceros. Los nauplios de ambas especies se han representado juntos.

También analizamos la relación entre la amplitud de migración y el coeficiente de extinción de la luz (Tabla 24) y observamos las mismas relaciones que obteníamos con el disco de Secchi, por este motivo no se han representado. Debido a que cada especie está situada a diferente profundidad, la luz que llega a la profundidad donde están situados es diferente, por ello calculamos el porcentaje de luz que llega a la PMR donde está cada especie y lo relacionamos con su amplitud de migración (Fig. 89), los cladóceros siguen mostrando una correlación alta, mientras que los adultos y copepoditos de *C. abyssorum* y los adultos de *T. prasinus* muestran una correlación muy baja y los copepoditos de *T. prasinus* y los nauplios de ambas especies tienen una relación algo mayor que los adultos pero también bastante baja. En general, los copépodos no muestran mucha relación entre la amplitud de migración y la profundidad del disco de Secchi, ni con la cantidad de luz que les llega, por el contrario los cladóceros muestran bastante relación en ambos casos.

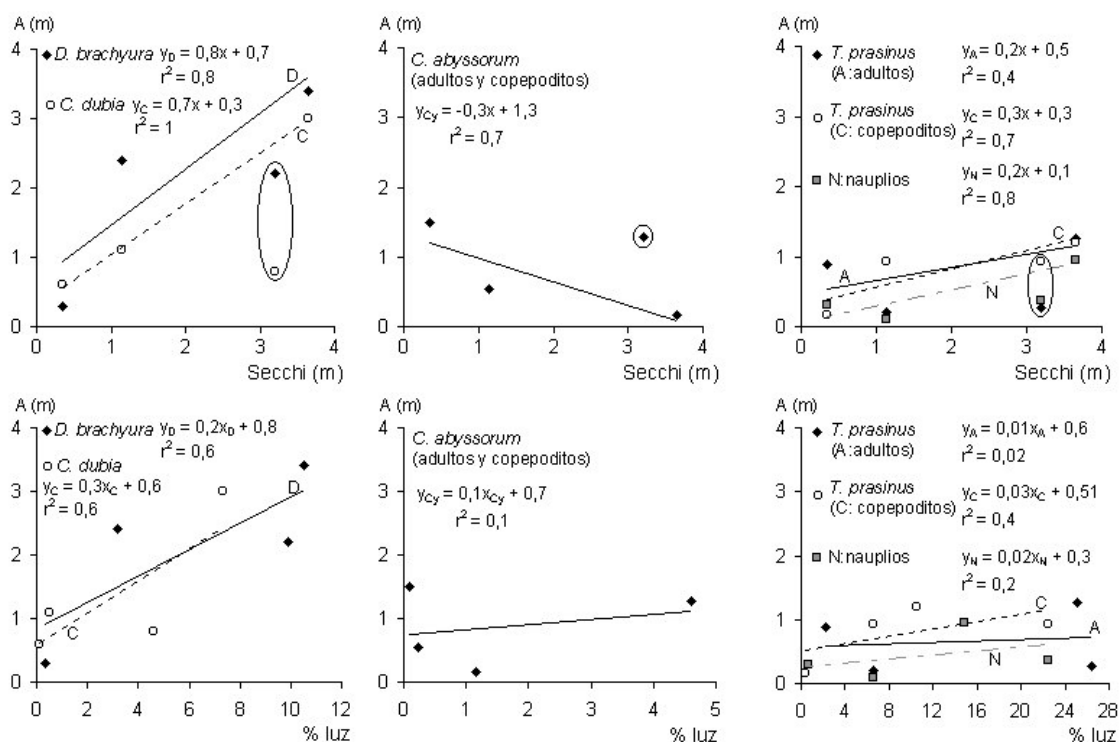


Figura 89. Relación entre la amplitud de migración (A) y el disco de Secchi (arriba) y la relación entre la amplitud de migración y el porcentaje de luz que llega hasta la profundidad media de residencia de cada especie (abajo). En la parte superior están rodeados los datos correspondientes a la fecha del 7/7/98, antes del fenómeno blanco, este dato no se ha tenido en cuenta en la regresión.



### V.1.2.2. TRAMPAS DE MIGRACIÓN VERTICAL

Para cada una de las cuatro fechas indicadas anteriormente se colocaron trampas para la observación de los desplazamientos del zooplancton. Se dispusieron varias trampas de migración vertical (ver métodos, Fig. 8), dos que recogían organismos que ascienden en el perfil vertical, dos que recogían los organismos que descienden y cuatro que estaban colocadas en posición horizontal para ver si los organismos realizaban migración horizontal, dos de ellas tenían el orificio de entrada en un sentido y las otras dos en sentido opuesto. Todas las trampas estaban colocadas a 4 m de profundidad en el centro de la laguna. Calculamos el porcentaje de individuos que había en las trampas con respecto al número de individuos que había en una columna de agua de un metro de altura (justo por encima o por debajo de la trampa) y del mismo grosor que la abertura de entrada de las trampas.

En las trampas se recogieron las dos especies de cladóceros que estaban presentes en la laguna, todos los estadios (nauplios, copepoditos y adultos) de *T. prasinus* pero de *C. abyssorum* solo se encontraron nauplios y también se recogieron quince especies de rotíferos, dado que en este trabajo nos hemos centrado en el estudio de los crustáceos no trataremos los datos referentes a los rotíferos pero se encuentran detallados en el Apéndice 14.

En la Tabla 25 se muestran los datos obtenidos para las medias de los organismos recogidos en las trampas, en general se encontraron más organismos en las trampas de bajada que en las de subida y las horizontales. Dado que las trampas estuvieron colocadas desde la tarde (15 h solares) hasta medianoche (22 h solares) es de esperar que los organismos muestren un patrón similar al que sucedía en las muestras del perfil vertical nocturno, pero por el contrario esto no ha sido así. Para tener alguna referencia de estos números respecto a la densidad de individuos en el plancton y su posible entrada en las trampas se calculó el porcentaje de organismos que entran en las trampas respecto a los organismos que había en la columna superior e inferior a la trampa (Tabla 26) en un metro de alto por encima y por debajo de la trampa y del mismo grosor que la abertura de la trampa (el cálculo de los organismos que corresponderían a un metro por encima o por debajo de la trampa se ha derivado de la media de los cuatro metros superiores o inferiores). *D. brachyura* mostraba un patrón normal de migración,

ascendiendo por la noche, en cambio en las trampas de migración vertical hemos encontrado mayor número de organismos en las trampas de bajada que en las de subida, esta especie fue encontrada en las trampas horizontales lo que nos indica que puede haber un desplazamiento desde las orillas de la laguna. El mayor número de organismos en las trampas de subida fue antes de que ocurriera el fenómeno blanco, mientras que en las trampas de bajada encontramos el mayor número de organismos el día en que sucedió el fenómeno blanco. Durante el resto del día los organismos debían descender y además muchos de ellos no debían estar en condiciones buenas debido a los cristales y probablemente se dirigían hacia abajo. El segundo día del fenómeno se recogieron muy pocos individuos, hay menos densidad y también probablemente poca actividad. En septiembre hay muy poca densidad. Así para *D. brachyura* encontramos que los porcentajes en las trampas de subida son siempre muy bajos, especialmente el día del fenómeno y también en septiembre mientras que los porcentajes en las trampas de bajada son algo mayores.

*C. dubia* presenta mayor número de organismos en las trampas de bajada que en las de subida y no encontramos ningún organismo en las trampas horizontales, los días del fenómeno son los días en que encontramos un mayor número de individuos. En *C. dubia* la densidad era muy baja y aunque muy pocos individuos eran capturados en las trampas los porcentajes han resultado muy altos, indicando que los individuos capturados en las trampas de bajada debían haber hecho recorridos bastantes largos de más de un metro.

En cuanto a los copépodos el número de individuos capturados en las trampas es también siempre superior en las trampas de bajada que en las de subida (Tabla 25), para todos los estadios de desarrollo de *T. prasinus*, en ninguna fecha se capturaron hembras en las trampas de subida, mientras que en las de bajada el número de individuos que entraron en las trampas es mucho mayor cuando en la laguna se estaba produciendo el fenómeno blanco que antes y después de que ocurriera éste. Se encontraron también individuos de todos los estadios en las trampas horizontales. Con respecto a los machos de esta especie se encontraron unos pocos individuos en las trampas de subida, mientras que en las trampas de bajada se presentan los mismos resultados que para las hembras, el número de individuos es mucho mayor cuando la laguna presenta el fenómeno blanco, se encontraron individuos en las trampas horizontales en todas las fechas, pero en mayor número durante el fenómeno blanco. Los copepoditos son los que mayor

abundancia han presentado en las trampas, en las de subida hay mayor número de individuos antes de producirse el fenómeno blanco que en las fechas posteriores, en las trampas de bajada antes de producirse el fenómeno encontramos un número bastante elevado de individuos, el día del fenómeno disminuye, y después vuelve a incrementarse nuevamente, en las trampas horizontales encontramos un efecto diferente al de los adultos el mayor número lo encontramos antes de producirse el fenómeno blanco mientras que durante el fenómeno encontramos los números más bajos y después del fenómeno vuelve a aumentar el número de individuos. Con respecto al porcentaje de individuos que entran en las trampas respecto del total de los que hay en la columna de agua (Tabla 26) en las trampas de bajada son más bajos los dos primeros días y más altos en los otros dos días, en cambio para los copepoditos el porcentaje se ha ido incrementando a lo largo de las fechas muestreadas. En las trampas de subida los porcentajes son muy bajos siendo los copepoditos los que presentan un mayor número antes del fenómeno blanco. En las trampas horizontales el mayor porcentaje se observa el día del fenómeno blanco para los machos y copepoditos. Los nauplios se encuentran en todas las fechas en las trampas de subida, siendo después del fenómeno blanco cuando presentan un mayor número, en las trampas de bajada sin embargo se encuentran más antes del fenómeno blanco, al igual que los copepoditos antes del fenómeno también se encuentran más en las trampas horizontales y los porcentajes son siempre muy bajos y presentan un valor casi igual antes y después del fenómeno mientras que durante el fenómeno el porcentaje es menor de uno.

En cuanto a *C. abyssorum* solo se encontraron en las trampas nauplios y en números muy bajos tanto en las de subida como en las de bajada siendo siempre mayor el número en las de bajada que en las de subida, en ambos casos no se encontraron individuos el día del fenómeno y el mayor número de individuos se encontró en septiembre. En las trampas horizontales no se encontraron individuos. Los porcentajes resultaron o muy bajos o del orden del 20 %.

Posteriormente en el laboratorio se construyó un modelo a menor escala de las trampas dentro de un acuario y se observó que durante un periodo de 24 h había un balance claramente positivo con muchos más organismos (copepoditos y nauplios de *T. prasinus* y *D. brachyura*) en las trampas de bajada que en las de subida.

Tabla 25. Media de los individuos capturados en las trampas  $\pm$  la desviación típica.

	<i>Diaphanosoma brachyura</i>			<i>Ceriodaphnia dubia</i>		
	Subida	Bajada	Horizontal	Subida	Bajada	Horizontal
07/07/98	19.0 $\pm$ 0.0	34.0 $\pm$ 7.1	8.3 $\pm$ 5.0	0.5 $\pm$ 0.7	1.5 $\pm$ 0.7	0
01/08/98	4.5 $\pm$ 2.1	44.5 $\pm$ 4.9	1.3 $\pm$ 1.3	0	4.0 $\pm$ 1.4	0
06/08/98	1.0 $\pm$ 0.0	0.5 $\pm$ 0.7	0.5 $\pm$ 0.6	0.5 $\pm$ 0.7	4.0 $\pm$ 0.0	0
17/09/98	2.0 $\pm$ 2.8	6.0 $\pm$ 1.4	0	1.0 $\pm$ 1.4	2.0 $\pm$ 1.4	0

	<i>Tropocyclops prasinus</i>					
	♀♀			♂♂		
	Subida	Bajada	Horizontal	Subida	Bajada	Horizontal
07/07/98	0	0.5 $\pm$ 0.7	0	0	0.5 $\pm$ 0.7	0.3 + 0.5
01/08/98	0	10.0 $\pm$ 0.0	0.3 $\pm$ 0.5	0.5 $\pm$ 0.7	16.0 $\pm$ 7.1	1.5 $\pm$ 1.3
06/08/98	0	41.5 $\pm$ 21.9	1.0 $\pm$ 0.8	0	27.0 $\pm$ 12.7	1.3 $\pm$ 1.0
17/09/98	0	12.5 $\pm$ 6.4	0.5 $\pm$ 1.0	0.5 $\pm$ 0.7	9.0 $\pm$ 2.8	1.0 $\pm$ 0.8

	Copepoditos			Nauplios		
	Subida	Bajada	Horizontal	Subida	Bajada	Horizontal
07/07/98	14.0 $\pm$ 0.0	241.0 $\pm$ 10.6	16.0 $\pm$ 11.6	1.5 $\pm$ 0.7	15.0 $\pm$ 5.7	1.3 + 1.3
01/08/98	4.0 $\pm$ 2.8	94.0 $\pm$ 1.4	5.3 $\pm$ 2.1	1.5 $\pm$ 0.7	4.0 $\pm$ 0.0	0.5 $\pm$ 1.0
06/08/98	4.5 $\pm$ 3.5	198.5 $\pm$ 51.6	4.8 $\pm$ 1.7	5.0 $\pm$ 2.8	8.5 $\pm$ 4.9	0
17/09/98	1.0 $\pm$ 0.0	309.5 $\pm$ 44.5	10.0 $\pm$ 5.5	4.0 $\pm$ 2.8	4.0 $\pm$ 0.0	0.5 $\pm$ 0.6

	<i>Cyclops abyssorum</i> Nauplios		
	Subida	Bajada	Horizontal
07/07/98	1.0 $\pm$ 1.4	1.5 $\pm$ 2.1	0
01/08/98	0	0	0
06/08/98	1.0 $\pm$ 1.4	5.0 $\pm$ 4.2	0
17/09/98	3.0 $\pm$ 4.2	9.0 $\pm$ 2.8	0

Tabla 26. Porcentaje de los individuos capturados en las trampas respecto a los que hay en una columna de agua del mismo ancho que la trampa y de 1 m de alto (por encima y por debajo de la trampa). S: Subida, B: Bajada, H: Horizontal.

	07/07/98			01/08/98			06/08/98			17/09/98		
	S	B	H	S	B	H	S	B	H	S	B	H
<i>D. brachyura</i>	1	9	1	1	22	0.5	0.1	0.2	0.1	0.3	53	0
<i>C. dubia</i>	22	0	0	0	133	0	2	177	0	17	265	0
<i>C. abyssorum</i> (Nauplios)	27	20	0	0	0	0	1	18	0	1	25	0
<i>T. prasinus</i> (♀)	0	13	0	0	6	0.4	0	47	1	0	39	1
<i>T. prasinus</i> (♂)	0	5	1	1	15	2	0	53	1	1	46	2
<i>T. prasinus</i> (Copepoditos)	3	18	1	2	40	3	2	57	1	0.2	258	2
<i>T. prasinus</i> (Nauplios)	0.4	3	0.2	0.2	0.4	0.1	0.3	0.5	0	1	3	0.1

### V. 1.3. DISCUSIÓN

En nuestro estudio los cladóceros realizan una típica migración normal, ascendiendo por la noche a capas más superficiales y permaneciendo por el día en capas más profundas. Este ascenso nocturno ha sido interpretado por varios autores como una subida para alimentarse en las capas superficiales más ricas en alimento (Haney, 1993), pero esta interpretación no es válida para este estudio dado que las capas profundas son claramente más ricas en fitoplancton que las superficiales en las fechas de este estudio, en pleno verano (Miracle *et al.*, 1998). Hay algunos lagos, que como el nuestro, tienen máximos de clorofila en capas profundas, especialmente en los meses de verano (Fee, 1976; Tilzer & Schartz, 1976; Williamson *et al.*, 1996; Miracle *et al.*, 1998; Camacho *et al.*, 2003b), estos estratos profundos son atribuidos a una mayor disponibilidad de nutrientes (Tilzer & Schartz, 1976; Camacho *et al.*, 2003a), incluso la fijación del carbono en estas capas profundas justo donde se da la interfase óxico-anóxica se ha visto que puede ser la fuente mayoritaria de carbono para el zooplancton de la zona aerobia (Camacho *et al.*, 2001) que pueden desplazarse o alimentarse en ella. Algunos autores encontraron en algunos lagos que estos estratos profundos están dominados por cianobacterias filamentosas o alimento de baja calidad (Kasprzak *et al.*, 2000) pero esto no es general, de manera que muchos otros autores por ejemplo Williamson y colaboradores (1996) han demostrado que la disponibilidad de alimento en las capas profundas es mucho mejor que en las capas superficiales. En nuestra laguna no encontramos cianobacterias filamentosas en las capas profundas y las algas encontradas en capas profundas pueden ser un buen alimento para los cladóceros (M<sup>a</sup> Dolores Sendra, comunicación personal). Entonces si tienen el alimento disponible en las capas profundas, ¿ por qué realizan una migración nocturna hacia la superficie ?. Una de las hipótesis que se han barajado es la que propone que así pueden conseguir una mayor eficiencia y un desarrollo más rápido, ya que las capas superficiales son más cálidas y este incremento de temperatura podría ser beneficioso. En un estudio realizado sobre alevines de peces (Wurtsbaugh & Neverman, 1988) observaron una migración nocturna hacia las capas más cálidas después de haberse alimentado de presas bentónicas, este ascenso facilitaba la digestión, permitiendo hasta un crecimiento tres veces mayor en el mismo tiempo que si permanecían en las capas frías del hipolimnion. También hay varios trabajos sobre *Daphnia* que relacionan un incremento en la tasa de filtración con un incremento de la temperatura (Haney & Hall, 1975; Orcutt & Potter, 1983; Beisner *et*

al., 1997) y otros estudios relacionan cambios en la temperatura con la producción de huevos en rotíferos (Morales-Baquero *et al.*, 1995). Por otro lado hay que tener en cuenta que la mayoría de los organismos escapan de una luz muy intensa, y probablemente más los que tienen menos pigmento, como es el caso de los cladóceros. En *Daphnia* se ha observado que la luz influye en la velocidad de los movimientos, retardándolos y horizontalizando las trayectorias (Margalef, 1983). Si la luz aumenta, el zooplancton nada hacia abajo, y si la luz decrece nadan hacia la superficie. La migración se detiene cuando los cambios de luz son más lentos que el tiempo de adaptación del ojo (Ringelberg *et al.*, 1967). Para los cladóceros un ritmo de actividad que condiciona un desplazamiento vertical debe resultar ventajoso, así si están menos activas de día más bien se van hundiendo permaneciendo a mayor profundidad y evitan la depredación de los peces y por la noche al aumentar su actividad ascienden, de modo que así pueden favorecer su desarrollo al volver a estas capas más superficiales y cálidas. En la laguna de La Cruz cuando sucede el fenómeno blanco observamos que los cladóceros se sitúan a una PMR menor y después de este evento vuelven a situarse a una profundidad mayor esto está de acuerdo con los resultados encontrados por Miracle *et al.*, (1998) en el que observaban que las poblaciones fitoplanctónicas situadas en las capas profundas ascendían cuando se producía el fenómeno blanco y después volvían a situarse en la misma profundidad que antes del fenómeno blanco, este ascenso de las poblaciones fitoplanctónicas es debido principalmente a la disminución de luz que ocurre en la laguna durante este evento. Esto también puede observarse en la Fig. 88, donde el coeficiente de extinción de la luz en las capas profundas debido a la absorción de la luz por los organismos fotosintéticos se sitúa a menor profundidad los días del fenómeno blanco. Al zooplancton pues le interesa seguir los movimientos del fitoplancton, es decir de su recurso alimenticio.

Tanto por el día como por la noche la PMR de *C. dubia* es mayor que la de *D. brachyura* y la amplitud de la migración es mayor para *D. brachyura* que para *C. dubia*, siendo ésta mucho menor para ambas especies el día del fenómeno blanco. La amplitud de la migración puede estar influenciada por la transparencia del agua (Margalef, 1983; Ringelberg, 1995) y por las condiciones de comida (Haney, 1993; Lampert & Sommer, 1997). En nuestro caso y debido al fenómeno blanco que produce turbidez en el agua y disminuye la cantidad de luz que llega a la profundidad donde están situados los organismos, se ha podido observar una clara relación directa entre la amplitud de

migración y la profundidad del disco de Secchi, conforme aumenta la transparencia del agua mayor es la amplitud de migración.

En cuanto a los patrones de migración observados en las dos especies de copépodos, encontramos tanto migración normal como inversa y dentro de una misma especie encontramos diferencias en la migración de un estadio de desarrollo a otro. Los adultos y copepoditos de *C. abyssorum* muestran un patrón de migración inverso, más pronunciado el día del fenómeno blanco, este patrón inverso puede ser explicado como consecuencia de dos estrategias para huir de la depredación de los *Chaoborus*: (1) bajan cuando los *Chaoborus* suben, ya que éstos realizan migración normal, esto ha sido observado en diferentes especies de copépodos (Ohman *et al.*, 1983; Neill, 1990) y (2) los organismos se concentran en una profundidad (Fig. 83) lo que confunde al *Chaoborus* y evita que sean depredados. Esta estrategia de agrupación de los organismos también ha sido observada en *Daphnia* para evitar la depredación por *Chaoborus* (Kvam & Kleiven, 1995). Lampert (1993) defiende la hipótesis de que el patrón de migración inversa es una estrategia de huida de los grandes invertebrados depredadores que realizan migración normal. En contraposición los nauplios de esta especie presentan un patrón de migración normal, excepto el día del fenómeno blanco que presentan migración inversa como la de los copepoditos siendo su profundidad de residencia menor y con poca diferencia entre el día y la noche (Tabla 24). El fenómeno blanco afecta pues su distribución siendo más errática y en general se sitúan a una profundidad menor que los adultos y copepoditos ya que necesitan condiciones más aeróbicas. Tanto los adultos como los copepoditos de *T. prasinus* presentan un mismo patrón de migración en las diferentes fechas dándose primero un patrón inverso y después del fenómeno un patrón normal, y los nauplios de esta especie presentan los mismos patrones que los adultos y los copepoditos cuando no hay fenómeno blanco, pero de nuevo cuando se da el fenómeno blanco presentan un patrón inverso con poca diferencia entre las profundidades medias de residencia, al igual que ocurría con los nauplios de *C. abyssorum*.

De todos modos en los diferentes estadios de *T. prasinus* siempre se observa de noche un mayor número de individuos en la superficie, por lo que ha debido haber también un movimiento ascensional, en otras horas del día y probablemente los movimientos pueden tener diferente amplitud e iniciarse a diferentes horas del día según las profundidades en donde están los individuos. La PMR de *T. prasinus* es mucho

menor que la de *C. abyssorum* tanto de día como de noche y la amplitud de la migración es generalmente mayor para *C. abyssorum* al igual que sucedía con los cladóceros, ya que los organismos de mayor tamaño realizan migraciones más amplias (Margalef, 1983; Taleb *et al.*, 1993), siendo los copepoditos y los adultos de *C. abyssorum*, al contrario que los cladóceros, los que mostraron una mayor amplitud de migración el día del fenómeno. Todos los estadios de *T. prasinus* mostraron en septiembre, cuando la termoclina se sitúa a mayor profundidad (Fig. 32), al igual que las dos especies de cladóceros su máxima amplitud de migración, mientras que todos los estadios de *C. abyssorum* mostraron en esta época la menor amplitud de migración. En los copépodos a diferencia de los cladóceros hay poca relación entre la amplitud de migración y la cantidad de luz que llega a la profundidad donde están situados, *C. abyssorum* se encuentra siempre situado en capas profundas donde la luz que llega a estas capas es muy baja, por lo que está poco influenciado por este factor, por el contrario *T. prasinus* que se sitúa en capas más superficiales muestra una cierta relación aunque muy baja entre la amplitud de migración y el porcentaje de luz que le llega.

El número de organismos capturados por la noche es generalmente mayor al número de organismos capturados por el día, siendo cierto para la mayoría de las especies estudiadas. Esto podría ser explicado como una huida de los organismos al visualizar las botellas hidrográficas, por esto por la noche el número de capturas es mayor, y durante el fenómeno blanco no había tanta diferencia entre noche y día ya que la precipitación de carbonato cálcico produce una drástica disminución de la luz que entra en la laguna. Todas las especies están situadas a una profundidad menor que *C. abyssorum* por esto la diferencia entre las capturas diurnas y nocturnas de esta especie es muy inferior a las del resto de especies, dado que éste se sitúa en las capas más profundas a las cuales les llega muy poca luz. A pesar de lo dicho, este efecto no sería suficiente para explicar la variabilidad en individuos juveniles de poca movilidad, es decir con poca capacidad para escaparse y que son los que forman la mayor parte de las poblaciones. Las diferencias día-noche en los nauplios también se podrían deber a que los huevos se desarrollan más rápidamente en las capas cálidas y oxigenadas y por ello es posible que se favorezca la eclosión de los mismos en estas capas cuando las hembras realizan movimientos ascensionales. Otra interpretación posible para explicar estas diferencias de densidad entre el día y la noche podría ser debida a una migración horizontal desde las orillas hacia el centro de la laguna debido a diferencias térmicas en



la superficie del agua, esta hipótesis fue planteada por Hamza y colaboradores (1993), ellos encontraron incrementos del biovolumen del zooplancton en las capas superiores que no correspondían con el descenso de éste en capas inferiores, y además una mayor densidad de organismos en el litoral por el día que por la noche (unas 6.5 veces superior) para poder explicar esto ellos plantearon una migración horizontal debida a las condiciones del agua. Es decir, hay una diferencia entre la superficie del agua en la zona litoral y la zona pelágica como consecuencia de un gradiente térmico, basado en el hecho de que las masas de agua mantienen la temperatura, por lo tanto por la noche la temperatura del aire y de las masas de tierra circundantes será inferior a la del agua, por ello las zonas litorales con menos masa de agua y en contacto con la tierra tendrán un descenso mayor de temperatura comparado con la zona central de la laguna, este gradiente térmico origina corrientes desde la orilla hacia abajo y luego hacia el centro que transporta al zooplancton pasivamente. En nuestro caso como hemos visto cuando sucede el fenómeno blanco hay un descenso de las poblaciones planctónicas en el centro y un incremento de éstas en la zona litoral por el día (Figs. 57 y 60), es posible que las poblaciones planctónicas situadas más arriba por el movimiento ascensional nocturno sean desplazadas hacia la orilla en parte pasivamente y luego se queden allí por encontrar más alimento y por la noche sean transportadas hacia el centro por las corrientes originadas en las orillas debido al gradiente térmico antes explicado. El hecho de encontrar organismos en las trampas de migración colocadas horizontalmente puede confirmar la hipótesis anterior.

Tal y como dicen Lampert & Sommer (1997) el estudio de la distribución de la población por el día y por la noche puede llevar a falsas interpretaciones sobre el comportamiento individual, las diferencias día-noche de la PMR o de la media de la población nos da una medida de la amplitud de la migración, pero esta medida sería válida si todos los organismos se movieran sincrónicamente, pero esto no es así, es posible que haya siempre individuos nadando hacia arriba, mientras que otros se muevan hacia abajo, nosotros solo medimos el efecto conjunto de la población y sobrestimamos o subestimamos la actividad nadadora individual. Esta podría ser la explicación por la cual aunque observamos un patrón de migración normal en la mayoría de los organismos planctónicos, encontramos más individuos en las trampas de migración de bajada que en las de subida. También podría ser explicado por un descenso pasivo de los organismos, cuando los organismos descansan ralentizan sus

movimientos filtradores y también los natatorios lo cual provoca una caída pasiva, este comportamiento es bioenergéticamente muy positivo porque no implica un gasto de energía para descender, y el coste de la natación es elevado (Epp & Lewis, 1984). Este comportamiento ha sido descrito tanto en cladóceros (Dawidowicz & Loose, 1992) como en rotíferos (Armengol & Miracle, 2000). Sin embargo se ha descrito que algunos organismos evitan la entrada en las trampas de bajada, porque el contacto con las paredes de la trampa los estimula a nadar hacia arriba, como estrategia para evitar el fondo de las cubetas lacustres evitando así la trampa, como describen Harding y colaboradores (1986) en un estudio sobre copépodos en los que utilizaron trampas similares a las nuestras y Armengol & Miracle, 2000 en un estudio sobre rotíferos. Sin embargo se podría pensar que en el caso de las especies que habitaban el lago en aquel momento tuvieran un comportamiento que facilitara la entrada en el embudo con la abertura hacia arriba y que el mayor número de organismos, sobretodo de *D. brachyura*, en las trampas hacia abajo se deba más al comportamiento concreto de estas especies al contacto con las trampas que a los movimientos ascensionales esperados en la columna de agua libre. En el laboratorio se observó que los individuos de *D. brachyura* se quedaban inmóviles durante un cierto tiempo al chocar de frente con un objeto, esto haría que los organismos cayeran por gravedad y de este modo entrarían en las trampas de bajada y no en las de subida.

## V.2. LAGUNA DE EL TOBAR

### V.2.1. CARACTERIZACIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO

El lago del Tobar está situado en la parte norte de la serranía de Cuenca a 1250 m de altitud, muy cerca del límite con la provincia de Guadalajara (UTM 30 TWK 806888). Es de origen cárstico y presenta dos cubetas principales que en conjunto abarcan un área superficial de aproximadamente 67 ha. La cubeta más grande se extiende en dirección este-oeste, es una cubeta holomíctica con una profundidad máxima de 12.8 m, presenta unos manantiales en la orilla este y tiene una salida regulada por una compuerta en la orilla oeste; cercana a ésta en la parte sudoeste está la desembocadura de un canal que a través de un túnel en la montaña trae agua del río Cuervo del embalse de la Tosca, río situado en otro valle (Fig. 90). La cubeta menor está situada más o menos en el centro y al norte marginalmente a la cubeta grande, presenta una forma casi circular con un diámetro medio de unos 300 m, ocupa un área de aproximadamente 10 ha y tiene una profundidad máxima de 19.5 m. Esta cubeta más pequeña se debe a un hundimiento adicional en la cubeta principal causado por disolución de un estrato de rocas salinas (estratos del *Keuper*) subyacentes a la roca caliza de esta zona; esta cubeta presenta además sus orillas norte y este protegidas de la acción del viento por acantilados verticales de unos 60 m, es por esto que está sujeta a una meromixis crenogénica. La estructura vertical de la cubeta meromíctica del lago de El Tobar está marcada por una capa de agua salada estable desde 12 m hasta el fondo. El monimolimnion es anóxico, presenta una conductividad entre 150 y 200 mS/cm y tiene una temperatura prácticamente constante alrededor de 13.5 °C, y se separa claramente durante todo el año del mixolimnion (ver Vicente *et al.*, 1993) que en este lago tiene carácter oligotrófico y sus aguas son dulces y oxigenadas hasta la interfase con el monimolimnion, a 12 m de profundidad.

Las muestras fueron tomadas en el centro de la cubeta menor, la cual por su situación (Fig. 90) está relativamente aislada del resto del lago, y del flujo de agua que circula de este a oeste a lo largo de la cubeta principal.

Las principales características limnológicas de este lago han sido descritas en diversos trabajos previos, Vicente *et al.* (1993) estudiaron sus características morfométricas y físico-químicas, el zooplancton y fitoplancton también fueron descritos

en esta misma época (Miracle *et al.*, 1993). Con posterioridad fueron estudiados sus macrófitos (Cirujano, 1995), entre los que destaca la importante formación de nenúfares situada en la zona oeste, cerca de la salida del agua. Además, existen varios estudios sobre las poblaciones bacterianas (García-Gil *et al.*, 1999; Camacho *et al.*, 2002). Coetáneos a este estudio se realizaron trabajos sobre la estructura genética de las poblaciones de *Daphnia* (King & Miracle, 1995; King *et al.* 1995).

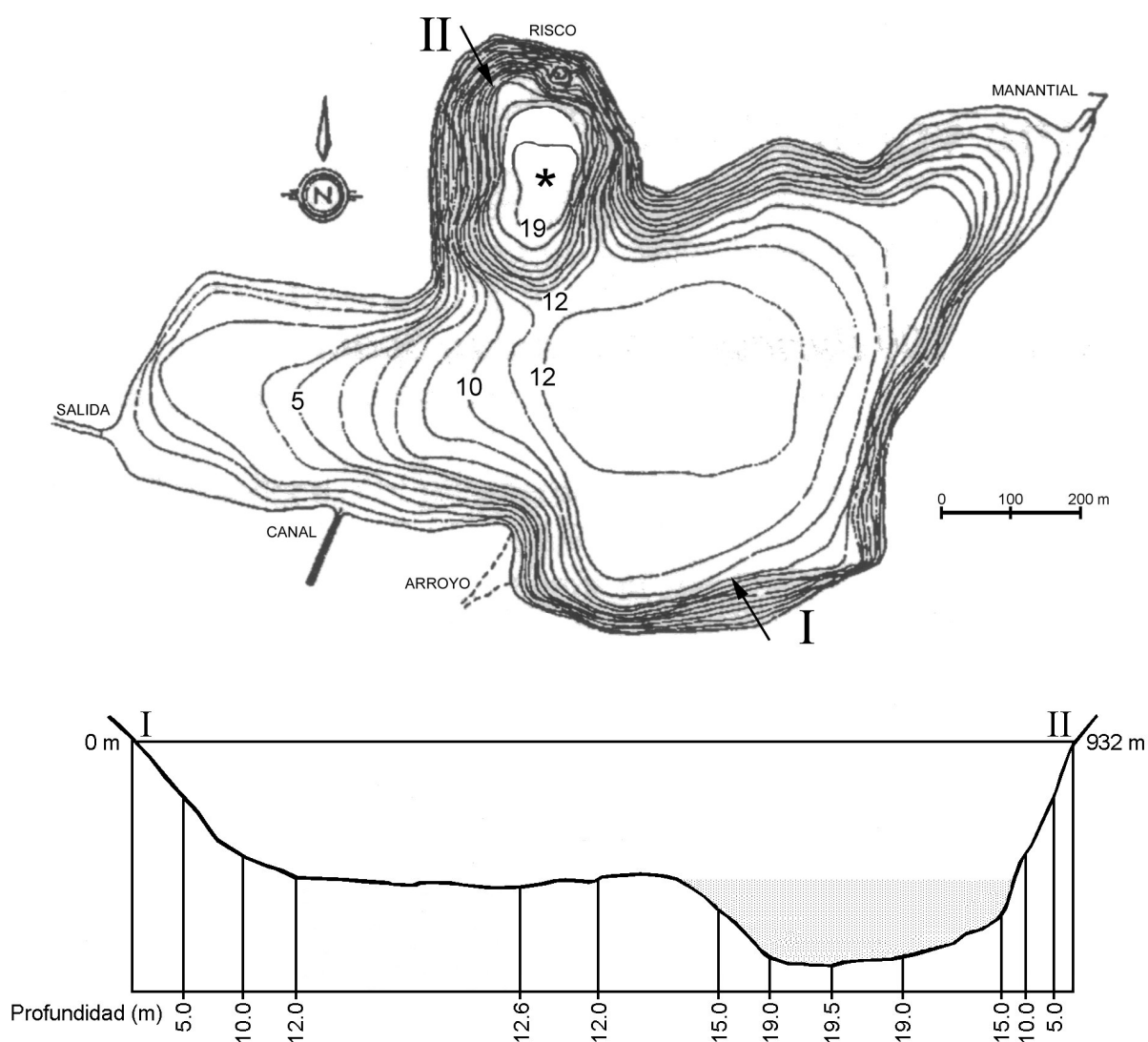


Figura 90. Mapa batimétrico del lago de EL Tobar. El punto de muestreo localizado en el centro de la cubeta meromítica (19.5 m) está indicado por \*, ésta se encuentra en el lado norte de la cubeta principal (profundidad máxima 12.8 m). El perfil del transecto I-II se indica en la parte inferior. El monimolimnion de la cubeta meromítica ha sido sombreado. Datos de Vicente *et al.*, 1993.

## V.2.2. MUESTREO

Como se indica previamente todas las muestras se tomaron en el centro de la cubeta meromítica (Fig. 90), en la zona de profundidad máxima, para mantener la estabilidad de la barca durante la toma de muestras, ésta se mantenía atada a un cable que permanecía amarrado a las orillas y tenso sobre la superficie del agua de la misma manera que en la laguna de La Cruz. En el perfil vertical las muestras de zooplancton se tomaron a intervalos de un metro, empezando los muestreos sobre las 12 h (hora solar) durante el día y sobre las 24 h (hora solar) durante la noche e invirtiendo un tiempo aproximado de media hora en el muestreo completo. Del 21 al 23 de septiembre de 1991 se tomaron muestras de cuatro perfiles verticales, dos al mediodía en diferentes días (22 y 23), otro durante la medianoche (día 22) y otro antes de atardecer (17 h, día 21). En estas fechas todas las muestras de zooplancton fueron tomadas con una botella Van-Dorn doble (capacidad 5.4 l, ver métodos, Fig. 3) y filtradas *in situ* con una malla de nytal de 35  $\mu\text{m}$ . En noviembre de 1991 (día 19) y abril de 1992 (día 22) cuando las densidades de crustáceos eran bajas, las muestras fueron tomadas con una trampa de Patalas de 25 l de capacidad, (ver métodos Fig. 5) y filtradas con una malla de nytal de 100  $\mu\text{m}$ , pero esta malla no recoge de manera eficiente ni los nauplios ni los rotíferos más pequeños. En abril, se tomaron muestras adicionales con botellas Van Dorn, aunque solo durante el día. Las condiciones climáticas de los dos días de septiembre fueron muy diferentes, el día 22 estuvo nublado y hubo una débil tormenta por la noche mientras que el día 23 fue soleado y calmado. El resto de muestreos fueron en días soleados y con poco viento. Se hicieron perfiles de temperatura, conductividad y oxígeno *in situ* a intervalos de 0.5 m y de 0.1 m en la zona de gradiente con los sensores descritos en la metodología en todas las fechas mencionadas y aproximadamente a las mismas horas.

## V. 2.3. RESULTADOS

### V.2.3.1. FACTORES FÍSICO-QUÍMICOS

Los perfiles verticales de temperatura, oxígeno y conductividad no mostraron diferencias importantes durante las horas del día por lo que se han representado solamente los perfiles diurnos para cada una de las fechas en las que se estudio la

migración vertical del zooplancton (Fig. 91). El perfil vertical de conductividad fue bastante constante a lo largo del estudio por lo que solo se ha representado la conductividad del mes de septiembre, el mixolimnion presenta valores alrededor de  $0.6 \text{ mS cm}^{-1}$  aunque en su parte final entre 10 y 12 m se produce un incremento de conductividad, hasta unos  $2 \text{ mS cm}^{-1}$ . Luego la capa superior del monimolimnion, principalmente entre los 12 y 14 m continua el marcado gradiente de conductividad alcanzándose valores de casi  $200 \text{ mS cm}^{-1}$ , que a partir de estos 14 m de profundidad se mantienen más o menos constantes hasta el fondo de la cubeta. En septiembre observamos una incipiente termoclina diurna a 3 m de profundidad, estando la verdadera estratificación de las aguas a 10 m, donde hay una capa más cálida sobre los 10-11 m justo encima de la capa salada, donde se inicia el gradiente de conductividad; en noviembre la temperatura del mixolimnion es menor y prácticamente constante hasta los 11 m a partir de aquí comienza a incrementarse y en abril la temperatura va descendiendo hasta alcanzar los 11 m y a partir de aquí también se incrementa. En el monimolimnion, a partir de unos 15 m, la temperatura es prácticamente constante ( $13 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ) en profundidad y a lo largo del ciclo anual. Se da claramente una inversión de temperatura muy marcada en los periodos fríos. La profundidad de extinción del oxígeno está alrededor de los 12 m en las tres fechas. En septiembre en superficie tenemos más del 100 % de saturación de oxígeno, a los 3 m se inicia un máximo de oxígeno que se distribuye ampliamente por las profundidades superiores del gradiente térmico y a partir de los antes mencionados 10 m de profundidad comienza a disminuir drásticamente pero al llegar a 11.8 m se da un agudo pico de oxígeno, justo antes de su extinción. En noviembre el porcentaje de saturación del oxígeno se encuentra un poco por debajo del 100 % y se mantiene prácticamente constante hasta los 11 m y a partir de aquí comienza a disminuir hasta llegar a la extinción de éste a los 12 m. En abril tenemos en superficie hasta los 10 m, el 100 % de saturación del oxígeno y a partir de esta profundidad va disminuyendo poco a poco hasta los 10.7 m a partir de aquí se incrementa dando un pico principal de concentración de oxígeno (117 %) seguido de una drástica disminución a los 11.2 m con un pico secundario a casi los 12 m, luego continua disminuyendo hasta extinguirse a los 12.7 m.

La clorofila es otra de las variables aquí analizadas, en la columna de agua encontramos un máximo (Fig. 92) localizado justo por encima de los 12 m de profundidad, el cual se encontró asociado con los picos de oxígeno (excepto en noviembre que en gran parte pudiera ser clorofila detrítica o de células sedimentadas no

activas), estos máximos de clorofila son debidos principalmente a varias especies de fitoplancton como *Clamydomonas* sp. *Synechococcus* sp. y *Gloeocapsa* sp que se concentran en esta profundidad alcanzando densidades muy elevadas (Miracle *et al.*, 1993). La presencia en El Tobar de estos máximos es característica de la interfase entre agua dulce y salada (Vicente *et al.*, 1993). A pesar de las marcadas diferencias en la transparencia del agua (máximo 8 m en Sep-91 y mínima 2 m en Abr-92), las máximas concentraciones de clorofila-*a* se localizan en profundidad y a intensidades bajas de luz (Vicente, *et al.*, 1993).

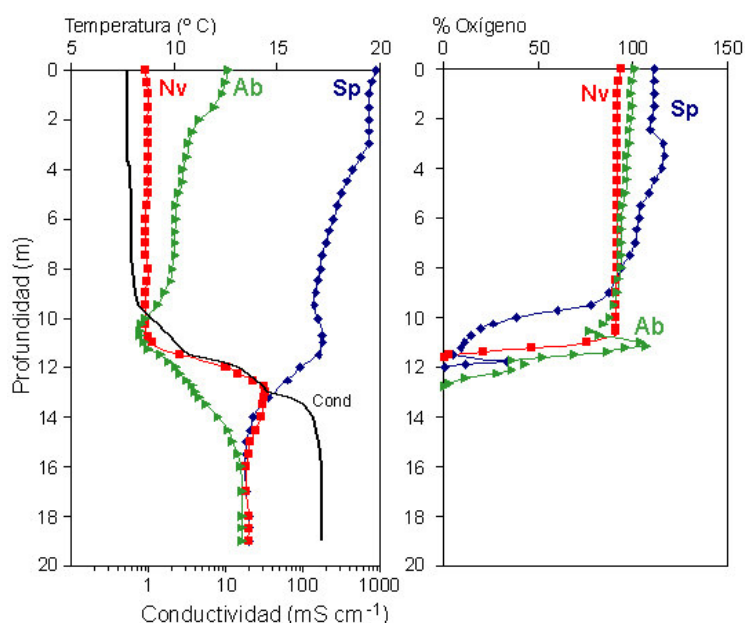


Figura 91. Perfiles de temperatura, conductividad y oxígeno, en septiembre y noviembre de 1991 y abril de 1992. La conductividad se representa la de septiembre, ya que era muy similar en los tres muestreos.

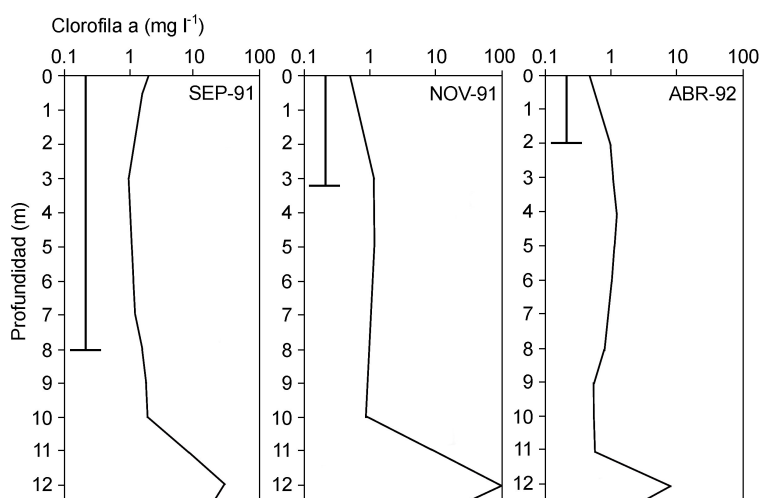


Figura 92. Perfiles de clorofila-*a* y profundidad del disco de Secchi en las tres fechas de muestreo en la laguna de El Tobar.

### V.2.3.2. DISTRIBUCIÓN Y MIGRACIÓN VERTICAL DEL ZOOPLANCTON. ESTUDIO GENERAL DE LA COMUNIDAD ZOOPLANCTÓNICA.

Los estudios desarrollados en esta Tesis se centran en los crustáceos planctónicos, sin embargo en este apartado además de éstos también se tratan los rotíferos más abundantes y las larvas del díptero *Chaoborus flavicans* para de esta forma poder relativizar la importancia de los crustáceos en el conjunto de la comunidad zooplanctónica. Con respecto a los crustáceos comunes en el plancton de esta laguna tenemos tres especies de copépodos, un calanoide *Arctodiaptomus salinus* y dos ciclópodos, *Tropocyclops prasinus* y *Cyclops abyssorum*, este último se encontraba en una frecuencia muy baja durante el estudio y tres especies de cladóceros *Daphnia longispina*, *Ceriodaphnia dubia* y *Bosmina longirostris*. En cuanto a los rotíferos planctónicos se ha encontrado un total de 13 especies, este grupo es el más abundante y diverso de la laguna de El Tobar (Miracle *et al.*, 1993), en la figura 93 se presentan en conjunto (sin distinguir especies) para dar una idea de la proporción de los diferentes grupos de zooplancton. Los rotíferos únicamente fueron estudiados en septiembre de 1991 y abril de 1992, dado que en noviembre las muestras fueron tomadas solo con Patalas y la información sobre los rotíferos no es completa. En ambos muestreos el grupo dominante en número de individuos fue el de los rotíferos, seguidos en importancia de los copépodos, (en general dominados por los estadios de nauplios y copepoditos) siendo en septiembre los ciclópodos más abundantes que los calanoides y el grupo menos abundante en todas las fechas fue el de los cladóceros. Sin embargo en biomasa estas proporciones pueden invertirse debido al mayor tamaño de los cladóceros y los diatómidos.

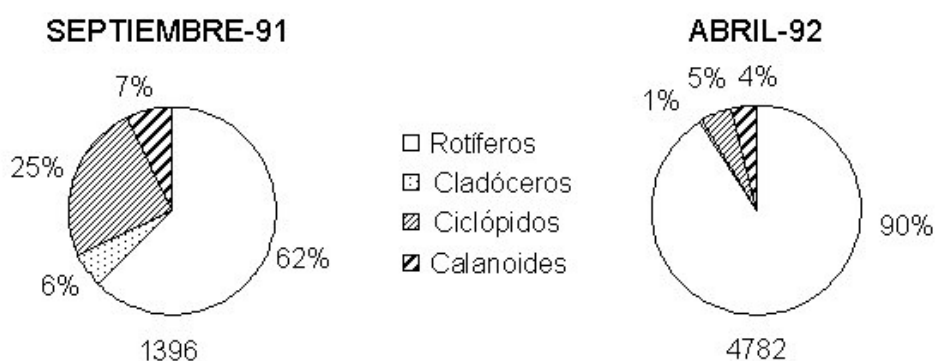


Figura 93. Porcentajes de los principales grupos zooplanctónicos de la laguna de El Tobar. En la parte inferior se indica el número total de individuos encontrado en el conjunto de las profundidades estudiadas.



Cuando se representa la variación de densidad de los distintos grupos zooplanctónicos presentes en el perfil vertical por ejemplo en septiembre (Fig. 94, superior), se pone de manifiesto que dominan los rotíferos en casi toda la columna de agua, aunque en general los organismos son abundantes por todo el mixolimnion se observan importantes máximos de densidad próximos a la zona de la oxiclina, correspondientes en gran medida a rotíferos y a las formas juveniles de *T. prasinus*, que están claramente concentrados en las capas más profundas especialmente en la oxiclina donde los nutrientes y valores de clorofila son mayores. Sin embargo, cuando se representa la distribución vertical de estos mismos datos calculados como biomasa (ver métodos) observamos drásticas diferencias, (Fig. 94, inferior) los rotíferos pasan a desempeñar un papel mucho menos importante y su biomasa solo destaca ligeramente en la zona cercana a la oxiclina, por el contrario los cladóceros y el copépodo *A. salinus* que en cuanto a su densidad no tenían demasiada importancia toman consideración cuando se trata de la biomasa, mostrando una distribución bimodal (en especial en las muestras diurnas) con un importante pico sobre la termoclina diurna y otro por encima de la oxiclina. La distribución de las biomásas en el perfil vertical resalta los máximos próximos a la oxiclina (que ya se obtuvieron al representar la densidad), pero también pone de manifiesto otros máximos superficiales que antes permanecían enmascarados, resaltando una distribución bimodal.

#### *ESTUDIO DE LA MIGRACIÓN VERTICAL AL FINAL DEL VERANO.*

A finales de septiembre cuando el lago estaba estratificado se estudió la migración vertical de las diferentes especies. En la figura 94 hemos podido observar los perfiles verticales del zooplancton en el ciclo diario estudiado. De los datos físico-químicos se deduce que hay tres zonas diferenciadas en la columna de agua: (1) de 0-3 m, (2) de 3-9.5 m y (3) de 9.5-12 m, con puntos de discontinuidad de temperatura, oxígeno y conductividad entre ellas. Esto se reproduce también en la distribución del zooplancton y precisamente en las distribuciones bimodales comentadas que presentan muchas especies. Estas distribuciones pueden ser consecuencia de los distintos patrones de migración de los distintos genotipos de las poblaciones o de las diferencias entre los diferentes estadios de una misma especie que se reparten diferentemente en las distintas zonas. El patrón de migración de la compleja comunidad está oscurecido por la superposición de los diferentes comportamientos, sin embargo se observan unas

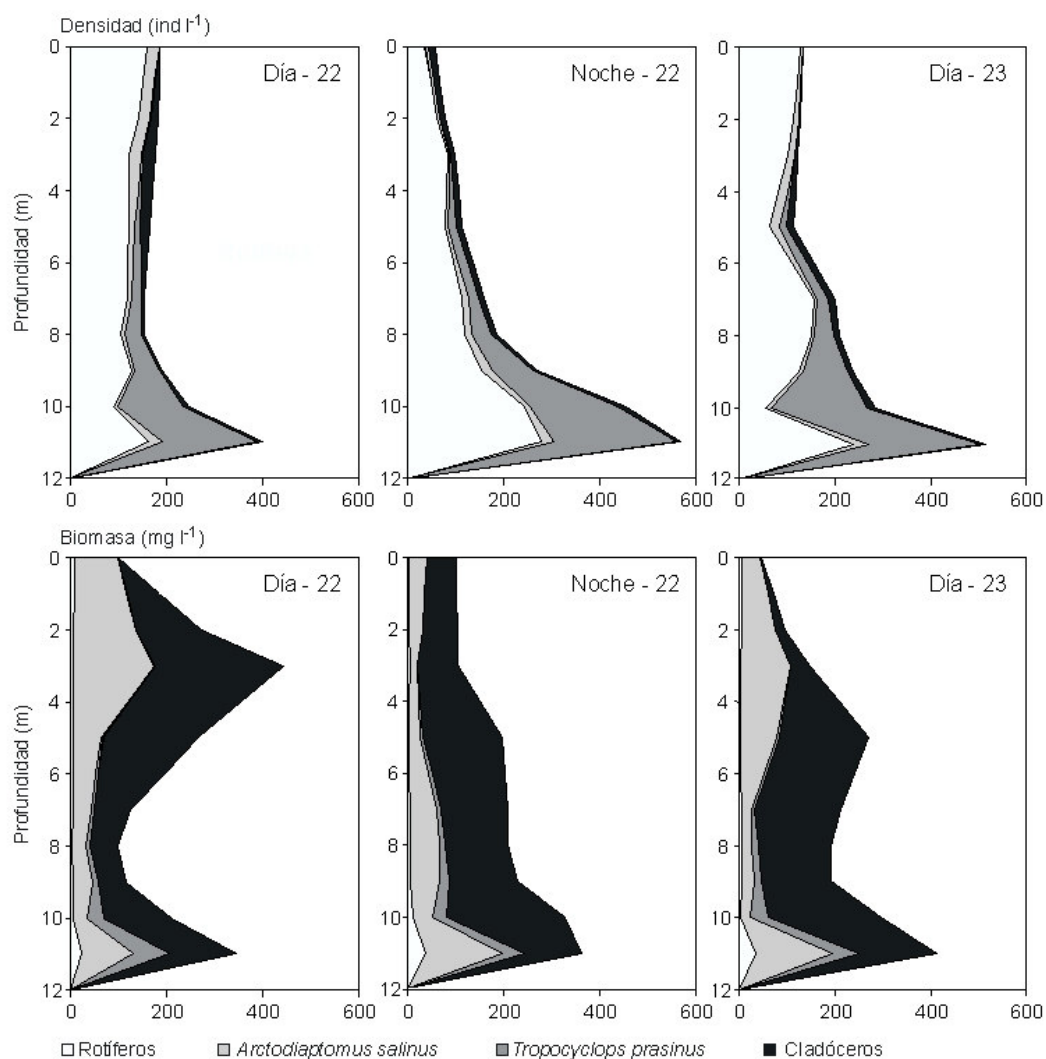


Figura 94. Densidad ( $\text{ind l}^{-1}$ ) y biomasa ( $\text{mg l}^{-1}$ ) de los principales grupos zooplantónicos de la laguna de El Tobar, en dos muestreos diurnos y uno nocturno de septiembre de 1991.

tendencias sobretodo en las poblaciones más superficiales: (1) una migración inversa de los calanoides y (2) un típico ascenso nocturno hacia la superficie de los cladóceros. A continuación se estudiarán separadamente las distintas especies. Con respecto a los cladóceros, (Fig. 95) *Daphnia longispina* fue la especie más abundante y muestra una distribución bimodal con máximos de abundancia en el epilimnion y en el hipolimnion, y densidades elevadas en toda la columna. Esto es derivado de dos poblaciones genéticamente diferentes, una situada sobre los 5 m y la otra sobre los 10 m con diferentes patrones de migración (King & Miracle, 1995, King *et al.*, 1995). En el apartado siguiente de este capítulo se muestran los resultados de un estudio biométrico de esta especie y su distribución en el perfil vertical según los tamaños y se explica con

más detalle las diferencias en la migración vertical. En este apartado solo se presentan los resultados globales para esta especie sin distinción de tamaños. De las distribuciones de la Fig. 95 y de los datos de la estructura genética de las poblaciones (King & Miracle, 1995) se puede deducir que hay una migración más importante de la población más superficial ascendiendo por la noche desde los máximos de 3-5 m y otro movimiento ascensional de la población profunda. Ambas poblaciones parecen desarrollar un patrón de ascensión nocturno. Esto se corroboró también con trampas de migración vertical colocadas a 5 m (desde las 19:30 h hasta las 6:30 h del día siguiente) en donde se recogieron 60 individuos adultos más otros tantos juveniles en las trampas que capturaban organismos que subían, mientras que en las que capturaban individuos que bajaban solo había 16 individuos en total.

*Bosmina longirostris* presentó una distribución predominantemente epilimnética con máximos siempre próximos a la superficie y escasa presencia en profundidad. Esta especie presenta un patrón de migración normal aunque con baja amplitud (2 m aproximadamente), situándose por el día a una profundidad de 3 m, mientras que por la noche se situó en superficie. *Ceriodaphnia dubia* fue la especie menos abundante de las tres, encontrándose distribuida por toda la columna de agua a excepción del último metro previo a la extinción del oxígeno donde era ya muy escasa y también con un cierto patrón bimodal más aparente durante el día. El patrón de migración de esta especie es también el de migración normal, por el día no se encuentran individuos en la superficie, situándose los máximos a una profundidad aproximada de 4-5 m y a 9-10 m, mientras que por la noche si que se encuentra una parte de la población en la superficie siendo el perfil muy homogéneo, no detectándose los máximos diurnos. Debido a las diferencias del estado del tiempo entre ambos días de muestreo (22 nublado y 23 soleado) podemos explicar en parte las diferencias encontradas entre los dos muestreos diurnos, sobretudo en *D. longispina* y *C. dubia* que presentan los máximos de población del día 22 más cerca de la superficie que el día 23. La cantidad de organismos capturados en la columna de agua de *B. longirostris* y *C. dubia* fue baja y además presentan importantes diferencias de capturas entre los distintos muestreos.

En cuanto a los copépodos sólo se han incluido en este estudio las especies mayoritarias de este grupo presentes en el plancton, *A. salinus* (Fig. 96) y *T. prasinus* (Fig. 97), para ambas especies se han separado los distintos estadios de crecimiento: nauplios, copepoditos, y adultos, y dentro de estos últimos se distinguieron entre

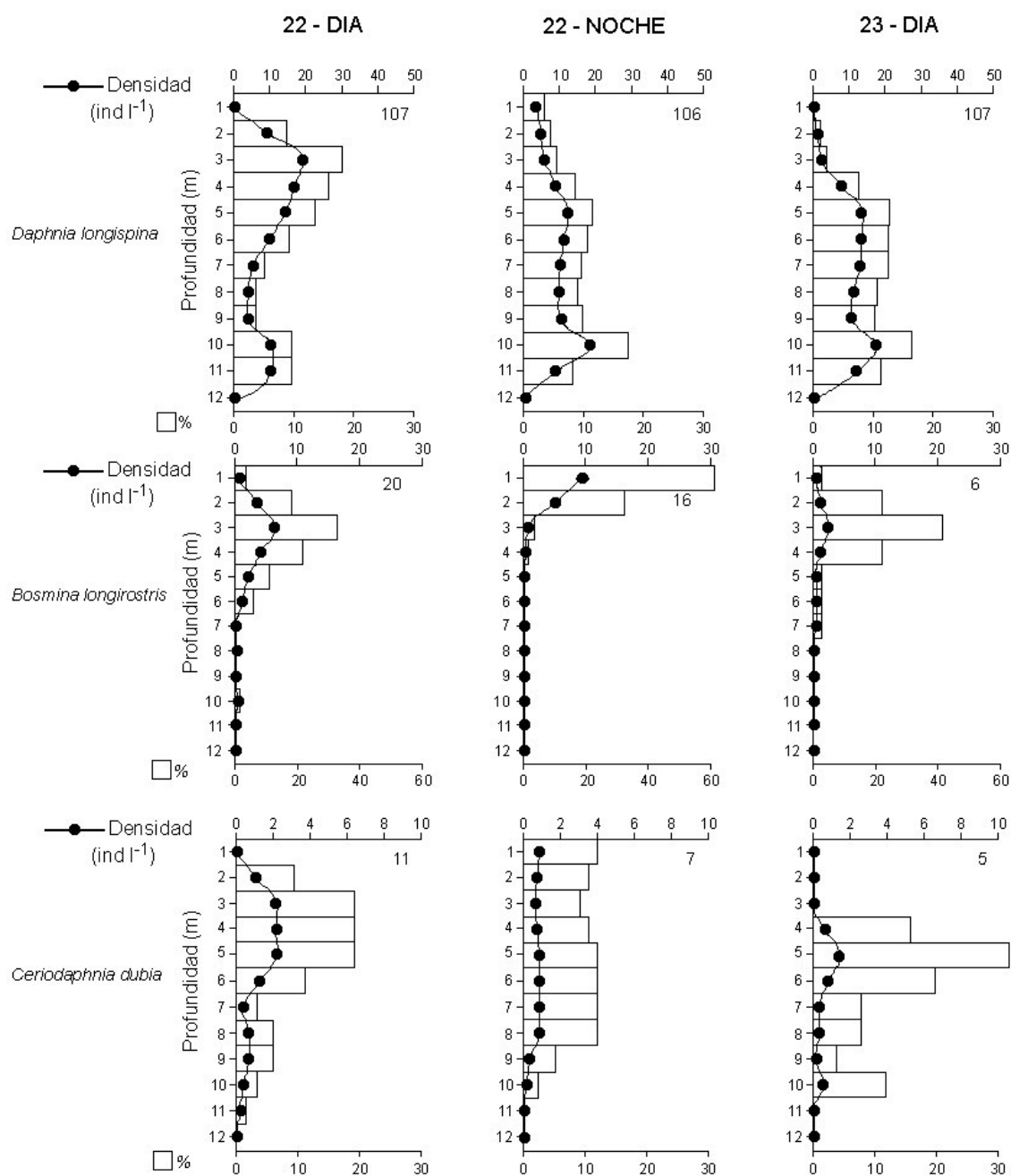


Figura 95. Distribución vertical de las tres especies de cladóceros durante dos días y una noche. Los ejes superiores indican la densidad ( $\text{ind l}^{-1}$ ), mientras que los inferiores indican el porcentaje de cada una de las especies. En la parte superior derecha de cada gráfica se indica el número en miles de individuos  $\text{m}^{-2}$  en la columna de agua.

hembras y machos. Aunque ambas especies tienden a ocupar una gran proporción de la columna de agua presentando por tanto un amplio solapamiento en cuanto a su distribución vertical, *A. salinus*, presenta una distribución bimodal que presenta dos picos poblacionales diferentes, uno hipolimnético con máximos relativos cerca de la haloclina (11 m) y otro epilimnético situado en aguas más superficiales (3 m), al nivel de la termoclina diurna, mientras que *T. prasinus* es claramente hipolimnético, con máximos poblacionales próximos a la haloclina (10-11 m) y una escasa presencia en el resto de la columna. Por lo que respecta a la segregación vertical de sexos y estadios de desarrollo de *A. salinus* los machos por lo general se sitúan más superficialmente que las hembras y copepoditos y se comportan diferentemente que las hembras con un máximo nocturno en superficie (lo mismo sucede en el lago Banyoles, Miracle, 1976). La población con máximos a los 11 m parece que tiene menos movilidad que la de más arriba. La población de arriba en los adultos presenta un máximo a 3 m durante el día que se deshace por la noche mostrándose entonces un aumento de población a los 7-8 m. Los copepoditos presentan también dos máximos poblacionales, uno situado a 11 m que también parece no migrar y otro más superficial situándose sobre los 3 m el día nublado y sobre los 5 m el día soleado, que también se deshace por la noche presentando entonces un máximo a 9 m. Con respecto a los nauplios presentan también sus máximos distribuidos en dos profundidades, una superficial y otra a 11 m; la población superficial es la que muestra más variación el día 22 (nublado) tiene el máximo en la superficie y el día 23 a una profundidad de 3 m, mientras que por la noche presenta una distribución más homogénea con un máximo a 9 m. En la especie *T. prasinus* los adultos tienden a mostrar una distribución ligeramente más amplia que los otros estadios aunque también con el marcado máximo a 11 m y con diferencias en las distribuciones diurnas y nocturnas que implican un movimiento ascensional nocturno. En los copepoditos y nauplios no se observan variaciones en las distribuciones diurnas y nocturnas; los copepoditos se sitúan siempre a la misma profundidad con un máximo a los 11 m y los nauplios están a una profundidad algo inferior con un máximo a los 10 m.

Dado que la especie de díptero *Chaoborus flavicans* es un eficiente depredador de organismos zooplanctónicos y puede influenciar la distribución vertical de los organismos hemos decidido incluir la distribución vertical de *Chaoborus* (Fig. 98). El primer día muestreado se encontraron larvas de este díptero en los últimos metros muestreados de la columna de agua justo por encima de la oxiclina-haloclina (Fig. 91),

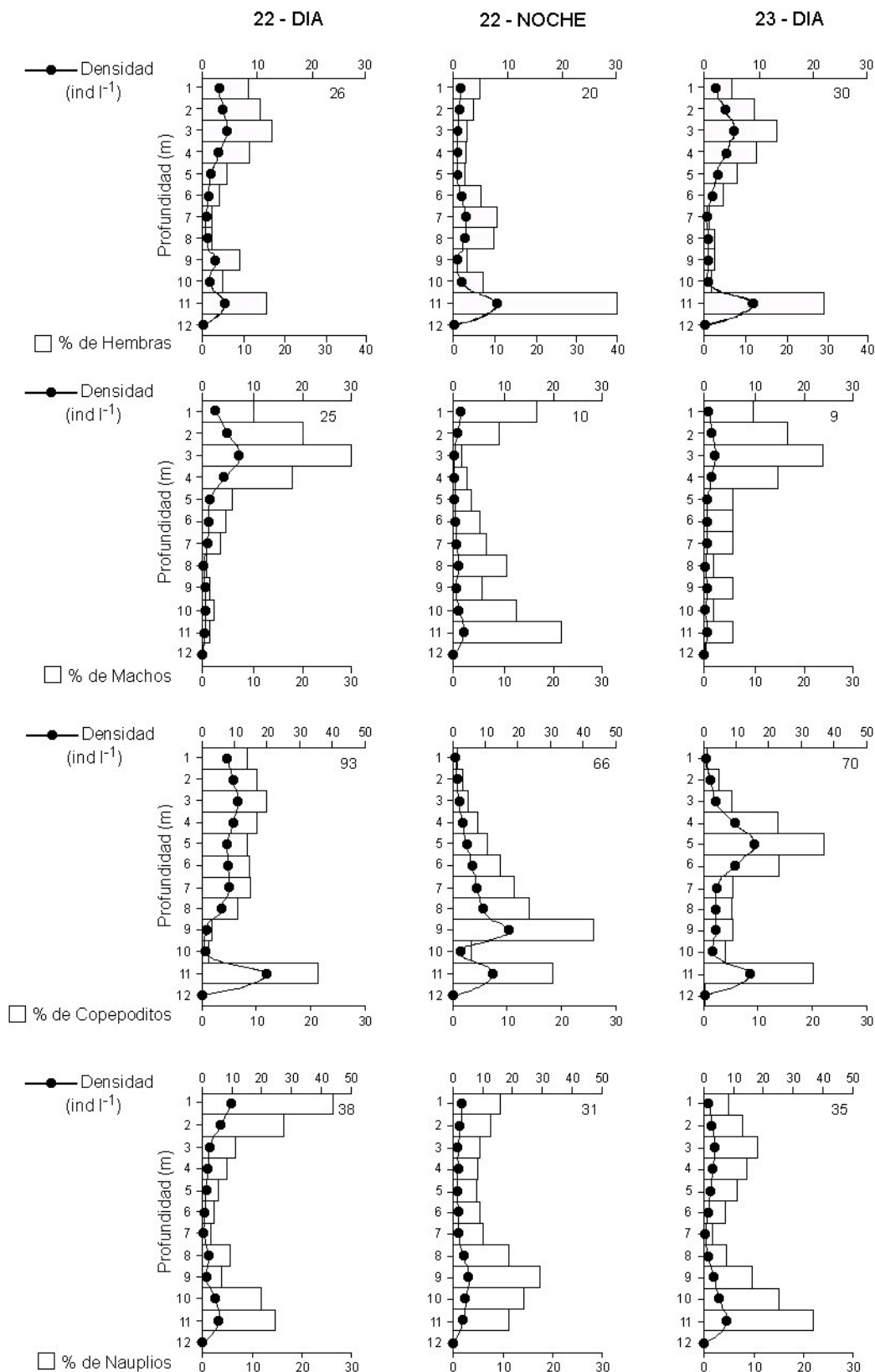


Figura 96. Distribución vertical de *Arctodiaptomus salinus*. Se indica el porcentaje de ♀, ♂, copepoditos y nauplios y la densidad (ind l<sup>-1</sup>). En la parte superior derecha de cada gráfica se indica el número en miles de individuos m<sup>-2</sup> en la columna de agua.

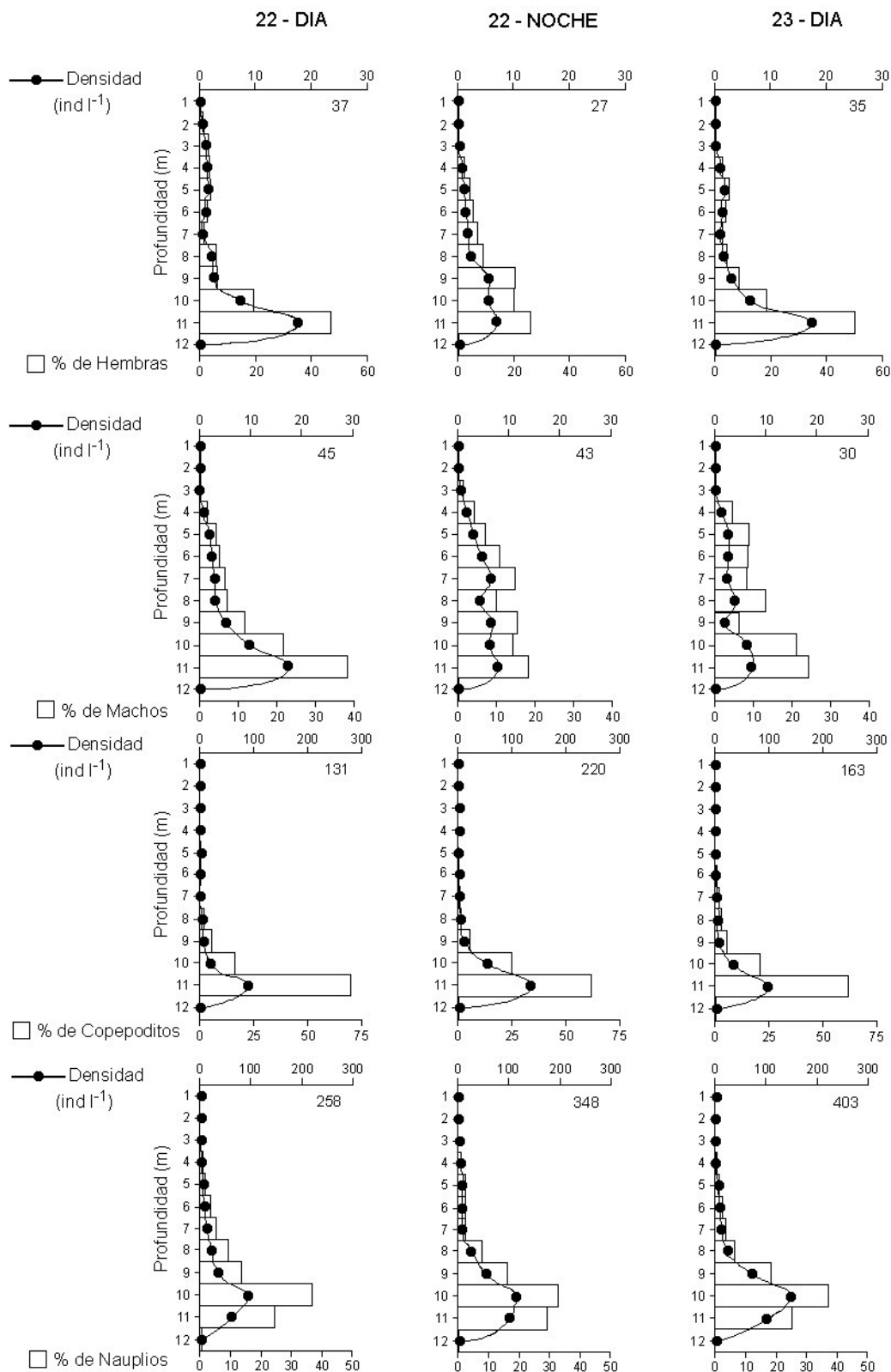


Figura 97. Distribución vertical de *Tropocyclops prasinus*. Se indica el porcentaje de ♀, ♂, copepoditos y nauplios y la densidad (ind l<sup>-1</sup>). En la parte superior derecha de cada gráfica se indica el número en miles de individuos m<sup>-2</sup> en la columna de agua.

por la noche los individuos estaban repartidos por casi toda la columna de agua, llegando muy cerca de la superficie, el segundo día no ha sido representado en la gráfica ya que solo se encontró un individuo a 8 m. Esta especie presenta una fuerte migración normal, durante el día prácticamente no se encuentra en el mixolimnion, por lo que los individuos deben estar situados en capas profundas en o incluso por debajo de la oxiclina-haloclina y por la noche realiza un ascenso a capas más superficiales. Aunque no hemos muestreado por debajo de la profundidad de extinción del oxígeno, hay muchos trabajos (Taleb *et al.*, 1993; Armengol & Miracle, 2000) que citan a esta especie en capas anóxicas por el día, así que es de esperar que habría individuos también en la parte superior del monimolimnion, en la zona de gradiente de conductividad por debajo de la última muestra recogida.

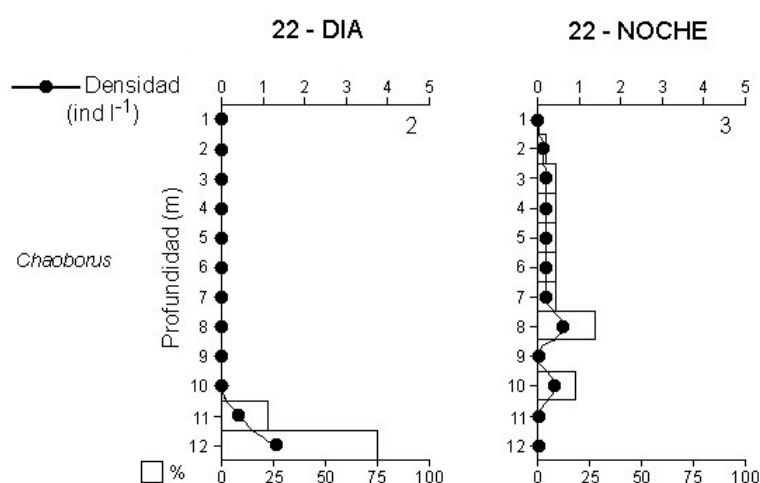


Figura 98. Distribución vertical de *Chaoborus flavicans*. Los ejes superiores indican la densidad (ind l<sup>-1</sup>), mientras que los inferiores indican el porcentaje de la especie. En la parte superior derecha de cada gráfica se indica el número en miles de individuos m<sup>-2</sup> en la columna de agua hasta 12 m de profundidad.

La comparación de las distribuciones verticales en los dos días y una noche estudiadas, pueden resumirse al observar las variaciones de la PMR de los diferentes grupos zooplanctónicos (Fig. 99) mostrando así los diferentes patrones de migración. En esta figura se ha incluido la PMR de los rotíferos más abundantes, ya que constituyen el grupo más numeroso y diverso del zooplancton en El Tobar y sus movimientos pueden



producir interacciones con los movimientos de otros grupos del zooplancton (ej. los copépodos depredadores). Algunas especies de rotíferos se encuentran repartidas ocupando la mayor parte del perfil vertical hasta los 11 m (*Polyarthra dolichoptera*, *Trichocerca similis*, *T. rattus*, *Collotheca pellagica*), mostrando alguna de estas especies una distribución bimodal, con picos de densidad en superficie y en profundidad. Otras especies se encuentran distribuidas prioritariamente en capas superficiales (*Synchaeta* cf. *tremula*, *Anuraeopsis fissa*, *Ascomorpha ovalis*) o muestran preferencia por capas de profundidad intermedia (*Polyarthra remata*) o se encuentran formando un gran máximo en las capas más profundas (*Keratella quadrata*, *Asplanchna girodi*), situándose en el caso de las dos últimas especies en profundidades próximas a la extinción de oxígeno y a la haloclina. Los comportamientos migratorios observados por los rotíferos son muy diversos observándose tanto patrones normales como inversos o ningún patrón claro. *S. tremula*, *T. similis*, *T. rattus*, *P. dolichoptera*, *P. remata* y *A. ovalis* presentaron amplitudes de la migración (medida como la diferencia entre la PMR diurna y nocturna) entre 1 y 3 m (intensidad de migración media o baja), siendo la mayor de *P. dolichoptera*. Entre estas especies *A. ovalis* fue la única que presentó un patrón típico de migración vertical, ascendiendo por la noche y descendiendo por el día. El resto de especies presentaron un patrón de migración inverso, ascenso diurno y descenso nocturno. El resto de las especies (*A. fissa*, *C. pelagica*, *A. girodi* y *K. quadrata*) mostraron amplitudes de la migración inferiores a un metro, lo que puede considerarse como muy baja intensidad de migración o ausencia de ésta, estas especies no muestran un patrón claro de migración, en el caso de las dos últimas estaban concentradas en las capas profundas, (con máximos poblacionales cerca de 11 m).

En esta misma figura se ha representado la variación de la PMR para copépodos y cladóceros, lo que nos permite una visión global y comparada de todos los grupos. *C. dubia* y *B. longirostris* muestran claramente el patrón típico de migración, sobretodo esta última, con una amplitud de migración de 2 m aproximadamente, siendo su descenso algo menor en el día nublado que en el día soleado. La población de *D. longispina* estudiada en conjunto no muestra un patrón claro de migración, pero si separamos las poblaciones superficiales (0-9 m) de las profundas (10-12 m), si observamos un patrón de migración normal en la población más superficial mientras que las situadas en capas más profundas no muestran movimientos significativos (Fig. 95), además las diferencias entre el día nublado y el soleado son muy grandes. Con

respecto a los copépodos se observa claramente como la PMR de *A. salinus* es mayor que la de *T. prasinus*. En cuanto a los patrones de migración observados en las dos especies, podemos resumir que todos los estadios de *A. salinus* presentan un comportamiento global de migración inversa, con una amplitud que varía entre los 2-3 m, los que realizan menor amplitud de migración son los nauplios, seguidos de los copepoditos, las hembras y por último los que realizan mayores migraciones son los machos (3.1 m), todos los estadios de desarrollo de esta especie en el primer día que estaba nublado ascendieron a niveles más superficiales que en el segundo que era soleado. Sin embargo, igual que como ocurría con *D. longispina* la segregación de *A. salinus* en dos poblaciones en el perfil vertical y las diferencias meteorológicas de los dos días estudiados pueden complicar las variaciones de las distribuciones en el perfil vertical y enmascarar los datos. Aunque queda claro que se da un comportamiento de migración inversa que afecta sobre todo a la población de la zona de arriba (0-9 m). *T. prasinus* muestra en el caso de los adultos un débil patrón de migración normal, mientras que los copepoditos y nauplios prácticamente no presentan migración o movimientos de muy escasa entidad. Los machos al igual que *A. salinus* son los que más migran (1.2 m) y presentan también mayor diferencia el día nublado que el soleado.

La comparación de las distribuciones verticales y de las variaciones de la PMR en los distintos grupos de organismos estudiados, ponen de manifiesto una serie de conclusiones más o menos generales respecto a la migración vertical:

(1) Los movimientos verticales observados no produjeron cambios drásticos en la distribución general en la profundidad aunque si se dan ligeras modificaciones, es decir, aquellas especies de distribución predominantemente superficial, siguen siéndolo aunque con escasas diferencias en cuanto a la profundidad media de residencia.

(2) La magnitud de los movimientos migratorios observados se atenúa según aumenta la profundidad media de residencia de las especies, es decir, los organismos de distribución más superficial muestran en general mayores cambios que los de distribución más profunda.

(3) Aunque el patrón de migración vertical predice un ascenso de las poblaciones durante la noche, en la mayoría de especies de rotíferos y en una especie de copépodo (*A. salinus*) se observa el patrón inverso de migración (atendiendo a las variaciones de la PMR), es decir un ascenso de las poblaciones durante el día y un descenso nocturno.

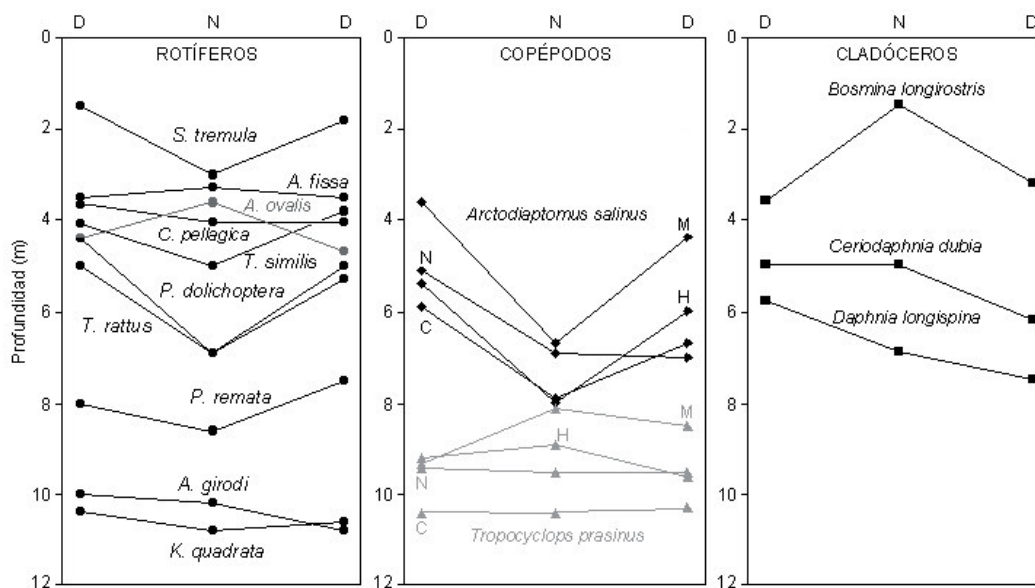


Figura 99. Profundidad media de residencia de los principales grupos zooplanctónicos durante el día (22), noche (22) y día (23) de septiembre. En los copépodos: H: Hembras, M: Machos, C: Copepoditos y N: Nauplios.

*ESTUDIO COMPARATIVO DE LA MIGRACIÓN EN DIFERENTES ÉPOCAS DEL AÑO.*

Hasta ahora hemos tratado solamente las muestras de septiembre, ahora vamos a analizar conjuntamente los patrones observados en las muestras de septiembre, noviembre y abril, para estudiar las diferencias estacionales en la migración vertical diaria de los crustáceos. Dado que en noviembre y abril las muestras que comparaban los perfiles diurnos y nocturnos se tomaron con trampas de Patalas debido a la baja densidad de los crustáceos, y que con este método se emplearon filtros de malla grande (100  $\mu\text{m}$ ), que resultan poco eficientes para los organismos más pequeños como los rotíferos y los nauplios de copépodos, solamente se presentan los resultados de los crustáceos adultos y los copepoditos. Tanto en noviembre como en abril se tomaron muestras diurnas y nocturnas de un único día (19-Noviembre-91 y 22-Abril-92). Para representar las muestras diurnas de septiembre se ha utilizado la media de los dos días (22 y 23). En noviembre no hay la capa de condiciones claramente diferentes establecidas entre los 9.5 y 12 m, como en septiembre y el perfil fisico-químico es homogéneo hasta los 11 m de profundidad. En Abril vuelve a establecerse una diferenciación en dicha zona de 10.5 a 12 m.

Los cladóceros muestran diferentes patrones de migración (Fig. 100-102) en las diferentes épocas de estudio. *D. longispina* presenta tres patrones de migración diferentes según la época, en septiembre como hemos mencionado anteriormente hay dos picos que corresponden a dos poblaciones diferentes, una más superficial situada a unos 5 m y otra a 10 m y su patrón de migración es difícil de interpretar pero se puede decir que se ajustaría al normal en la población más superficial de la zona hasta los 9.5 m. En noviembre la población de *Daphnia* ya no está segregada y presenta un patrón de migración inverso situándose por el día un máximo poblacional a 2 m, mientras que por la noche se encuentra distribuida por toda la columna de agua siendo más abundante en las capas más profundas por encima de la extinción del oxígeno que durante el día. En abril, no hay población profunda y muestra un patrón de migración normal, situándose el máximo poblacional diurno a 5 m, y por la noche está en capas más superficiales con un máximo en 2 m. *B. longirostris* en septiembre presenta un patrón de migración normal, situándose el máximo poblacional a 3 m por el día mientras que por la noche la población está situada en la superficie; en noviembre presente un patrón de migración inverso y parece haber dos poblaciones distintas una más abundante situada por el día a una profundidad de 2 m y otra menor a una profundidad de 8 m, mientras que por la noche los picos poblacionales se sitúan respectivamente a 5 y 9 m. En abril se observa un patrón de migración normal en *B. longirostris* y mantiene diferenciadas aún más las distribuciones en las dos poblaciones mencionadas en noviembre, por el día los máximos están situados a 3 y 6 m respectivamente y por la noche a 2 y a 5 m. *C. dubia* solo se encontró en los dos primeros muestreos y también presentaba diferentes patrones de migración, en septiembre presentaba migración normal, situándose por el día el máximo poblacional a 5 m, mientras que por la noche una parte de la población está en superficie, pero en general está distribuida por toda la columna de agua, exceptuando el último metro antes de la extinción del oxígeno y en noviembre la población se encuentra distribuida a lo largo del perfil vertical, presentando dos máximos diurnos uno sobre los 2-3 m y otro profundo a los 11 m y por la noche hay una parte de la población en la superficie mayor que la de día pero se dan varios picos por la columna de agua, uno a 4 m y otro a 11 m, siendo éste mayor que el diurno a la misma profundidad, no es fácil de interpretar el patrón de migración de esta época pero parece haber dos poblaciones diferentes una profunda que no presenta migración y otra más superficial que presenta migración inversa.

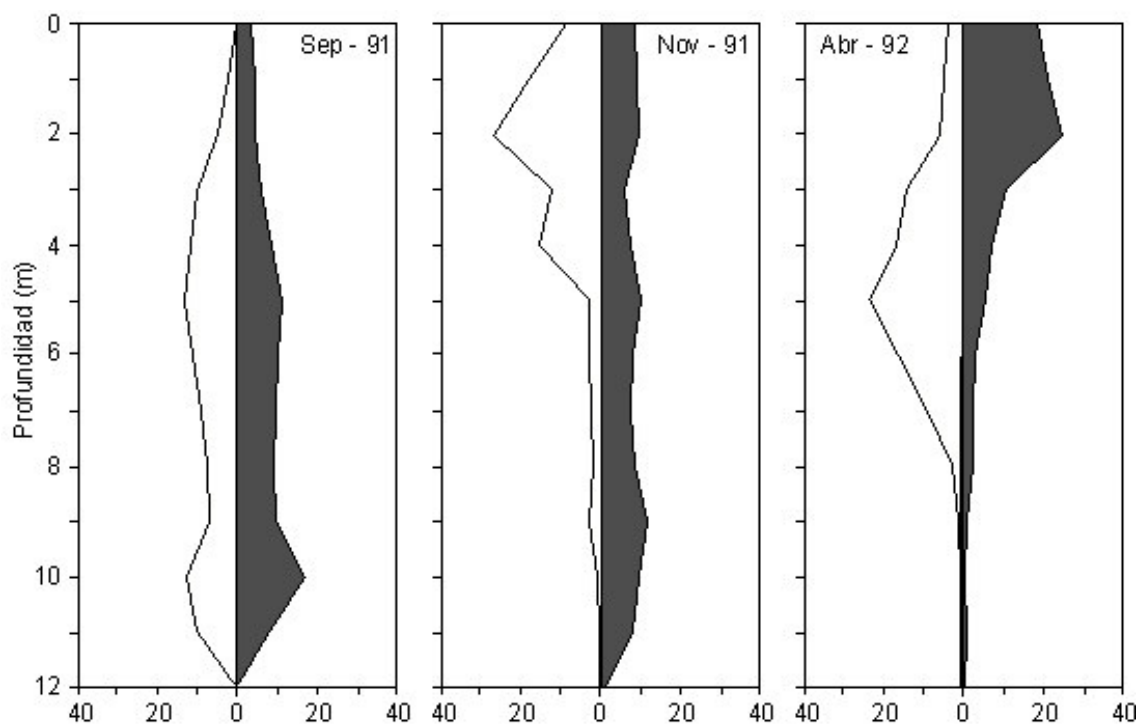


Figura 100. Distribución vertical diaria (en color blanco) y nocturna (en color negro) del porcentaje de *Daphnia longispina* en las tres fechas indicadas.

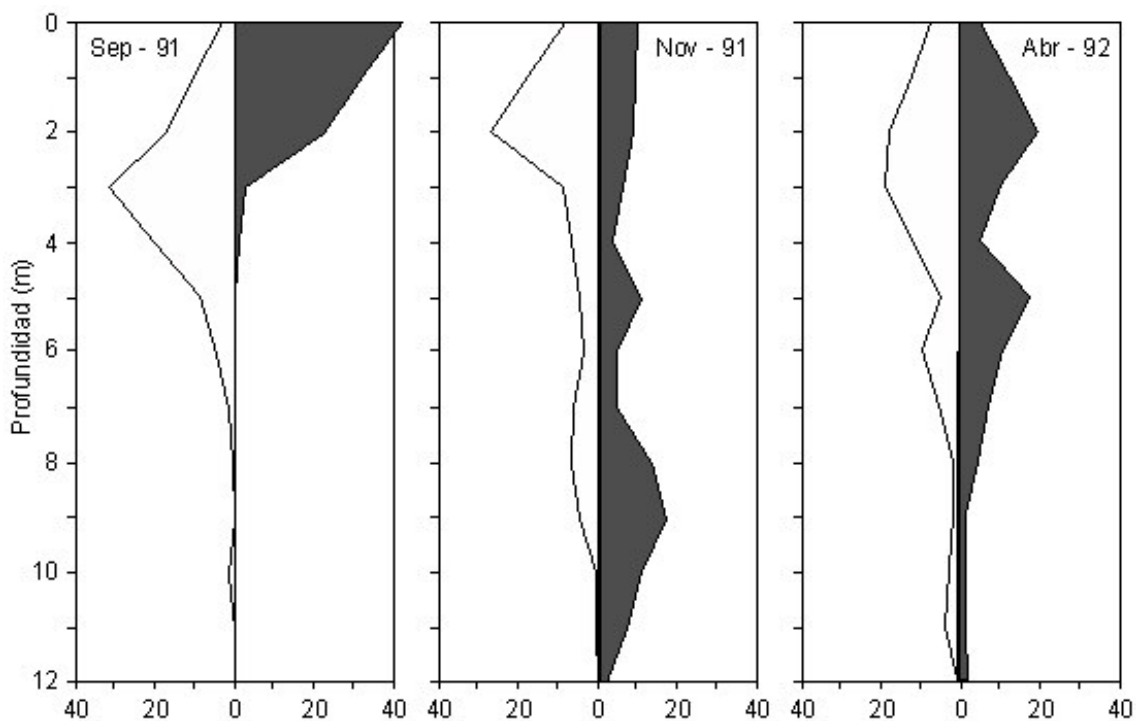


Figura 101. Distribución vertical diaria (en color blanco) y nocturna (en color negro) del porcentaje de *Bosmina longirostris* en las tres fechas indicadas.

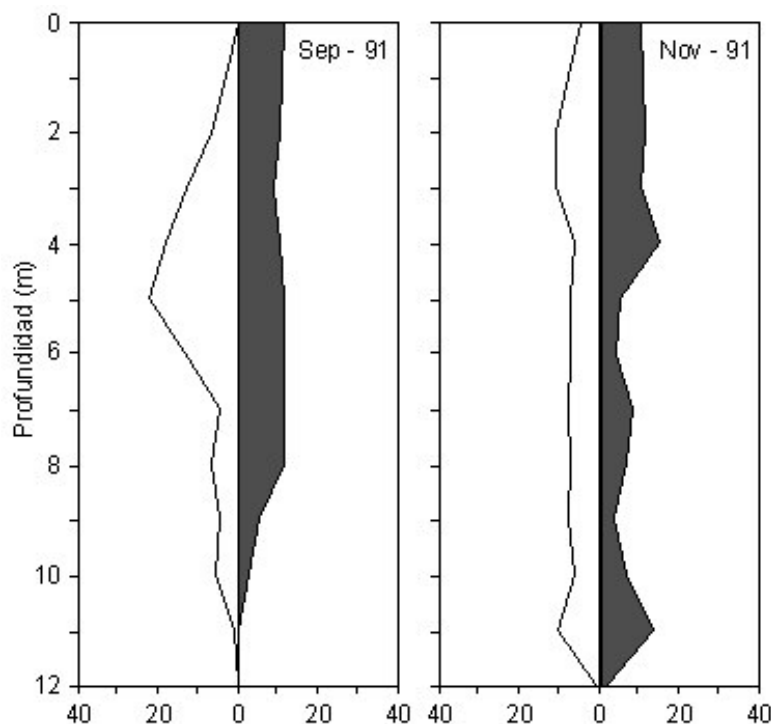


Figura 102. Distribución vertical diaria (en color blanco) y nocturna (en color negro) del porcentaje de *Ceriodaphnia dubia* en las dos fechas indicadas.

En la figura 103 se muestran las diferencias estacionales de migración vertical diaria de *A. salinus*, la clara distribución bimodal que aparecía en septiembre comentada anteriormente desaparece después de la mezcla de otoño, quedando una población profunda concentrada en las capas del hipolimnion y distribuyéndose a lo largo del perfil vertical un escaso número de individuos. Por las distribuciones parece haber una población poco activa en profundidad (11 m) que no migra y otra más activa que está más concentrada durante el día entre los 7 y 10 m. En primavera la población está un poco más profunda observándose por la noche un pequeño pico a 9 m y no se observa un patrón de migración claro. Lo mismo le sucede a *T. prasinus* que se muestra a la misma profundidad por el día que por la noche, localizándose la población en las capas bajas del hipolimnion, observándose en noviembre y en abril distribuciones muy parecidas a las de *A. salinus*, que parecen indicar la existencia en la capa profunda de adultos con huevos durables en el caso de *A. salinus* y copepoditos en el caso de *T. prasinus* en estados más o menos de metabolismo bajo y presentando solo una escasa población activa en la columna de agua.

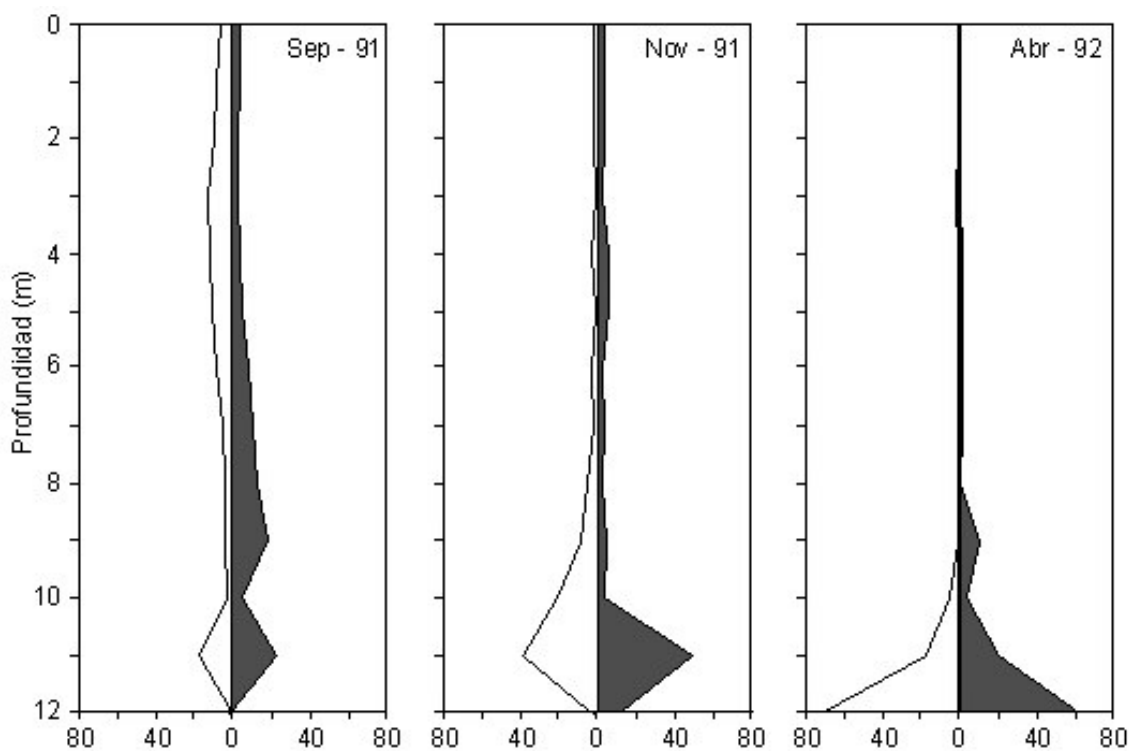


Figura 103. Distribución vertical diaria (en color blanco) y nocturna (en color negro) del porcentaje de *Arctodiaptomus salinus* en las tres fechas indicadas.

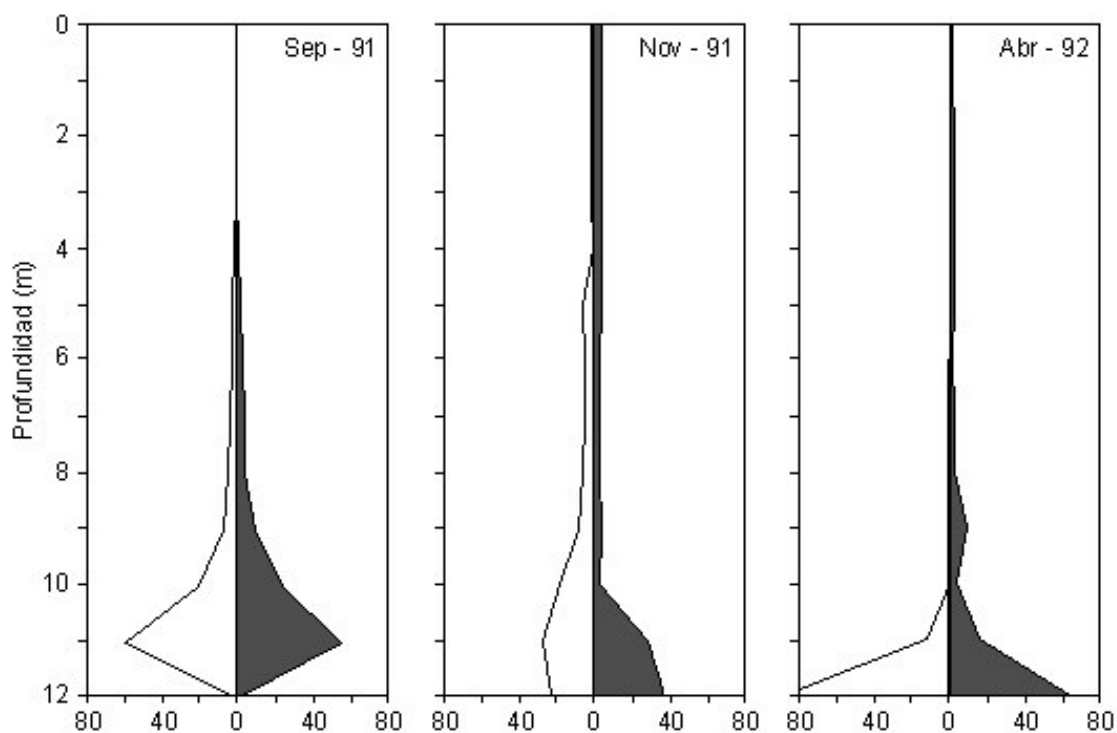


Figura 104. Distribución vertical diaria (en color blanco) y nocturna (en color negro) del porcentaje de *Tropocyclops prasinus* en las tres fechas indicadas.

### V.2.3.3. DISTRIBUCIÓN Y MIGRACIÓN VERTICAL DE LA POBLACIÓN DE *Daphnia longispina*. ESTUDIO DETALLADO.

#### Justificación del estudio detallado de la población de *Daphnia longispina*.

En los estudios de cladóceros planctónicos a menudo se ha descrito una sucesión de especies afines, híbridos, o “formas” dentro de una especie. Tales cambios en la abundancia relativa de formas afines ocurre como cabría esperar en organismos cuyo ciclo de vida es más corto que los periodos de cambio ambiental, y particularmente cuando las especies se reproducen por partenogénesis ameiótica. Sin embargo, los cladóceros muestran diferencias en su distribución vertical y en las migraciones verticales y la coexistencia de genotipos con diferente distribución vertical y patrones de migración vertical han sido evidenciados en diversos trabajos (Weider, 1984, De Meester, 1993, 1994a, 1994b; Spaak & Hoekstra, 1993). Además en *Daphnia* también se han observado diferentes patrones de migración según los diferentes estadios, como por ejemplo Bast *et al.*, (1993) encontraron que los juveniles presentaban migración normal y sin embargo en los adultos la migración era inversa.

*Daphnia longispina* es una de las especies de mayor tamaño del plancton del lago de El Tobar. Usando análisis electroforéticos de isoenzimas, se ha mostrado que los alelos y las frecuencias clónicas de esta población de *Daphnia* sufren importantes variaciones estacionales (King *et al.*, 1995) y que durante la estratificación se produce una segregación de genotipos en el perfil vertical (King & Miracle, 1995). También era un hecho evidente que estos genotipos mostraban diferentes patrones de migración vertical. La observación de que la población de *Daphnia* es genéticamente heterogénea permite plantearse algunas cuestiones relativas al mantenimiento de este polimorfismo genético o a la existencia de variaciones morfométricas asociadas a los genotipos que están segregados estacionalmente o en el perfil vertical. Puesto que el tamaño del cuerpo parece ser un factor de adaptación importante en las poblaciones de zooplancton (Hall *et al.*, 1976), nos surge la siguiente pregunta ¿Hay variaciones en la estructura de tamaños de la población de *Daphnia* respecto al tiempo o a la profundidad? Las condiciones meromíticas del lago de El Tobar proporcionan la presencia constante de las larvas de *Chaoborus* en un refugio anóxico, permitiendo así la coexistencia de peces y *Chaoborus*, ambos potenciales depredadores de *Daphnia*. Es conocido que los



patrones de migración vertical son en muchos casos comportamientos de adaptación como respuesta a diferentes tipos de depredación (Ohman, 1990). ¿Hay cambios estacionales en los patrones de migración vertical que pudieran estar asociados con la presión de depredación visual o no visual?. Para intentar contestar a alguno de los interrogantes planteados estudiaremos la estructura de tamaños de *D. longispina* del lago de El Tobar en diferentes épocas del año, y de esta forma poder interpretar las diferencias de distribución y migración de las diferentes clases de tamaños a lo largo del perfil vertical. La variación en la distribución de tamaños, aunque fuertemente marcada por la disponibilidad de comida, es esperable que esté altamente determinada por la mortalidad dependiente del tamaño, la cual es más evidente en los extremos opuestos del rango de tamaños, dependiendo del tipo de depredadores dominantes del sistema.

Dado que en alguna de las experiencias se tomaron muestras con dos tipos diferentes de botellas se realizó un tests-T para comparar la densidad media de *Daphnia* obtenida con la botella Van Dorn y con la trampa de Patalas obteniendo que las diferencias no eran significativas, no se realizó este test para comparar los datos por parejas en el perfil vertical (p.e. muestras de una profundidad tomadas con Van Dorn y Patalas, dispuestas como observaciones replicadas).

#### A) MORFOMETRÍA

La *Daphnia* de El Tobar ha sido identificada como *D. longispina* por su morfometría (Pejler, 1973; Christie, 1983; Negrea, 1983b; Margaritora, 1985; Flößner & Kraus, 1986; Glagolev, 1986; Hrbáček, 1987) y por su semejanza con otras poblaciones españolas referidas como *D. longispina* (Margalef, 1953; Miracle, 1978; Alonso, 1996). La forma de El Tobar es poco coloreada, tiene una frente cóncava con un prolongado y afilado rostro y una anténula larga y plana. El punto más alto de la cabeza está cerca de la cámara del ojo. Es una forma de cabeza redondeada que nunca presenta yelmo, pero presenta unas pequeñas quillas más o menos visibles las cuales se extienden a lo largo del lado dorsal de la cabeza y del caparazón. Los procesos abdominales son bastante largos, el primero es casi el doble de largo que el segundo.

Las diferentes dimensiones del cuerpo de *Daphnia* fueron medidas tal y como se indica en la figura 105, las medidas mayores de todos los individuos de *Daphnia* fueron

medidos con una precisión de 24.5 µm. Esta figura contiene una pequeña tabla con las razones morfométricas más frecuentemente usadas en trabajos de taxonomía sobre las especies de *Daphnia*. Todas las relaciones morfométricas mostradas en esta figura están dentro de los rangos dados para *D. longispina* en Margaritora (1985).

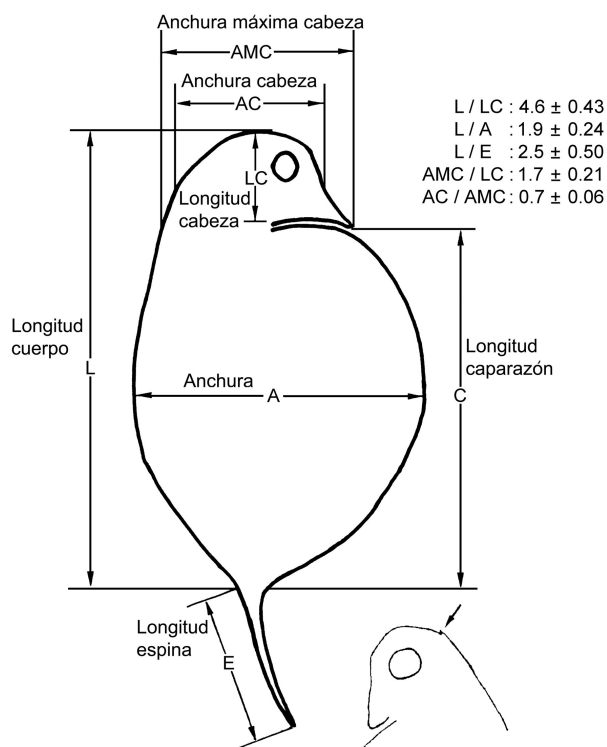


Figura 105. Vista esquemática de un adulto de *Daphnia longispina* con los valores de las principales relaciones biométricas (promedio de los valores medios de adultos de las once fechas muestreadas y sus desviaciones estándar, número total de individuos medidos: 1000). Se muestra la cabeza de una forma dentada; esta forma solo está presente en individuos juveniles.

Las relaciones alométricas de crecimiento no difieren mucho de una muestra a otra, excepto para la anchura del caparazón y la longitud de la espina. La longitud de la cabeza puede presentar también variaciones, sin embargo en nuestra población la variación es muy ligera y la longitud del cuerpo es prácticamente una función lineal de la longitud del caparazón con muy pequeñas desviaciones de la línea de regresión (la Tabla 27 muestra los coeficientes alométricos entre estas dimensiones (L y C), no obstante el coeficiente de determinación es incluso mayor cuando se hace la regresión con los datos no transformados en logaritmos). Para evitar redundancias presentamos

principalmente las relaciones alométricas referidas a la longitud total del cuerpo, ya que éste es el parámetro usado para caracterizar las clases de tamaño de *Daphnia*. En la figura 106 se presenta un trazado de los puntos para mostrar la distribución de las medidas hechas en las fechas seleccionadas, la cual está un poco sesgada hacia las clases de tamaños adultos. La Tabla 27 muestra los coeficientes alométricos entre otros parámetros biométricos no representados en la figura 106, pero medidos en los mismos individuos, para mostrar la gran variabilidad de la longitud de la espina y de las relaciones que definen la forma de la cabeza. Puesto que la proporción de la varianza de la longitud de la espina explicada por la longitud del cuerpo era muy pequeña, añadimos también los coeficientes de su relación alométrica con la longitud del caparazón, que resultaron ser prácticamente los mismos. Una alometría negativa fue observada para la longitud de la espina, sobretodo más marcada en verano, pero su gran variabilidad puede indicar que es bastante independiente de las funciones de crecimiento o que hay una mezcla de poblaciones con diferentes relaciones en el crecimiento de la espina derivadas de su interacción con depredadores invertebrados. Una ligera alometría negativa fue observado para la longitud de la cabeza con respecto a la longitud del cuerpo y a la anchura máxima de la cabeza, en este caso más pronunciada en primavera. Una ligera alometría positiva fue solo observado para la anchura del caparazón en verano con respecto a ambos longitud del cuerpo y del caparazón. Todas las otras medidas fueron bastante isométricas.

Tabla 27. Coeficientes alométricos (b) para diferentes parámetros biométricos de los mismos individuos que en la figura 106. (n: número de medidas,  $r^2$ : coeficientes de la determinación de la regresión entre las medidas transformadas en logaritmos).

y (x)	22 - Septiembre -91		19 - Noviembre -91		22 - Abril - 92	
	b	$r^2$	b	$r^2$	b	$r^2$
E (L)	0.56	0.46	0.72	0.37	0.69	0.51
E (C)	0.55	0.46	0.72	0.38	0.61	0.46
L (C)	0.98	0.98	0.97	0.98	0.92	0.96
LC (AMC)	0.83	0.79	0.76	0.65	0.65	0.72
AC (AMC)	1.00	0.90	1.05	0.91	1.15	0.93
A (AMC)	1.06	0.86	0.95	0.73	0.88	0.73
n	509		198		232	

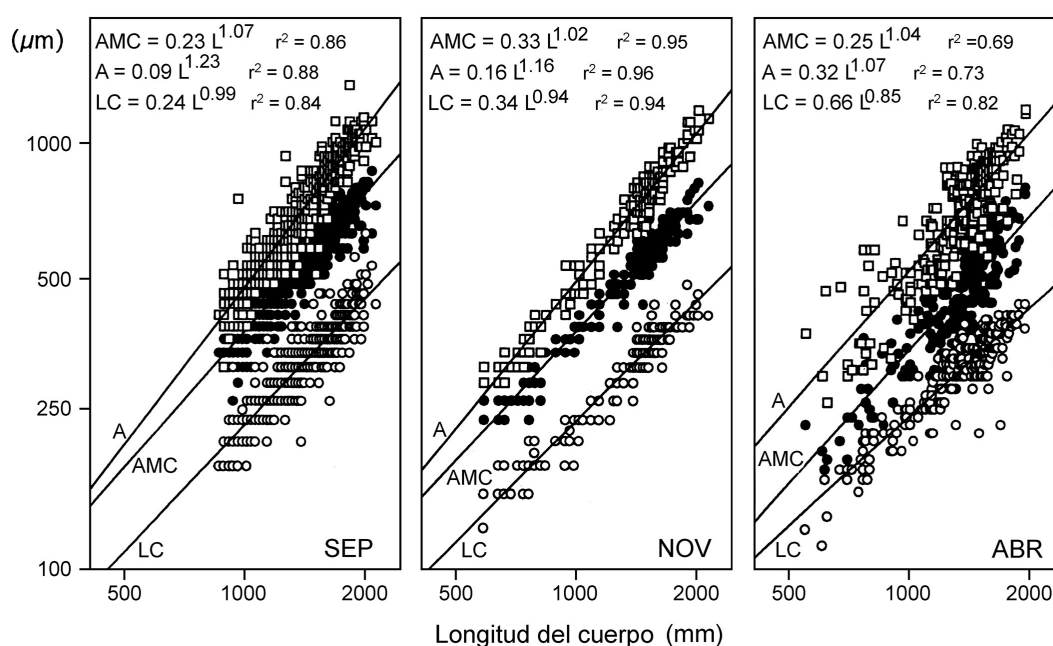


Figura 106. Representación de la anchura (A), anchura máxima de la cabeza (AMC) y longitud de la cabeza (LC) frente a la longitud del cuerpo (L) en las diferentes fechas de muestreo. Las ecuaciones alométricas y los coeficientes de determinación también se indican.

Tanto las relaciones alométricas obtenidas para las colecciones del mismo mes como las observadas para otros meses y otros años fueron bastante similares. No obstante para analizar las diferencias morfométricas en colecciones de diferentes épocas del año hemos calculado las razones entre los valores observados y esperados para cada una de las dimensiones y meses mostradas en la Tabla 28. Es decir se ha comparado los valores de las variables en cada mes por los valores del organismo teórico construido a partir de la ecuación alométrica generalizada. Concretamente en el cálculo de la mencionada razón. Para cada variable el valor observado es la media de los valores individuales agrupados por mes y el valor esperado es el calculado con la ecuación alométrica con respecto a la longitud del caparazón, derivada de todos los valores individuales de todos los meses utilizando como valor de la longitud del caparazón el valor medio correspondiente a ese mes. Lo mismo se hizo para buscar las diferencias morfométricas en el perfil vertical durante la estratificación en septiembre de 1991 en los intervalos de profundidad mostrados en la Tabla 29. Las razones mostradas en esta tabla están hechas usando como numerador el valor medio observado de los individuos recogidos en cada intervalo de profundidad y como denominador el valor esperado

calculado con la ecuación alométrica entre cada variable y la longitud del caparazón derivada de todos los datos de las muestras de septiembre y utilizando el valor de la longitud media del caparazón de cada intervalo de profundidad.

Debido a que las relaciones mostradas en las Tablas 28 y 29, no se desvían mucho de 1, y también debido a que la poca varianza de las relaciones dadas en la figura 105, es evidente que las razones alométricas de esta población de *Daphnia* no son muy variables. Encontramos solo pequeñas desviaciones entre meses (Tabla 28) especialmente en la anchura de la cabeza (AMC y AC) y la longitud de la espina. La anchura de la cabeza muestra valores menores a los esperados a principios de primavera y valores más altos de los esperados en verano. La tendencia opuesta fue observada para la longitud de la espina, sin embargo a pesar de que los coeficientes de determinación son tan bajos para este carácter, ellos tienen una escasa significación. Sin embargo si comparamos las relaciones entre la longitud del cuerpo y la longitud de la espina para unos rangos de tamaños reducidos, (Tabla 30) uno correspondiente a juveniles y otro correspondiente a adultos, se obtienen resultados bastante similares, es decir, un tamaño de espina relativamente menor en septiembre con respecto a los periodos de invierno-primavera, pero siempre un tamaño relativamente mayor de la espina en los juveniles. Un incremento de la longitud de la espina ha sido relacionado como una adaptación para defenderse de la depredación de copépodos (Caramujo *et al.*, 1997), en las muestras de *Daphnia* encontramos *Cyclops abyssorum*, que aunque lo encontramos en bajas densidades podría ser un depredador importante. Dado que la cubeta es pequeña, la zona litoral puede tener influencia y en ella se encuentran diversos depredadores potenciales, como ciclópodos del género *Macrocyclus* y también otros grupos de organismos, como pequeños hemípteros en primavera.

Aunque no encontramos evidencias de ciclomorfosis en la longitud relativa de la cabeza solo algunas variaciones en la anchura de la misma si observamos la presencia de una forma “dentada” con una o dos pequeñas espinas en la parte posterior de la cabeza, las cuales en otras especies de *Daphnia* han sido descritas como un mecanismo de defensa contra la depredación de *Chaoborus* (Havel & Dodson, 1984; Brancelj *et al.*, 1996). Los especímenes dentados fueron encontrados en muy baja proporción en septiembre, y estaban restringidos a una clase de tamaño específica. En las hembras, el 2.5 % de los individuos pertenecientes a la clase de tamaño entre 1.1-1.2 mm eran

Tabla 28. Relación entre los valores observados y esperados de cada parámetro (Fig. 105) y mes (Medias observadas del mes correspondiente / valor estimado del valor medio del caparazón de cada mes correspondiente y la ecuación alométrica obtenida con los datos individualizados de todos los meses); n, número de medidas.

	SEP	NOV	FEB	ABR	MAY	AGO
	91	91 + 94	94 + 95	92 + 94	93 + 94	92
E	0.91	1.04	1.05	1.07	1.08	1.02
A	1	1.01	1.03	1.04	1.06	1.01
LC	1.03	1.03	1	1	1	1.02
AMC	1.05	1.02	1	0.93	1.03	1.06
AC	1.05	1.03	1.03	0.94	1.05	1.09
n	509	143	44	289	107	52

Tabla 29. Relación entre los valores observados y esperados de cada variable biométrica (Fig. 105) y las capas de agua, durante 21-23 de septiembre, en individuos de *Daphnia* > 1 mm de longitud del cuerpo (Medias observadas correspondientes a cada intervalo de profundidad / valor estimado de la longitud media del caparazón, en cada intervalo de profundidad correspondiente, y la ecuación alométrica obtenida con todos los datos de septiembre); n, número de medidas.

	0 - 5 m	6 - 9 m	10- 12 m
E	0.99	0.98	0.98
A	1	1	1.02
LC	1	0.99	1.04
AMC	1	1	1.01
AC	1	0.99	1.04
n	140	209	160

dentados. Muy pocos individuos dentados se encontraron en otras clases de tamaños, y ninguno fuera del rango de 0.9-1.3 mm. Entre los machos, el 5 % de los individuos era dentado y también tenían un tamaño de cuerpo entre 1.0 y 1.2 mm. Los machos no fueron muy frecuentes (a lo sumo el 2 % de la población) y su tamaño, en nuestras muestras, va desde 0.6 hasta 1.35 mm. Las clases de tamaños más pequeñas (0.6-0.7

mm) tanto de machos como de hembras mostraban algunas veces otra forma de cabeza con un ángulo dorsal apenas perceptible, similar a la descripción dada por Brancelj *et al.*, 1996. Esta forma era, sin embargo, extremadamente rara (< 0.1 %). En las muestras tomadas en noviembre y abril, no se encontraron especímenes dentados, pero al final de mayo, una pequeña proporción de los individuos más pequeños (0.6 mm) mostraba de nuevo el ángulo dorsal o diminutas espinas.

### B) ESTRUCTURA DE TAMAÑOS

Aunque las relaciones alométricas observadas parecen ser bastante invariables, el tamaño del cuerpo si que fue muy variable dentro de la estructura de tamaños de las poblaciones. La estructura de tamaños de la población muestra importantes diferencias entre muestras tomadas en diferentes estaciones del año (Figura 107; Tabla 30). Al final del verano, en septiembre, cuando la densidad de la población es alta, la proporción de adultos es muy alta pero la producción de huevos es muy baja. El tamaño medio de la primera reproducción definido según Lampert (1988) como la clase de tamaño en la cual más del 50 % del porcentaje máximo de hembras es ovígeras, se ha determinado según el método propuesto por este autor. Tanto el tamaño medio de la primera reproducción (1.5 mm) como el tamaño medio de la población son grandes en este mes de septiembre y la proporción de las clases de tamaños más pequeñas (0.6-0.7 mm) es muy baja. En cambio la mayor productividad y una competencia más reducida durante los períodos de mezcla dan origen a otra estructura de tamaños, con una alta fecundidad, un alto porcentaje de juveniles y un tamaño menor de la primera reproducción. Por ello después de la mezcla otoñal en noviembre encontramos un gran cambio, la población estaba predominantemente compuesta por individuos jóvenes, con una alta proporción de clases de tamaño pequeñas, y la fecundidad media era más alta que en septiembre. A principios de primavera, en abril, se observó también que la población estaba dominada por individuos jóvenes, pero la abundancia relativa de hembras ovígeras respecto del total de adultas y el número medio de huevos o embriones en la cámara incubadora (tamaño medio de la camada) era mucho mayor que en las muestras de septiembre y noviembre.

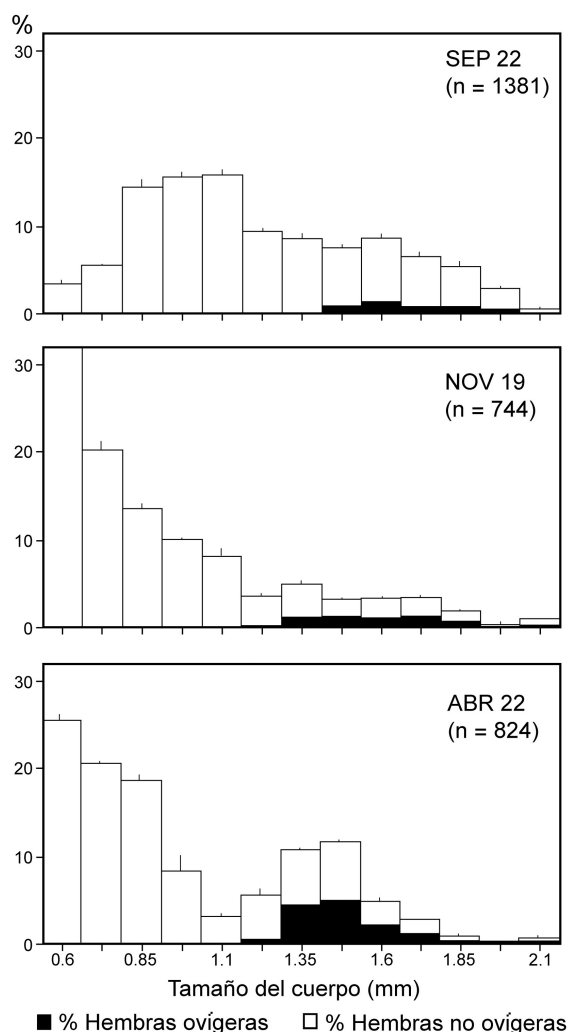


Figura 107. Distribución de la frecuencia del tamaño del cuerpo de *D. longispina* para cada fecha de muestreo. n = número de individuos medidos; las clases de edad están indicadas por el tamaño más pequeño. Las pequeñas líneas verticales indican 1 vez la desviación estándar expresando la variación entre los diferentes perfiles verticales (cuatro en septiembre y dos en noviembre y abril).

La distribución vertical de cuatro clases diferentes de tamaño se muestra en la figura 108 y en la figura 109 están representadas todas las clases de tamaño con mayor detalle a intervalos de tamaño de 122  $\mu\text{m}$ . En ambas figuras se observa que para todos los casos las hembras grandes se encuentran en aguas más profundas que los juveniles. Sin embargo, durante el día, todas las clases de tamaños claramente evitan la superficie en todas las fechas. En septiembre, cuando el lago está estratificado, la población de *Daphnia* muestra una distribución bimodal con picos en 5 y 10 m de profundidad. En noviembre y abril la población de *Daphnia* se encuentra principalmente en capas de



Tabla 30. Algunas características de las condiciones ambientales del lago de El Tobar y de las poblaciones de *Daphnia* en diferentes épocas del año. SD: Desviación estándar.

	SEP-91	NOV-91	ABR-92
Temperatura (°C) (0 m-11 m)	20-17	8.6-8.6	12.6-8.5
Concentración O <sub>2</sub> (mg l <sup>-1</sup> ), (0 m-9 m)	9-7	11-11	9.6-9.6
" " (10 m-11 m)	4-1	11-9	9-9
Secchi (m)	8	3.2	2
Luz incidente			
10 μEm <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> (profundidad, m) <sup>1</sup>	11.7	9	6
1 μE m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> (profundidad, m) <sup>1</sup>	12.8	12	9.3
Conductividad (mS cm <sup>-1</sup> )			
0-9 m	0.6	0.5	0.5
10 m	1.0	0.5	0.5
11 m	2.1	0.8	3.7
Densidad media de <i>Daphnia</i> (ind l <sup>-1</sup> ) <sup>2</sup>	10 (0-11)	1.4 (0-11)	3 (0-6)
Tamaño medio de la 1ª reproducción (mm)	1.48	1.35	1.35
% ♀♀ ovígeras / ♀♀ adultas	12	37	49
Media del tamaño de camada ± 1 SD			
Tamaño medio ± 1 SD	2.20±0.40	3.60±1.10	4.20±1.60
Total de la población	1.29±0.35	0.96±0.33	0.93±0.29
Individuos < 1.2 mm	1.05±0.17	0.86±0.18	0.86±0.14
Individuos > 1.2 mm	1.66±0.20	1.65±0.22	1.55±0.14
Longitud cuerpo/Longitud espina ± 1 SD			
Individuos < 1.2 mm	2.45±0.30	1.89±0.14	2.16±0.33
Individuos > 1.2 mm	2.84±0.46	2.55±0.26	2.37±0.27

<sup>1</sup> Medidas tomadas en días despejados

<sup>2</sup> Paréntesis indica el rango de profundidades (m) donde se encontraban los animales.

agua superiores. La distribución vertical de las clases de tamaños mostraba un fuerte gradiente de tamaño en el cual los individuos más grandes se encontraban los más profundos, especialmente en septiembre. Los análisis de la varianza ANOVA (Tabla 31) revelan un efecto significativo de la profundidad sobre el tamaño medio en todas las colecciones excepto en el muestreo nocturno de abril. La correlación de  $\tau$  Kendall con los mismos datos (Tabla 31) muestra que el tamaño medio aumenta significativamente con la profundidad en septiembre en todas las medidas verticales. Las condiciones atmosféricas fueron muy diferentes en dos de los muestreos de septiembre: el día 22 de septiembre estaba muy nublado después de una breve tormenta durante la noche y el día 23 de septiembre el tiempo era soleado y sin viento. Las correlaciones entre la profundidad y el tamaño del cuerpo fueron mayores durante el segundo día. Las correlaciones en las muestras diurnas de abril y las nocturnas de noviembre también fueron significativas, pero mucho más pequeñas que las de septiembre.

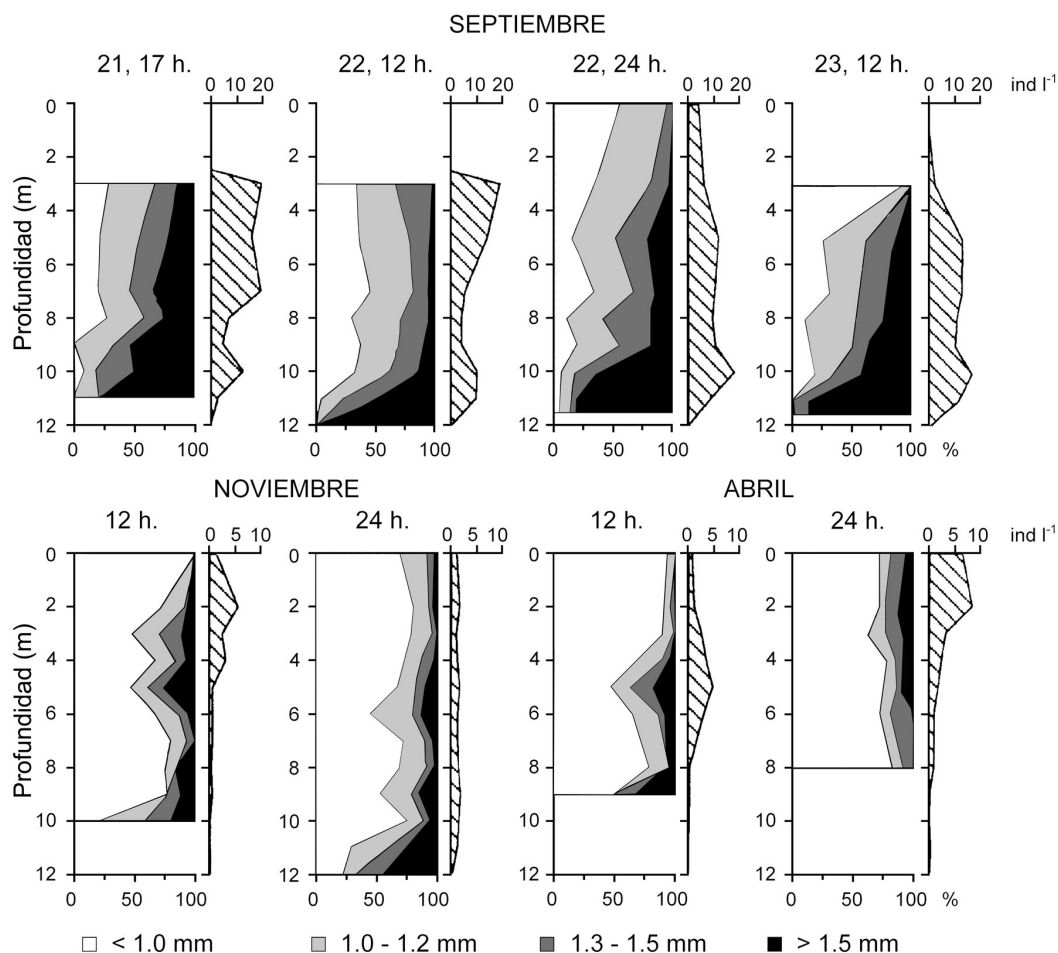


Figura 108. Distribución vertical de cuatro grupos de tamaños (dos para juveniles y dos para adultos) como abundancia relativa (%) y el total de la población de *D. longispina* como ind l<sup>-1</sup>. La distribución en porcentajes no se ha representado cuando el número total de individuos era < 0.2 ind. l<sup>-1</sup>.

La distribución vertical de las clases de tamaños muestra un fuerte gradiente en el cual los individuos más grandes están a mayor profundidad. Esto se observa claramente en la figura 110, donde se han representado las longitudes medias de *Daphnia*, la distribución de los individuos mayores está claramente a mayor profundidad por la noche en las tres fechas de muestreo y en las muestras diurnas de septiembre, mientras que en las muestras diurnas de noviembre y abril encontramos los mayores tamaños en dos profundidades diferentes, a 5 y 10 m. En la figura 111 se muestra que el centro de gravedad en el perfil vertical de las clases de tamaño más pequeñas era generalmente más alto en la columna de agua que el de los individuos más grandes en septiembre. En noviembre y abril, la profundidad media de las diferentes clases de tamaño no difiere mucho, excepto en las muestras nocturnas de noviembre. Las desviaciones estándar de

las profundidades medias (Tabla 32) son bastante similares para todas las clases de tamaños y, como es de esperar, normalmente son más altas por la noche que por el día, con excepción de las muestras del día 22 de septiembre que estaba nublado. Realizamos un análisis de contingencia comparando la distribución vertical de las muestras de mediodía y de medianoche separadamente para cada clase de tamaños para contestar a la pregunta de si nuestros datos ponían de manifiesto migración vertical o no (Tabla 32).

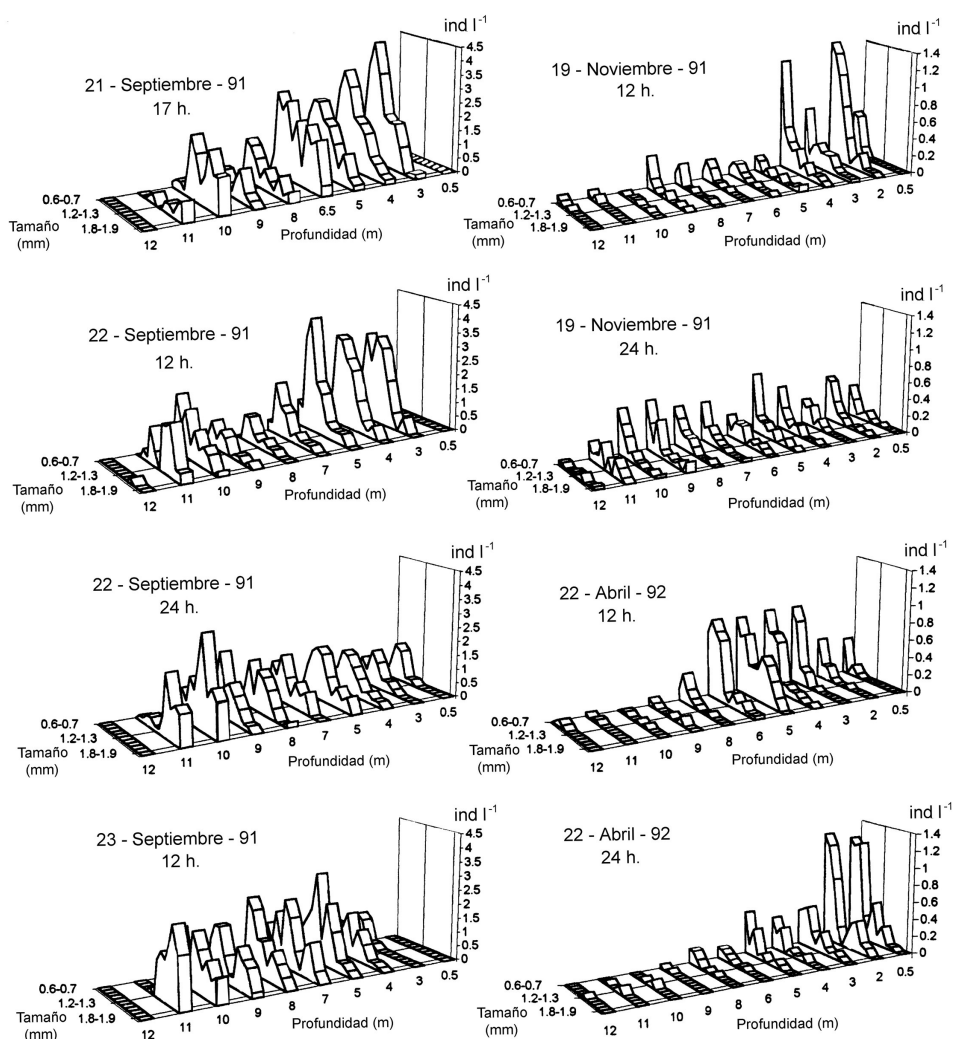


Figura 109. Distribución vertical de las clases de tamaños de *D. longispina* en las fechas y horas indicadas. Las clases de tamaño están hechas a intervalos de 122  $\mu$ m, empezando por 0.6 mm. La línea en 1.2-1.3 mm indica la clase de tamaño más pequeña en la que hay hembras ovígeras. La última clase de tamaños separada también por una línea agrupa juntas a todas las hembras > 1.8 mm.

Tabla 31. Resultados de las ANOVAs de un factor para cada una de las colecciones en el perfil vertical. (1) Resultados de la ANOVA para el tamaño del cuerpo de los individuos de *Daphnia* en las muestras tomadas en diferentes profundidades y (2) resultados para la profundidad de los diferentes individuos distribuidos en las diferentes clases de edad mostradas en la Tabla 32. También se indica la correlación de  $\tau$  Kendall entre la media de los tamaños y la profundidad.

Fecha, hora	(1) Tamaño				(2) Profundidad	
	<i>F</i>	G. L.	<i>p</i>	$\tau$	<i>F</i>	G.L.
21-Sep-91, 17 h	12.03*	( 8, 435)	$0.2 \cdot 10^{-11}$	0.81*	10.31*	(8, 529)
22-Sep-91, 12 h	14.65*	( 8, 322)	$0.2 \cdot 10^{-11}$	0.75*	10.74*	(8, 401)
22-Sep-91, 24 h	22.93*	( 9, 347)	$0.1 \cdot 10^{-11}$	0.85*	12.48*	(8, 383)
23-Sep-91, 12 h	26.35*	( 8, 393)	$0.2 \cdot 10^{-11}$	1.00*	18.09*	(8, 431)
19-Nov-91, 12 h	3.22*	(11, 361)	$0.3 \cdot 10^{-4}$	-0.06	0.56	(8, 365)
19-Nov-91, 24 h	5.49*	(11, 357)	$0.4 \cdot 10^{-8}$	0.60*	3.19*	(8, 361)
22-Abr-92, 12 h	6.96*	(10, 396)	$0.4 \cdot 10^{-10}$	0.45*	0.48	(8, 399)
22-Abr-92, 24 h	1.02	(10, 361)	0.4	-0.09	0.93	(8, 364)

\* Significativo al nivel de significación del 5 % después de la corrección de Bonferroni.

En septiembre, la distribución por la tarde era significativamente diferente de las de mediodía y medianoche para muchas clases de tamaño, mientras que las distribuciones de día y de noche no mostraban diferencias significativas excepto para las clases de tamaño mayores. La clase de tamaños más pequeña nunca mostró diferencias significativas entre las muestras de día y de noche. En noviembre muchas clases de tamaños mostraban diferencias significativas entre los perfiles de día y de noche, incluida la clase más pequeña; la única excepción se dio en las clases de tamaño con un número bajo de individuos. En abril todas las clases de tamaños mostraban diferencias significativas, siendo la única excepción una clase de tamaño con baja densidad (Fig. 107).

En la figura 112 se muestran los coeficientes de extinción de la luz frente a la profundidad media de residencia (PMR) de la población, y se observa claramente una relación proporcional, a mayor coeficiente de extinción menor PMR de la población y conforme disminuye este coeficiente de extinción mayor es la PMR de la población, es decir, cuanto más profundidad alcanza la luz en la laguna, la población de *Daphnia* se sitúa también a mayor profundidad.

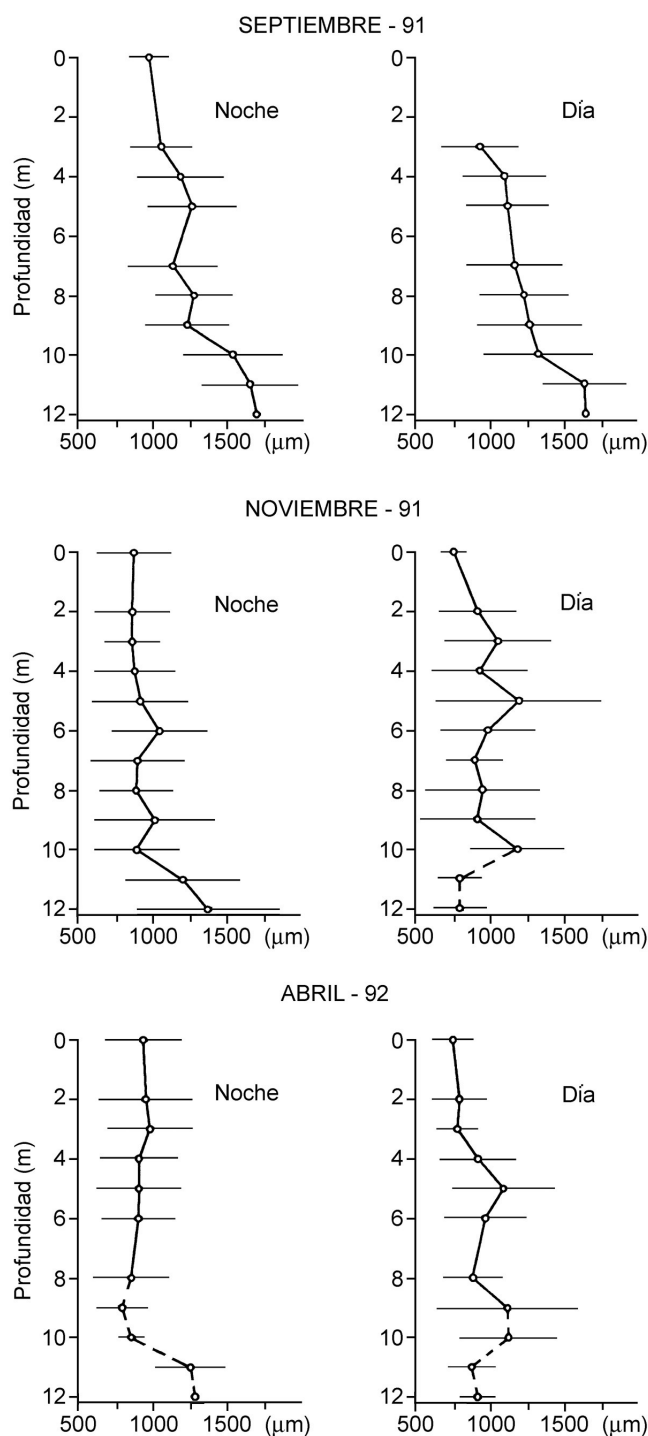


Figura 110. Longitud media de *D. longispina* a lo largo del perfil vertical para las muestras de día y de noche de cada una de las fechas indicadas. (El perfil de día de septiembre corresponde a la media de dos muestreos). Las barras de error indican una vez la desviación estándar. Las líneas discontinuas indican densidades  $< 0.2 \text{ ind l}^{-1}$ .

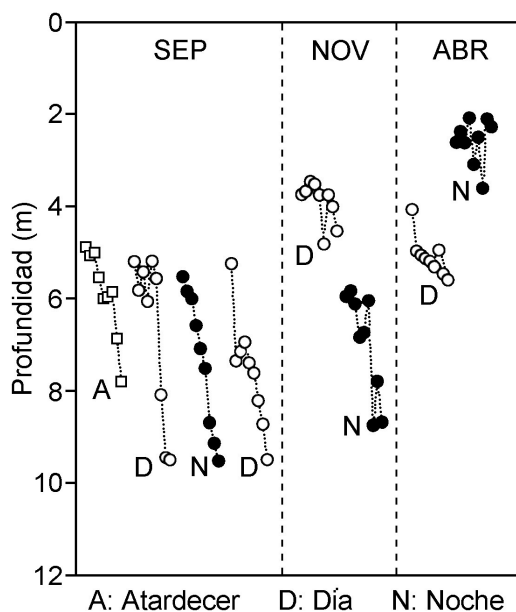


Figura 111. Posición vertical media de las diferentes clases de tamaño de *D. longispina* ordenadas de menor a mayor clase de tamaño para cada fecha de muestreo. Las clases de tamaño están hechas a intervalos de 122  $\mu\text{m}$ , empezando por 0.6 mm, y en el último grupo están todos los individuos  $> 1.7$  mm para septiembre y  $> 1.6$  mm para el resto de los meses. Las desviaciones estándar de las medias trazadas están indicadas en la Tabla 32.

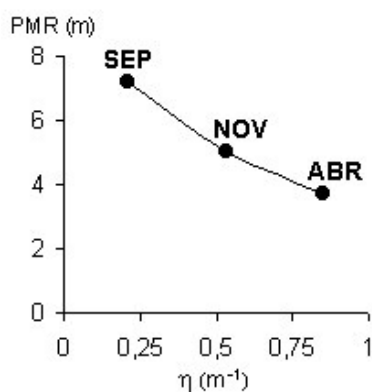


Figura 112.  $\eta$ : Coeficiente de extinción de la luz ( $\text{m}^{-1}$ ) frente a la profundidad media de residencia (PMR, en m) de la población. En las muestras de septiembre se ha utilizado la media de los cuatro muestreos y en noviembre y abril de dos muestreos.

El patrón de migración vertical es claramente distinto en las diferentes fechas de muestreo como muestran las posiciones verticales de las diferentes clases de tamaño y la densidad total en las figuras 108 y 109, así como la figura 113 que muestra las distribuciones de las hembras ovígeras y la 111 en la que se representan las PMR de cada clase de edad. El 22 de abril todas las clases de tamaños muestran un patrón de migración vertical típico, con la población al mediodía localizada entre 3 y 6 m de profundidad, y con los animales migrando hacia 0-2 m por la noche. El pico de la población por la noche estaba a 2 m, profundidad a la que se da el gradiente máximo de temperatura (Fig. 91). Durante el día los valores más altos de densidad se encuentran entre 5 y 6 m de profundidad. En las otras fechas, el rango de profundidades ocupado por la población era mayor. El patrón de migración corresponde a migración crepuscular en septiembre y migración inversa (descenso nocturno) en noviembre (Fig. 111, Tabla 32). La figura 113 muestra que las diferencias en los patrones de migración son incluso más claras cuando solo se consideran las hembras ovígeras. Estos patrones pueden ser el resultado de una asociación mezclada de individuos con diferentes comportamientos migratorios. El patrón de septiembre es el más difícil de interpretar ya que la población muestra una distribución bimodal (Fig. 108). También debemos considerar la variación debida a las condiciones climáticas: en el día 22 nublado y con tormenta la mayoría de las clases de tamaño tienen profundidades medias alrededor de los 5-6 m, mientras que el día 23 de septiembre solo los individuos jóvenes permanecen en estas capas y las otras clases de tamaño migran a aguas más profundas (Fig. 108 y 112). Además, cuando comparamos la distribución en la profundidad durante el día en las diferentes fechas de muestreo, observamos que en septiembre, cuando la penetración de la luz era mayor (ver Tabla 30), la profundidad media de la población (ver Fig. 109) era mucho más profunda que en noviembre y abril, cuando la penetración de la luz era baja.

Tabla 32. Resultados de los tests de contingencia  $\chi^2$  (grados de libertad entre paréntesis) para analizar las diferencias en la distribución vertical entre muestras en diferentes momentos del día, para cada clase de tamaño para el 21, 22 y 23 de septiembre, 19 de noviembre y 22 de abril en el estudio de migración vertical. Para los datos de mediodía se muestran los resultados con el perfil tomado en los días soleados. También se indica la desviación estándar (SD) para las distribuciones de los individuos de cada clase de tamaño con la profundidad. A: Atardecer, N: Noche, D: Día.

$\mu\text{m}$	SEPTIEMBRE								NOVIEMBRE			ABRIL		
	$\chi^2$ (8)				SD				$\chi^2$ (11)			$\chi^2$ (10)		
	21-A/22-N	21-A/23-D	22-N/23-D		21-A	22-D	22-N	23-D	D	N		D	N	
615-737	11.29	6.03	10.18		2.28	2.09	2.19	2.19	66.76*	2.65	3.12	49.86*	1.97	2.05
738-860	40.22*	45.10*	12.52		1.95	2.59	3.15	1.92	27.60	2.72	3.35	96.94*	1.89	2.08
861-983	39.45*	46.49*	16.87		1.88	2.50	3.25	2.16	38.66*	2.38	2.98	81.06*	2.19	2.33
984-1106	24.11*	36.14*	19.44		2.00	2.19	2.93	1.99	50.95*	2.24	2.88	43.16*	1.89	1.55
1107-1229	15.58	19.62	-1.98		2.30	2.95	2.62	1.98	30.23*	2.05	3.44	16.56	0.95	2.33
1230-1352	18.44	22.51	13.94		2.59	2.52	2.57	1.70	15.56	2.82	2.98	42.81*	1.72	2.96
1353-1475	-38.01	27.87*	13.69		2.39	2.73	2.23	2.54	27.15	1.39	2.83	31.73*	0.86	3.14
1476-1598	16.75	11.15	-0.32		2.64	3.16	2.09	2.67	15.01	0.71	4.23	34.34*	1.42	1.42
1599-2152	50.85*	57.84*	44.12*		2.21	2.53	1.78	1.68	29.13*	2.37	2.67	33.62*	1.28	1.19

\* Significativo con un nivel de significación del 5 % después de la corrección de Bonferroni.

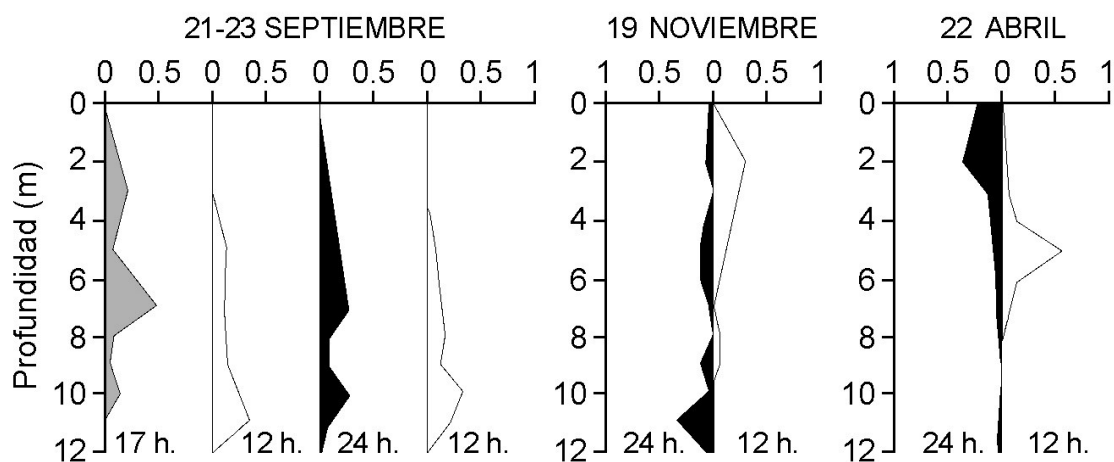


Figura 113. Distribución vertical de las hembras ovígeras de *D. longispina* (abundancia relativa, %) en las diferentes fechas y horas.



## V.2.4. DISCUSIÓN

### V.2.4.1. ESTUDIO GENERAL DE LA COMUNIDAD ZOOPLANCTÓNICA.

La marcada estratificación de los factores físicos y químicos del lago del Tobar va unida a una marcada estratificación de las poblaciones planctónicas, éstas al igual que sucede en muchos otros lagos cársticos se distribuyen heterogéneamente en sentido vertical (ej. Miracle & Vicente, 1983; Miracle *et al.*, 1992; Miracle & Alfonso, 1993; Armengol *et al.*, 1993) asociadas a algunos parámetros que cambian de manera muy acusada en profundidad como son el oxígeno, temperatura o la concentración de clorofila-*a* (ej. Mikschi, 1989; Miracle & Armengol, 1995; Armengol *et al.* 1998; Esparcia *et al.*, 2001). En este lago hay otro factor que cambia de forma abrupta con la profundidad, es la salinidad/conductividad, aunque el cambio más acusado de esta variable tiene lugar a profundidades por debajo del límite de la anoxia, y por consiguiente tiene escaso efecto sobre la mayoría de poblaciones del zooplancton, sin embargo esta característica confiere una cierta originalidad a este lago que lo diferencia de otros lagos cársticos. El Tobar también difiere de los otros lagos estudiados en esta región por su tamaño, ya que sus 67 ha superan ampliamente el tamaño de otros lagos cársticos de la zona (Armengol, 1997), y además a diferencia de muchos otros está conectado con la red hidrológica fluvial. El Tobar también difiere de otros lagos cársticos vecinos en la composición de su zooplancton, en particular por estar entre sus componentes un diaptómido *Arctodiaptomus salinus*. Ésta especie es común en lagunas someras endorreicas salinas (Armengol *et al.*, 1975; Margalef, 1983; Alonso, 1998), como se ha visto también en el capítulo III, pero tiene peculiaridades que lo acercan a la forma encontrada en aguas dulces, por ejemplo en la del lago de Banyoles (Miracle, 1976), que también es de origen cárstico y tamaño relativamente grande. No tenemos datos que nos permitan afirmar que se trata de dos especies distintas, una de aguas saladas y otra de aguas dulces, pues las características utilizadas en las claves taxonómicas no las separan y serían necesarios algunos estudios que permitieran aclarar el estatus taxonómico de la especie. Por otra parte, en el Tobar tenemos la peculiaridad de la cubeta meromítica con un monimolimnion salado, que permite establecer alguna conexión con los organismos típicos de aguas saladas.

Las características del lago en septiembre (estratificación de la columna de agua, gran transparencia, diversidad de grupos de zooplancton, presencia de depredadores

vertebrados e invertebrados) hacen de éste un sistema adecuado para el estudio de la migración vertical y su comparación entre los diferentes grupos del zooplancton. Aunque numéricamente el grupo de zooplancton dominante fue el de los rotíferos, el cálculo de las biomásas de los diferentes grupos de zooplancton, pone de relieve que en términos de biomasa, los crustáceos y en particular los cladóceros fueron los organismos dominantes, y sobre los que se centró este trabajo.

La migración vertical es un comportamiento frecuentemente descrito para muchos y muy diferentes organismos del zooplancton y tanto en medios marinos como lacustres; aunque es ampliamente reconocido que la huida frente a depredadores visuales, en particular peces, es el más importante desencadenante de este fenómeno (Zaret & Suffern, 1976; Lampert & Sommer, 1997). Sin embargo, algunos autores han planteado hipótesis alternativas o complementarias a la depredación por peces para explicar este fenómeno (ej. Bayly, 1986; Lampert, 1989) pues en ocasiones este tipo de depredación no parece suficiente para explicar los movimientos observados, al menos en todos los grupos del zooplancton (Armengol & Miracle, 2000).

Al analizar los movimientos verticales del zooplancton en El Tobar en septiembre la denominada migración inversa (que supone un ascenso y permanencia de los individuos en aguas más superficiales durante el día y un descenso nocturno) es común, afectando en particular a algunas especies de rotíferos y a copépodos principalmente de la especie *A. salinus* (Fig. 97). Este comportamiento ocasionalmente descrito en la literatura relacionada con la migración vertical, ha sido en muchos casos explicado como una reacción de protección frente a depredadores no visuales (Ohman, 1990), aunque también ha sido interpretado para rotíferos en términos de competencia por interferencia (Dumont, 1972). Como ya hemos comentado, en nuestro caso *A. salinus* muestra migración inversa, aunque este comportamiento no es tan evidente en los nauplios; la presencia de las larvas de *Chaoborus* podría ser la responsable de estos movimientos pues en este lago existe una población importante de estos dípteros, por la noche se produce un ascenso de las larvas desde aguas profundas, ya que estos individuos pueden permanecer en anoxia durante el día; hay que resaltar que en El Tobar, durante la noche, estas larvas se encontraron bastante homogéneamente repartidas por el mixolimnion. Neill (1990, 1992) realizó una serie de experiencias con limnocorales en las que puso de manifiesto cómo la introducción de larvas de *Chaoborus* inducía la migración inversa en un copépodo (*Diatomus kenai*), además esta migración no afectaba de igual forma a los diferentes estadios larvarios de los mismos. Por otra parte se ha comprobado

que los rotíferos son la principal fuente de alimento de los primeros estadios larvarios de *Chaoborus* (Neill & Peacock, 1980), además Moore & Gilbert (1987) estudiando la interacción entre estas larvas y distintas especies de rotíferos encontraron que las especies más susceptibles a la depredación por *Chaoborus* eran las especies iloricadas, en nuestras muestras fueron precisamente especies pertenecientes a géneros sin loriga o con loriga blanda (*Synchaeta*, *Polyarthra* y *Trichocerca*) las que muestran este tipo de migración. La menor presencia de rotíferos en superficie durante la noche disminuiría el riesgo de depredación por copépodos que migrasen siguiendo el patrón normal y también reduciría la posibilidad de competencia por interferencia con cladóceros, aspecto que puede llegar a ser importante (Gilbert, 1985).

Las especies que muestran un patrón de migración normal fueron pocas, entre ellas el rotífero *A. ovalis* y el cladóceros *B. longirostris* son las que mayor amplitud de movimiento muestran, sin embargo ambas especies por su pequeño tamaño no parecen especialmente susceptibles a la depredación por peces. En el caso del rotífero, que es un depredador habitual de dinoflagelados, sus movimientos pueden seguir al movimiento de las algas pues estos, al igual que otros flagelados también realizan migraciones verticales (Reynolds, 1984; Jones, 1993); en *Bosmina* su distribución está muy restringida a las capas superiores del epilimnion, por lo que la migración no conlleva un cambio sustancial en las características del ambiente ni evita la depredación visual (hay que recordar que el Secchi en esta época era de 8 m), esto nos invita a pensar en algún otro tipo de explicación como puede ser la protección frente a la radiación UV (Hairston, 1976), que aunque desde que se planteó no ha sido muy aceptada si que podría explicar algunos comportamientos.

También hay otro grupo de organismos que presentaron muy pocos cambios en su profundidad media de residencia, entre éstas destacan algunas especies que se encontraban distribuidas a mayor profundidad (PMR más elevada) como los copépodos de la especie *T. prasinus* y algunos rotíferos; además los movimientos verticales de estas especies parecen bastante atenuados, esta atenuación de la migración con la profundidad también fue observada en la laguna de La Cruz (Armengol & Miracle, 2000) y ponen de manifiesto la importancia de la penetración de la luz en el control de la migración vertical (Dodson, 1990). Entre los organismos que no presentan un patrón claro de migración están también las otras dos especies de cladóceros, *Daphnia longispina* y *Ceriodaphnia dubia*, en ambas se observa que la PMR del primer día está igual o por encima de la de la noche y muy por encima de la del segundo día (Fig. 97),

dado que el primer día fue un día nublado y el segundo tuvo sol, este resultado podría sugerir que ambas especies son más sensibles a la luz o tienen una migración de tipo crepuscular (inician la migración al atardecer) por lo que su PMR del primer día es más elevada. *Daphnia longispina* fue con diferencia el cladóceros más abundante y el organismo del zooplancton que mayor proporción de biomasa representó en este estudio y por eso sus movimientos verticales se analizan con detalle en el siguiente apartado.

Como se ha visto tanto las estrategias respecto a la distribución vertical como las estrategias de migración vertical sufren modificaciones en las diferentes épocas del año, en nuestro caso hemos estudiado las situaciones al final del verano, al final del otoño y en primavera, y se observan notables diferencias, este aspecto ha sido previamente comentado en la literatura (ej. Nauwerck, 1993). Las cuales pueden estar motivadas por cambios en las frecuencias clonales de la población, que lleven a una mayor o menor presencia de clones migradores, pues la importancia de las diferencias entre clones se ha comprobado en este mismo lago (King & Miracle, 1995). Estos cambios pueden estar a su vez controlados por la presencia de depredadores visuales (alevines de peces) y/o no visuales como las larvas de *Chaoborus*, estas presiones de selección pueden también afectar a la estructura de tamaños de la población pues los peces en particular depredan selectivamente los individuos más grandes y más visibles, este punto también se discute a continuación para la población de *Daphnia*.

Para terminar este punto conviene hacer una última reflexión ya que cuando se trata de explicar la migración vertical, la teoría indica que se produce un ascenso nocturno para comer en las “ricas” aguas superficiales. En lagos muy profundos, en los que el hipolimnion está muy apartado de la zona productiva puede ser cierto, pero en otros muchos lagos (como en éste) la zona de refugio durante el día es la zona más “rica” en clorofila del lago (Fig. 90). ¿Por qué entonces llevar a cabo un movimiento migratorio que supone un importante costo energético? Además de las teorías que explican la migración vertical como un ascenso a las “ricas” aguas superficiales en momentos en que los depredadores visuales no pueden actuar, otros factores deben ser también importantes, tal como se ha propuesto por diferentes autores. Una mayor calidad nutricional de las algas más superficiales, el incremento en la cantidad/tamaño de la descendencia que supone pasar un periodo de tiempo a temperaturas más altas (esto constituye la base de la denominada hipótesis de la ventaja demográfica) o la protección frente al efecto de los rayos UV; constituyen otro tipo de argumentos que han sido

también utilizados para explicar la migración vertical, y que deberían tenerse en cuenta en aquellos sistemas donde la mayor parte de productores primarios se concentran en la parte más profunda del hipolimnion no anóxico.

#### V. 2.4.2. ESTUDIO DETALLADO DE LA POBLACIÓN DE *Daphnia longispina*.

Nuestros resultados muestran que en la población de *D. longispina* de El Tobar, hay una considerable variación entre fechas y entre profundidades de la estructura de tamaños, de la fecundidad y del comportamiento migratorio, pero en cambio morfológicamente no varía mucho. Esta misma población de *Daphnia* fue analizada genéticamente usando análisis electroforéticos de isoenzimas y mostraba que las frecuencias clónicas (electromorfos compuestos para los alelos de los *loci* AO, PGM y PGI) eran muy variables. Aunque solo se estudiaron tres *loci*, las frecuencias alélicas de *loci* no selectivos pueden permanecer asociadas con alelos de *loci* que están más relacionados con la eficiencia clonal, ya que recombinaciones entre clones son infrecuentes en las poblaciones partenogenéticas. Estos *loci* alozimáticos pueden ser usados como marcadores. Si bien no somos capaces de diferenciar morfológicamente los individuos que pertenecen a diferentes grupos clonales, los datos aquí presentados se tomaron simultáneamente con los analizados por King *et al.*, (1995) y King y Miracle (1995). En septiembre había dos clones dominantes y de igual abundancia (utilizaremos la palabra clon para designar el electromorfo denominado anteriormente) que juntos constituían el 55% de la población. Estos clones fueron segregados verticalmente, uno se encontraba en aguas poco profundas (pico de densidad sobre los 5 m) y el otro estaba en aguas más profundas (pico de densidad sobre los 10 m) mostrando diferentes patrones de migración. A finales de otoño, en noviembre, el clon más profundo casi desapareció y el clon superficial era el dominante, constituyendo el 53 % de la población. En abril de 1992, la diversidad clonal había incrementado considerablemente y la población estaba dominada por clones diferentes a los encontrados en septiembre y noviembre de 1991. La mayor distancia genética entre la población de abril y las poblaciones de septiembre y noviembre está en concordancia con una mayor diferenciación en las características de la población (Tabla 30) y en los patrones de migración de la población de abril respecto a las otras dos. En un estudio experimental, De Meester (1995) mostró que en *D. magna*, genotipos con diferente comportamiento fototáctico también diferían en rasgos de su ciclo de vida.

De las figuras 107, 113 y en la Tabla 30, se evidencia que cambios en el tamaño medio y el tamaño de los individuos cuando llegan a la maduración (es decir el estadio en que realizan la primera puesta de huevos) no se ajustan a las relaciones inversas de tamaño del cuerpo con la temperatura, uno de los factores abióticos más importantes en la determinación del tamaño, por lo que otros factores como depredación selectiva de tamaños deben estar involucrados. Se ha demostrado experimentalmente que la presión de depredación de invertebrados y peces (Cerny & Bytel, 1991; Macháček, 1991; Mumm, 1997, Riccardi *et al.*, 2002) son factores importantes que controlan la estructura de tamaños de las poblaciones de *Daphnia*. Esto no es solo debido a la eliminación de clases de tamaño seleccionadas, sino también porque la presencia de depredadores induce un cambio fenotípico en el tamaño del cuerpo. Esto también ha sido descrito en estudios de campo comparando lagos con diferente presión de depredación (Gliwicz & Boavida, 1996, Riccardi *et al.*, 2002), encontrándose además que la presencia de diferentes depredadores induce no solo cambios morfológicos sino también cambios de comportamiento (Lysebo, 1995). Desafortunadamente, solo tenemos información indirecta de la depredación de invertebrados y peces sobre *Daphnia* en el lago de El Tobar. Las larvas de *Chaoborus* son abundantes en el lago en septiembre y noviembre, y fueron recogidas tanto en las muestras de red como en las muestras de Van Dorn y Patalas. También sabemos con certeza que el lago contiene una importante población de especies de ciprínidos y trucha cuyos estadios juveniles se alimentan de zooplancton (diversas fuentes).

Nuestros resultados indican que la morfología y tamaño de los individuos de la población de septiembre son esperables como respuesta a la depredación por *Chaoborus*: (1) por ser los neonatos mayores, (2) por tener a la edad de la primera reproducción un tamaño mayor, (3) por la relación alométrica de la anchura de la cabeza y presentar una anchura mayor y (4) por las formas dentadas. Las formas dentadas observadas en verano en el lago de El Tobar indican que *D. longispina* puede estar respondiendo a la depredación de *Chaoborus*, puesto que estas espinas en la cabeza han sido inducidas experimentalmente en otras especies (*D. pulex*, Havel, 1985; *D. hyalina*, Brancelj *et al.*, 1996) y se ha descrito que el hecho de tener estas espinas reduce eficazmente el porcentaje de depredación (Krueger & Dodson, 1981; Tollrian, 1995; Tollrian & Dodson, 1999), además Havel & Dodson (1984) encontraron mayores probabilidades de escape después del contacto con *Chaoborus* en los dáfnidos con

espinas. También se ha observado en un estudio realizado sobre *D. pulex* que la eficacia de este tipo de defensa depende de la densidad de *Daphnia*, la formación de espinas es más ventajosa cuando la densidad de *Daphnia* es menor y disminuye su eficiencia cuando las densidades de población son altas (Jeschke & Tollrian, 2000). Una forma de *Daphnia* muy similar a la de El Tobar fue descrita y dibujada por Smyly (1955), denominándola *D. longispina* forma “minnehaha”, a partir de entonces este nombre fue utilizado dando el nombre a la forma dentada de *D. pulex* (*D. pulex minnehaha*, Herrik). Sin embargo, las espinas de *D. pulex* (ver Havel, 1985) y *D. rosea* (Negrea, 1983b) están ubicadas en zonas algo diferentes, más en el cuello que en la zona dorsal de la cabeza como es el caso de *D. longispina* (Fig. 105) y *D. hyalina* (Brancelj *et al.*, 1996). En el pasado, no se conocía que las formas espinadas podían ser inducidas con la presencia de *Chaoborus* y fueron descritas como diferentes variedades (Gurney, 1923; Johnson, 1952), *D. hyalina var jurassica* y *D. lacustris var vicinia*, el último probablemente sea un sinónimo de *D. longispina*. Smyly (1955) comentó que las formas dentadas de *D. longispina* se encontraban solo en los individuos jóvenes y durante el verano. Riccardi y colaboradores (2002) encontraron que la frecuencia más alta de individuos dentados se daba en las clases de tamaños más pequeñas. Christie (1983) obtuvo clones tanto de formas dentadas como de formas de cabeza redondeada, y mencionó que eran similares a *D. longispina*. Concluyó que debían ser genéticamente diferentes ya que los neonatos de formas dentadas presentaban cabezas claramente angulosas y diferían en otras características (p. ej. tamaño del cuerpo) comparándolas con las formas de cabeza redondeada. Nuestros resultados muestran que en septiembre, cuando se encontraron las formas dentadas, la mayoría de neonatos eran grandes y algunos mostraban cabezas angulosas y que en conjunto la distribución de tamaños muestra una clara tendencia hacia un aumento del tamaño del cuerpo comparado con las otras fechas de muestreo (Fig. 107). El porcentaje relativamente alto de adultos y la baja fecundidad en septiembre (Tabla 30) puede ser explicado por una reducción de disponibilidad de comida en las concurridas aguas a finales de verano. Al mismo tiempo, los huevos grandes y los neonatos grandes son esperables, dado que la “fitness” o eficacia biológica se incrementa con un mayor tamaño al nacer, especialmente bajo condiciones de estrés o bajos niveles de alimento (Tessier & Consolatti, 1989). Ambos factores una mayor depredación y una mayor competencia para los recursos van juntos en las condiciones de septiembre en El Tobar por lo que cualquier carácter que favorezca un mayor tamaño en los descendientes será seleccionado. Por otra parte,

resultados experimentales de estos y otros autores (Tillmann & Lampert, 1984) han mostrado sin embargo que para algunas especies de *Daphnia*, el tamaño cuando alcanzan la madurez es menor bajo condiciones de poco alimento, por lo que los tamaños mayores a la edad de la primera reproducción observados en septiembre son por tanto muy probablemente una respuesta inducida por la depredación de *Chaoborus*. Los datos del lago de El Tobar coinciden con los modelos de asignación de recursos óptimos para el crecimiento y la reproducción en *Daphnia* (Gabriel & Taylor, 1991) prediciendo que la depredación selectiva por invertebrados conduce a un retraso en la edad de la primera reproducción, y este retraso está incrementado cuando la comida está limitada.

Aunque el mayor tamaño del cuerpo en septiembre y la presencia de individuos dentados puede reflejar una respuesta a la depredación de *Chaoborus*, los animales pueden al mismo tiempo estar respondiendo a una depredación visual de alevines. En esta época hay una fuerte y constante tendencia a incrementar el tamaño del cuerpo conforme aumenta la profundidad (Fig. 108). Una estructura similar de tamaños ha sido observada a lo largo del perfil vertical en las poblaciones de *Daphnia* de otros lagos (Wright *et al.*, 1980; Salonen & Lethovaara, 1992; Brancelj & Blejec, 1994) y está atribuida a la depredación de peces.

En el lago de El Tobar, la estratificación térmica es muy fuerte en verano y la luz penetra hasta capas profundas en la columna de agua. Los recursos alimenticios de *Daphnia* están también estratificados, las concentraciones de alimento están en la parte más alta de la termoclina y especialmente cerca de la oxiclina. Hacia final del verano, en la oxiclina hay un ligero incremento de la conductividad y una pequeña inversión térmica, de este modo la temperatura se mantiene bastante alta (Fig. 91). En septiembre, *Daphnia* muestra un pico cerca de la oxiclina, formado principalmente por adultos (Fig. 108). Esto hace pensar que en esta capa de agua no se encuentran los requisitos necesarios para los juveniles, probablemente debido a las bajas concentraciones de oxígeno (Fig. 91). La migración vertical podría ser adicionalmente seleccionada en este caso para tener la descendencia en capas de agua más oxigenadas. Keen (1981) describió que la migración vertical de hembras que llevan huevos en los últimos estados de desarrollo el subir por la noche a aguas más cálidas causa una marcada periodicidad en la liberación de neonatos en esas aguas cálidas superficiales. También en el lago de El Tobar, la salida de los neonatos puede estar estimulada cuando las hembras ovígeras



migran a aguas ligeramente más cálidas, pero considerablemente más oxigenadas. El patrón de migración vertical en septiembre es difícil de interpretar ya que muestra una distribución bimodal enmarcando una segregación vertical de al menos dos genotipos principales, uno migra principalmente en el epi-metalimnion y el otro migra desde la oxiclina hasta el metalimnion (King & Miracle, 1995). Nuestros resultados sugieren una migración asincrónica, pero con una pequeña parte de las poblaciones en los diferentes estratos realizando una migración crepuscular (Fig. 111 y 113, Tabla 32). A finales de verano, cuando las noches comienzan a ser más largas, una migración crepuscular parece ser el comportamiento óptimo para minimizar el solapamiento con *Chaoborus* y los depredadores visuales (Salonen & Lethovaara, 1992).

Después del otoño hay un cambio, los gradientes de temperatura y oxígeno están bien marcados y en capas más profundas, y el lago estaba a igual temperatura y saturado de oxígeno en las capas superiores a 12 m. En noviembre la población de *Daphnia* es genéticamente menos diversa y su densidad es mucho más reducida en comparación con la situación de septiembre. El patrón de distribución vertical sugiere una migración inversa que podría estar atribuida a depredadores no visuales (Ohman, 1990). Las larvas de *Chaoborus* aún se encuentran en las muestras del plancton, considerando que la penetración de la luz ha disminuido sustancialmente (Tabla 30), y la presión de depredación por depredadores visuales es esperable que se haya mermado debido a la alta mortalidad de los alevines y los cambios en sus hábitos alimenticios además de una disminución del metabolismo en aguas más frías. Aunque no se encontraron formas dentadas, esto podría ser debido a que la inducción pueda depender de la temperatura o porque los genotipos susceptibles de la inducción de las espinas hayan sido reemplazados, *D. pulex* necesita temperaturas alrededor de 10 °C para dar lugar a formas espinadas (Havel, 1985) y en El Tobar las temperaturas en noviembre estaban por debajo de este valor en el mixolimnion (8.6 °C, Fig. 91). Si consideramos pues que la presión de depredación por depredadores visuales está disminuida para *Daphnia*, pero no la presión de depredación por *Chaoborus*, éstos mantienen su migración nocturna por lo que la población de *Daphnia* podría evitar a los *Chaoborus* mediante una migración inversa. Presentar variaciones en los caracteres relacionados con el tamaño o la morfología para evitar la depredación de *Chaoborus* no son entonces tan importantes dado que la evitan mediante la migración inversa.

A finales de abril, una incipiente termoclina se establece alrededor de los 2 m y la

transparencia del agua es baja. La disponibilidad de alimento está concentrada en las capas superiores y también por ello la población de *Daphnia*. En las muestras de plancton no observamos larvas de *Chaoborus*. En esta época todas las clases de tamaños presentan una típica migración nocturna. La amplitud de esta migración es pequeña (Fig. 108, 111 y 113), lo cual puede ser el resultado de una solución intermedia que suponga evitar a los peces juveniles mientras intentan maximizar el consumo de recursos. El descenso de la profundidad media por el día según tamaños (Fig. 111) coincide con esta interpretación.

El patrón de migración es más pronunciado en las hembras ovígeras que en las no ovígeras (Fig. 113) Esto también ha sido descrito por Brancelj & Blejec (1994) los cuales observaron mayores amplitudes de migración en las hembras ovígeras cuando comparaban con los inmaduros y con hembras sin huevos.

Si bien hemos interpretado nuestras observaciones como migración crepuscular, migración inversa o migración nocturna dependiendo de las fechas de muestreo, en todos los casos parte de la población puede presentar un comportamiento diferente. Esto es especialmente evidente en septiembre. También en las otras fechas, sin embargo, algunos individuos aparentemente migran con un patrón diferente al de la mayor parte de la población. La persistencia de esta variabilidad puede ser importante para permitir a *D. longispina* hacer frente a los cambios estacionales. La hipótesis propuesta por De Meester (1994a) de que los genotipos de *Daphnia* con diferente distribución vertical y/o comportamiento migratorio pueden coexistir en poblaciones naturales, coincide con nuestros resultados sobre la población de *Daphnia* del lago de El Tobar, sabiendo que es diversa clonalmente.

#### V.2.4.3 COMENTARIO FINAL

La migración vertical del zooplancton es un fenómeno muy complejo y que afecta a una amplia variedad de grupos taxonómicos y de organismos que tienen muy variadas características ecológicas y aunque en la mayoría de los casos (o en los organismos más estudiados) la huida frente a depredadores visuales sea el principal responsable de este comportamiento, otras causas (depredación no visual, defensa frente a rayos UV, demografía) pueden ser también importantes en otros organismos. Además, como se ha

puesto de manifiesto en este trabajo, el estudio de la población en conjunto puede enmascarar los movimientos de grupos particulares de la población, como sucede en el caso de *D. longispina*; o como puede suceder en los copépodos si no estudiamos por separado los distintos estadios de desarrollo. Del mismo modo se conoce la existencia de importantes diferencias genéticas dentro de las poblaciones, estas diferencias también pueden afectar al comportamiento migrador, si los clones que presentan migración son minoritarios, al estudiar la población en conjunto se podrían encontrar movimientos migratorios de muy poca amplitud que no se corresponden con la situación real, es decir unos pocos individuos que presentan importantes migraciones cuyo efecto aparece diluido entre la gran masa de no migradores.



## **VI. CONCLUSIONES GENERALES**



## VI. CONCLUSIONES GENERALES

1. Las especies de crustáceos de las diferentes lagunas estudiadas en la región de Castilla-La Mancha (45 cladóceros, 5 anostráceos y 32 copépodos) son en su mayor parte o de amplia distribución o las mismas que se encuentran en otros lagos europeos, pero hay algunas con interés biogeográfico. En las lagunas saladas se encuentra un grupo de especies de carácter estepario-salino que son especies antiguas que presentan afinidades con el este de Europa (disyunción E-W) como *Branchinecta orientalis*, *Branchinella spinosa*, *Branchinectella media* o de carácter circunmediterránea como *Daphnia mediterranea*, *Arctodiaptomus salinus*, *A. wierzejskii* o endémicas como *Alona salina*. Por otro lado las aguas temporales dulces tienen también una fauna especial de especies de distribución restringida como *Ephemeroporus phintonicus* y *Hemidiaptomus roubaui lauterborni* y la endémica *Mixodiaptomus ortizi*. Las lagunas permanentes dulces no presentan faunas tan especiales pero se pueden destacar las especies *Lathonura rectirostris* y *Cyclops vicinus*, por ser primeras citas en la Península Ibérica y especies raras en Europa como *Phrixura leei*.

2. En las 45 lagunas estudiadas se diferencian claras asociaciones de especies de cladóceros, copépodos y anostráceos relacionadas con las diferentes tipologías de las lagunas, y mediante técnicas de estadística multivariante se han definido las siguientes asociaciones características de cinco tipos y dos subtipos de ambientes: Tipos I y Ib lagunas permanentes cársticas de aguas dulces duras sin flujo importante de agua (Ib lagunas de pequeñas dimensiones y fluctuaciones de nivel), tipos II y IIb lagunas cársticas permanentes de aguas dulces duras con un flujo importante de agua superficial, (IIb subtipo de la zona de El Tobar), tipo III lagunas temporales de aguas dulces y blandas, tipo IV lagunas permanentes subsalinas e hiposalinas de baja salinidad y tipo V lagunas temporales salinas.

3. Se da una significativa correlación negativa entre la riqueza de especies y la salinidad, tanto para los cladóceros y copépodos por separado como para el conjunto de éstos, pero solo a partir de un determinado nivel de salinidad y considerando un rango amplio de salinidades. La riqueza de especies en los rangos subsalinos, es decir, en aquellos ambientes en el extremo de las aguas dulces y de las aguas saladas es notablemente inferior a lo que correspondería por su relación con el gradiente de

salinidad. La riqueza de especies y la diversidad es generalmente mayor en las muestras de primavera que en las de otoño.

4. De los resultados de los Análisis de las Componentes Principales (PCA) efectuados con el conjunto de los datos de abundancias relativas de copépodos y cladóceros en 45 lagunas estudiadas se puede concluir que la temporalidad y la salinidad son los factores que explican la mayor cantidad de varianza de dichos datos. Sin embargo, en los PCAs realizados con los datos solo de los cladóceros separaban además las aguas dulces con y sin flujo de agua, variación asociada con un mayor o menor desarrollo de los macrófitos respectivamente, mientras que los PCAs de los datos solo de copépodos separaban más claramente las lagunas de salinidades intermedias y dentro de éstas las permanentes de las temporales.

5. El zooplancton de la laguna de La Cruz muestra cambios estacionales de la abundancia relativa de los distintos grupos, con alternancia de cladóceros y copépodos desde la primavera hasta mediados de verano y teniendo los rotíferos abundancias relativas mayores desde el final del verano y durante el periodo de mezcla otoño-invernal. Las tres especies de cladóceros y las dos especies de ciclópodos encontradas en esta laguna presentan distribuciones alternantes dentro de cada grupo y aunque normalmente coexisten sus máximos poblacionales nunca coinciden. Los copépodos presentan poblaciones permanentes siendo *Tropocyclops prasinus* el dominante, mientras que la presencia de las especies de cladóceros está más restringida a determinadas épocas, siendo el cladócero más abundante *Diaphanosoma brachyura* de presencia estival.

6. Hay una variación interanual marcada en las especies de crustáceos planctónicos en la laguna de La Cruz, *D. brachyura* ha aumentado su abundancia y periodo de presencia a lo largo de los tres años del estudio, mientras que *Ceriodaphnia dubia* y *Daphnia longispina* han disminuido su población, especialmente *D. longispina* que en los años 80 era la especie de cladócero dominante ha mostrado un drástico decrecimiento en el segundo año de estudio respecto del primero hasta casi desaparecer en el tercer año. *Cyclops abyssorum* ha aumentado su población a lo largo de los tres años de estudio, mientras que *T. prasinus* prácticamente se ha mantenido estable.



7. Las cinco especies de crustáceos planctónicos de la laguna de La Cruz, presentan una estructurada distribución vertical, situándose los cladóceros, especialmente *C. dubia*, los copepoditos y adultos de copépodos, especialmente los de *C. abyssorum*, en la parte más baja de metalimnion en la época estival, cuya profundidad va siendo mayor a medida que avanza el periodo de estratificación. Por otro lado los nauplios de los copépodos se sitúan en el epilimnion. Las especies dominantes: *T. prasinus* y *D. brachyura*, ocupan también el epilimnion y muestran distribuciones más superficiales que las otras especies. Y durante los periodos de mezcla, las especies que viven en esta época se distribuyen por toda la columna.

8. Los ciclos vitales encontrados para las especies planctónicas de la laguna de La Cruz son coincidentes con las de otros lagos. El periodo de crecimiento de *D. brachyura* y *C. dubia* va desde primavera hasta verano, mientras que *D. longispina* presenta dos periodos reproductivos uno en invierno y otro en verano. Las dos especies de copépodos tienen periodos de crecimiento más marcados en invierno y primavera, con uno o más pulsos estivales, presentando más de una generación estival y probablemente solo una durante el periodo frío.

9. La diversidad de los crustáceos planctónicos de la laguna de La Cruz se incrementa con la profundidad durante el periodo de estratificación mostrando la distribución de las poblaciones una heterogeneidad espacial a lo largo del perfil vertical. Al final de este periodo la diversidad ha disminuido mucho en superficie y más adelante conforme se produce la mezcla otoño-invernal se incrementa en superficie y disminuye en profundidad. La diversidad varía también siguiendo un ciclo anual, siendo máxima en verano y mínima en invierno.

10. El fenómeno de precipitación de carbonato cálcico en la laguna de La Cruz, influencia la profundidad media de residencia de los crustáceos planctónicos que se sitúan a una profundidad menor que antes y después de que suceda este fenómeno. Esto puede estar causado por la situación de las poblaciones fitoplanctónicas que migran a capas más superficiales cuando se produce este fenómeno, debido a la disminución de la luz por el gran incremento de la turbidez del agua.

11. El efecto del fenómeno de precipitación sobre la abundancia de los crustáceos planctónicos depende de las especies, *D. brachyura* sufre un fuerte detrimento de la población mientras que *C. dubia* al situarse más profundamente en el perfil vertical, parece estar favorecida por éste, por otro lado la densidad de población de las dos especies de copépodos no parecen estar afectadas por este fenómeno.

12. En la zona litoral de la laguna de La Cruz se encuentran, además de las cinco especies planctónicas, 15 especies exclusivamente litorales, 9 cladóceros y 6 copépodos. Hay una alternancia estacional en los distintos grupos, siendo los cladóceros litorales más abundantes en las épocas frías, finales de otoño-invierno, mientras que los copépodos son más abundantes en verano y por otra parte el grupo de los rotíferos es más abundante desde final de verano a principios de otoño.

13. La asociación de especies de cladóceros encontrada en la zona litoral es la característica de climas relativamente cálidos, con mayor o menor fluctuación del nivel del agua y con una zona de vegetación litoral poco desarrollada. *Acroperus neglectus* es la especie dominante, y se desarrolla preferentemente en las zonas con macrófitos durante los meses fríos. Las especies subdominantes tienen máximos acoplados justo en las épocas en las que esta especie dominante decrece.

14. Las diferentes zonas de litoral de la laguna de La Cruz no muestran una heterogeneidad suficiente para suponer diferencias en las asociaciones de cladóceros ni en las de copépodos. La composición de especies litorales es prácticamente la misma en todas las zonas, siendo el número de especies mayor en invierno. La diversidad de especies de cladóceros litorales es mayor en las zonas con *Scirpus*, mientras que la correspondiente a los copépodos litorales es mayor en las zonas con *Myriophyllum*, esto es debido principalmente a la componente de equitabilidad.

15. Tanto los cladóceros como los copépodos litorales de la laguna de La Cruz están afectados por los procesos lacustres, favorecidos por la mezcla vertical que fertiliza las capas superficiales del lago y desfavorecidos por la estratificación y la precipitación de carbonato cálcico.

16. La zona litoral de la laguna de La Cruz es invadida por especies planctónicas a principios de primavera, pero durante el verano rehuyen esta zona para evitar la depredación por larvas de insectos y alevines, excepto durante el fenómeno de precipitación de carbonatos que reduce la visibilidad y obstaculiza la depredación, pero cuando este fenómeno desaparece los organismos planctónicos regresan a la zona central de la laguna.

17. Los restos de los organismos planctónicos se conservan mejor en trampas de sedimentación que contienen formol que sin él, siendo los restos de los cladóceros planctónicos más persistentes que los de los copépodos por lo que los copépodos litorales no fueron detectados en las trampas de sedimentación. Los quidóridos se preservan mejor que los cladóceros planctónicos debido a la vulnerabilidad de los restos de estos últimos. Las condiciones ambientales durante y después de la deposición, de las cuales depende la descomposición pueden alterar significativamente las proporciones de los restos de los diferentes grupos de organismos en los registros sedimentarios, sobretodo la relación entre cladóceros litorales / planctónicos, utilizada en paleolimnología como indicadora del desarrollo litoral.

18. El transporte de los restos de los quidóridos de la zona litoral de la laguna de La Cruz hacia el centro ocurre en gran parte por las zonas de gradiente de aguas profundas justo por debajo de las capas más bajas del metalimnion, vía picnoclinas, especialmente la quimioclima o la interfase óxico-anóxica.

19. La sedimentación en La laguna de La Cruz está marcada por los procesos lacustres propios de este lago, dándose dos pulsos principales de sedimentación: (1) cuando tiene lugar la mezcla vertical, periodo en el que hay más lluvias y durante el cual se produce una resuspensión de material de las paredes de la cubeta que luego se resedimenta en las zonas más profundas y (2) cuando sucede el fenómeno de precipitación de carbonatos que favorece la deposición del material suspendido en las interfases.

20. Los cladóceros de la laguna de La Cruz realizan una típica migración normal, ascendiendo por la noche a capas más superficiales y permaneciendo por el día en capas más profundas. Mientras que los copépodos presentan diferentes patrones, los

copepoditos y los adultos de *C. abyssorum* muestran migración inversa, mientras que los nauplios muestran migración normal excepto el día del fenómeno blanco. Y *T. prasinus* muestra diferentes patrones de migración según los estadios y según las fechas, los copepoditos y los adultos presentan el mismo patrón para las mismas fechas, pero los nauplios presentan un patrón inverso a éstos cuando se da el fenómeno blanco.

21. La mayor amplitud de migración se da en las especies de mayor tamaño, tanto en los cladóceros como en los copépodos. Y hay una clara relación directa entre la amplitud de migración y la transparencia del agua en los cladóceros, conforme aumenta la transparencia del agua mayor es la amplitud de migración, teniendo pues el fenómeno blanco un claro efecto en la amplitud de migración. En los copépodos no hay tal relación.

22. El número de organismos del zooplancton en las muestras recogidas por la noche es generalmente mayor al número en las recogidas por el día, explicable por movimientos hacia y desde las orillas, deducible del análisis del desplazamiento del zooplancton mediante trampas, puesto que se capturan organismos en las trampas de migración situadas horizontalmente. Por otro lado el número de organismos encontrados en estas trampas pero situadas para capturar organismos que bajan es superior a los capturados en las trampas en posición de subida, lo que es debido a las pautas de comportamiento de estos organismos.

23. En la laguna de El Tobar las poblaciones zooplanctónicas presentan una marcada estratificación vertical. Las dos especies de copépodos principales *A. salinus* y *T. prasinus* no mostraron ningún patrón de migración en ninguna época y en la especie *Cyclops abyssorum* también presente en el lago, no se pudo observar la migración vertical debido a su baja densidad de población. En las tres especies de cladóceros, *D. longispina*, *Bosmina longirostris* y *C. dubia* los patrones de migración varían según las épocas, de acuerdo con las condiciones ambientales y especialmente de los cambios en la presión de depredación.

24. La población de *D. longispina* de El Tobar es la que presenta comportamientos de migración vertical más claros y los patrones cambian dependiendo de los depredadores existentes en las diferentes estaciones del año, presentando migración

crepuscular cuando tiene que evitar simultáneamente a los depredadores visuales (peces) y a los no visuales (*Chaoborus*), migración inversa para evitar a *Chaoborus* y migración normal para evitar a los peces.

25. A pesar de conocer que la población de *D. longispina* de El Tobar es diversa genéticamente no se han detectado variaciones morfométricas que permitan diferenciar estos genotipos. Pero los tamaños medios del cuerpo y el tamaño a la edad de la primera reproducción de los individuos cambian en las diferentes épocas del año, estando esto relacionado con la presión de depredación por parte de *Chaoborus*. También *D. longispina* en los momentos de mayor depredación por *Chaoborus*, presenta espinas dorsales como mecanismo de defensa.

## VI. CONCLUDING REMARKS

1. Many of the crustacean species found in the studied lakes of Castilla-La Mancha region (45 cladocerans, 5 anostraceans and 32 copepods) either show a wide distribution in the area or are species commonly found in other European lakes, but there are some with biogeographical interest. In salt lakes we found a group of species with a marked steppic and saline character and with high biogeographical interest, such as ancient species with connections to Eastern Europe (E-W disjunction); these include *Branchinecta orientalis*, *Branchinella spinosa* and *Branchinectella media*. Other species show a circum-Mediterranean distribution, such as *Daphnia mediterranea*, *Arctodiaptomus salinus* and *A. wierzejskii*, or are endemics only present in the Iberian Peninsula, such as *Alona salina*. On the other hand, temporary freshwaters present a crustacean fauna composed of species with a restricted distribution, such as *Ephemeroporus phintonicus* and *Hemidiaptomus roubauilauterborni*, or endemic species such as *Mixodiaptomus ortizi*. Permanent freshwater lakes do not hold a especial faunal composition, but the presence of several species in these habitats is remarkable, including *Lathonura rectirostris* and *Cyclops vicinus*, two species that had not been found in the Iberian Peninsula hitherto. In these lakes, is also remarkable the finding of *Phrixura leei*, an american species which is rarely found in Europe.

2. There are clear species associations of cladocerans, copepods and anostraceans related to environmental conditions in the 45 studied lakes. Using multivariate statistical methods, we can define several associations related to the corresponding habitat types (five types and two subtypes): Types I and Ib include permanent karstic hard-freshwater lakes with low or negligible water flow (Ib includes small lakes with important changes in water level). Types II and IIb include permanent karstic hard-freshwater lakes with remarkable surface water flow, (IIb subtype corresponding to El Tobar area). Type III is related to temporary soft-freshwater lakes. Type IV includes permanent subsaline and low saline hiposaline lakes. Type V includes temporary salt lakes.

3. A significant negative correlation is found between species richness and salinity, either for cladocerans and copepods considered separately or together. But this correlation is clear only when a wide range of salinities is included and over a particular value. Species richness in subsaline environments, *i.e.* in those environments with

salinity near the boundary between fresh and saline waters, is notably lower than values expected from the theoretical relation between salinity and species richness. Species richness and diversity is usually higher in spring than in autumn samples.

4. The results obtained from the application of Principal Components Analysis (PCA) to the relative abundance of copepods and cladocerans in 45 lakes show that two environmental factors, seasonality and salinity, are the most important in explaining the variability of species data. However, if we use only cladocerans in PCA, it comes out a clear separation between freshwater lakes with water flow and those without water flow. This factor is correlated with the development of macrophytes (higher development in lakes with water flow). Furthermore, results of PCA applied to copepod data alone show a clearer separation of lakes with intermediate salinities and, within these, permanent water bodies are separated from temporary ones.

5. The zooplankton groups in Lake La Cruz show changing seasonal relative abundances, which alternate between copepods and cladocerans, from spring to mid-summer. On the other hand, rotifers have higher relative abundances from late summer and during the mixing period of autumn and early winter. Three cladoceran species and two species of cyclopoids were found in this lake. For each of these two crustacean groups, population peaks of different species never coincide, but they do co-occur. Copepods show permanent populations, dominated by the species *Tropocyclops prasinus*. The presence of Cladoceran species, however, is restricted to particular seasons, and the most abundant species of this group is *Diaphanosoma brachyura*.

6. There is a marked interannual variability with respect to planktonic crustacean species composition in Lake La Cruz. *D. brachyura* has increased both in abundance and length of its period of occurrence throughout the three-year period of study. Conversely, the populations of *Ceriodaphnia dubia* and *Daphnia longispina* have decreased. Particularly, *D. longispina*, which during the 80's was the dominant cladoceran species, has suffered a drastic population decline during the second year studied and has nearly disappeared the third year of study. The population of *Cyclops abyssorum* has progressively increased throughout the study period, whereas *T. prasinus* has maintained nearly stable population densities in the three studied years.

7. The planktonic crustaceans found in La Cruz show a clear vertical segregation. Cladocerans, particularly *C. dubia*, and copepodites plus adult copepods, particularly *C. abyssorum*, are situated in the lowest part of the metalimnion in summer, whose lower limit progressively deepens throughout the stratification period. On the other hand, copepod nauplii are distributed in epilimnetic waters. The dominant species *T. prasinus* and *D. brachyura* also occupy the epilimnion of the lake, and show distributions closer to the surface than other species. During overturn periods, the species present are distributed through the entire water column.

8. The planktonic crustacean species living in Lake La Cruz show life-cycles patterns similar to those described for the same species in other lakes. *D. brachyura* and *C. dubia* show a growth period spanning between spring and summer, whereas *D. longispina* show two growth periods, one in winter and again in summer. Copepod species show more marked reproductive periods in winter (*C. abyssorum*) or spring (*T. prasinus*), with one or two periods more in summer. They present several summer cohorts and probably only one cohort during the cold seasons.

9. In Lake La Cruz, the diversity of planktonic crustaceans increase with water depth during the stratification period and the species distribution show a vertical heterogeneity along the water column. Towards the end of this period, diversity has reduced notably near the surface. Later on, with autumn-winter overturn, diversity increases near the surface and declines in deeper parts of the lake. In addition, diversity also varies following an annual cycle, with maximal values in summer and minima in winter.

10. The events of calcium carbonate precipitation in Lake La Cruz, influence the residence mean depth of planktonic crustaceans, which become distributed at a shallower depth than before and after these phenomena occur. This change may be caused by the distribution of phytoplanktonic populations, which rise to shallower habitats during these events, in response to light reduction due to the great increase in water turbidity.

11. The effects of the carbonate precipitation phenomena on planktonic crustacea abundance depend on the species. *D. brachyura* suffers an intense populations decline,



whereas *C. dubia*, which dwell at deeper habitats, seem to be affected positively. It is remarkable that the population densities of the copepod species present in the lake do not suffer important effects at all due to these phenomena.

12. In addition to the five planktonic crustacean species, we found 15 exclusively littoral species, 9 cladoceran and 6 copepod species. There are seasonal alternations among both groups, in a way that littoral cladocerans are more abundant during cold periods (late autumn-winter), and littoral copepods are more abundant in summer. In addition, rotifers are more abundant between the end of summer and the beginning of autumn.

13. The cladoceran species association found in the littoral of Lake La Cruz is characteristic of areas with relatively warm climate, water bodies with some water level fluctuation and a poor development of littoral vegetation. *Acroperus neglectus* is the dominant species and its populations develop preferentially in areas with dense macrophyte cover during cold months. Subdominant species have population peaks just in periods when *A. neglectus* is less abundant.

14. The different areas of the littoral of Lake La Cruz do not present enough heterogeneity to provoke high differences between sites with respect to cladoceran or copepod associations. The specific composition is therefore very similar in all sites of the littoral, although species richness changes seasonally and it is higher in winter. Species diversity of littoral cladocerans is higher in areas with *Scirpus* than in other areas. For littoral copepods, diversity is higher in areas with *Myriophyllum*. This is mainly due to the effect of equitability.

15. Lacustrine processes produced in Lake La Cruz notably affect littoral populations of both cladocerans and copepods. They are favoured by vertical overturn, which fertilise upper layers of the water column, and disfavoured by stratification and calcium carbonate precipitation events.

16. The littoral zone of Lake La Cruz is invaded by planktonic species in early spring, but during summer these species leave the littoral zone in order to avoid predation by insect larvae and juvenile fishes, except during the carbonate precipitation

phenomena, which reduce visibility and consequently predation risk. When these whiting phenomena disappear, planktonic organisms return to the central zone of the lake.

17. Remains of planktonic organisms are better conserved in sedimentation traps with formaline than in traps without formaline. Remains of planktonic cladocerans persist longer than copepods and remains of littoral copepods were not found in the traps. Remains of chydorids are better preserved than those of planktonic cladocerans, the later are softer and hence more vulnerable. Environmental conditions during and after deposition, which are affecting decomposition processes, can significantly affect the proportions of remains belonging to different species in sedimentary records, particularly the littoral/planktonic cladocera ratio, which is widely used in palaeolimnology as an indicator of littoral habitat development.

18. Chydorid remains are transported from the littoral zone of Lake La Cruz to the centre of the lake mainly through deep waters with marked density gradients, i. e. through pycnoclines, such as the chemocline or the oxic-anoxic interface.

19. Sedimentation in Lake La Cruz is largely controlled by intrinsic lacustrine processes. More intense sedimentation pulses occur: (1) When vertical overturn takes place, at this period rains are more abundant and the bottom material of the walls of the basin is resuspended and later sedimented in the deepest areas of the lake. (2) When carbonate precipitation phenomenon occur, this affects positively the deposition of suspended material on the interfaces.

20. Cladocerans in Lake La Cruz undertake normal diel vertical migration, ascending during the night to layers near the surface, and remaining at deep layers during day hours. Copepods show various migration patterns. Adults and copepodites of *C. abyssorum* show a reverse migration pattern, whereas nauplii show a normal migration except during the whittings. *T. prasinus* show different migration patterns depending on growth instar and date. In this case, adults and copepodites present the same pattern but nauplii behave differently to them during whiting events.

21. The widest migration range is shown by the largest species, both in cladocerans and copepods. In cladoceran there is a clear direct relationship between migration range and water transparency: at higher transparency values, the migration range is wider. Consequently, whiting phenomena have an important effect on migration range. No such relationship could be detected for copepods.

22. In general, zooplankton numbers of individuals are higher in samples collected during the night than those collected during the day. Lateral movements between the lakeshores and the centre of the lake can explain this. The analysis of traps disposed to collect individuals displacing horizontally supports this conclusion. The zooplankton numbers found in traps collecting organisms moving downwards is higher than in traps for the collection of individuals moving upwards. This can be explained by the behavioural patterns of these animals.

23. Zooplanktonic populations in Lake Tobar show a marked vertical stratification. The dominant copepods, *Arctodiaptomus salinus* and *Tropocyclops prasinus* did not show any diel vertical migration pattern at any season. The migratory behaviour of the less common *Cyclops abyssorum* could not be analysed due to too low population densities. All three cladoceran species present in the plankton of the lake, *Daphnia longispina*, *Bosmina longirostris* and *Ceriodaphnia dubia* show migration patterns that vary seasonally depending on environmental conditions and particularly on changes in predation pressure.

24. Among cladocerans, *Daphnia longispina* is the species in Lake El Tobar that show the clearest vertical migration behaviour. Its migratory patterns vary seasonally in response to the abundance of different predators. It shows reverse migration when maximal predation risk comes from the abundance of non-visually acting predators such as *Chaoborus*, normal migration pattern when predation risk is due to the abundance of visual predators (fishes), and twilight migration when both type of predators are to be avoided.

25. Despite that the population of *D. longispina* in Lake Tobar is genetically diverse, we could not detect morphological traits that could let us distinguish the different genotypes. It was detected, however, that mean body size and size at

maturation of individuals change seasonally, a fact that can be related to *Chaoborus* predation pressure. Moreover at periods of highest *Chaoborus* predation pressure individuals of *D. longispina* develop also dorsal spines as a defence mechanism.

## **VII. BIBLIOGRAFÍA**



## VII. BIBLIOGRAFÍA

- Adrian, R., 1987. Viability of phytoplankton in fecal pellets of two cyclopoid copepods. Arch. Hydrobiol. 110: 321-330.
- Adrian, R. & T. M. Frost, 1993. Omnivory in cyclopoid copepods: Comparisons of algae and invertebrates as food for three differently sized species. Journal of Plankton Research 15: 643-658.
- APHA - AWWA - WPCF, 1992. Standard methods for the examination of water and wastewater. 18<sup>th</sup> edition. American Public Health Association. Washington D. C.
- Alonso, M., 1978. Nuevos hallazgos de anostráceos (Crustáceos: Eufilópodos) en España. Oecologia Aquatica, 3: 211-212.
- Alonso, M., 1984. The genus *Mixodiaptomus* Kiefer, 1932 (Copepoda, Diaptomidae) in Spain. Hydrobiologia 118: 135-146.
- Alonso, M., 1985 (a). A survey of the Spanish Euphyllopoda. Miscelanea Zoologica 9: 179-208.
- Alonso, M., 1985 (b). Las lagunas de la España peninsular: Taxonomía, ecología y distribución de los cladóceros. Tesis doctoral. Universidad de Barcelona. Barcelona.
- Alonso, M., 1990. Anostraca, cladocera and copepoda of Spanish saline lakes. Hydrobiologia 197: 221-231.
- Alonso, M., 1991. Review of Iberian Cladocera with remarks on ecology and biogeography. Hydrobiologia 225: 37-43.
- Alonso, M., 1996. Crustacea, Branchiopoda. In Fauna Ibérica, vol. 7. Ramos, M. A. (Eds.), Museo de Ciencias Naturales.CSIC. Madrid. 486 pp.
- Alonso, M., 1998. Las lagunas de la España peninsular. Limnetica 15: 1-176.

- Alcorlo, P., 1999. Redes tróficas en lagunas salinas temporales de la comarca de Los Monegros (Zaragoza). Tesis Doctoral. Departamento de Ecología. Universidad Autónoma de Madrid.
  
- Alcorlo, P., P. Díaz, J. Lacalle, A. Baltanás, M. Florín, M. C. Guerrero and C. Montes, 1997. Sediment features, primary producers and food web structure in two shallow temporary lakes (Monegros, Spain). *Water, Air and Soil Pollution* 99: 681-688.
  
- Amoros, C., 1984. Introduction pratique a la systematique des organismes des eaux continentales françaises, 5. Crustacés Cladocères. *Bulletin mensuel de la Société Linnéenne. Lyon*. 53<sup>e</sup> année, n° 3 et 4.
  
- Arévalo, C., 1916. Introducción al estudio de los Cladóceros del plancton de la Albufera de Valencia. *Anales del Instituto General y Técnico de Valencia*. 65 pp.
  
- Armengol, J., 1978. Los crustáceos del plancton de los embalses españoles. *Oecologia Aquatica* 3: 3-96.
  
- Armengol, J., 1980. Colonización de los embalses españoles por crustáceos planctónicos y evolución de la estructura de sus comunidades. *Oecologia Aquatica* 4: 45-70.
  
- Armengol, J., M. Estrada, A. Guiset, R. Margalef, D. Planas, J. Toja, y F. Vallespinós, 1975. Observaciones limnológicas en las lagunas de la Mancha. *Boletín de la Estación Central de Ecología*, 4 (8): 11-27.
  
- Armengol, J., 1997. Caracterización estructural del zooplancton de las lagunas cársticas de Cuenca, con especial atención a su distribución vertical. Tesis Doctoral. Departamento de Ecología y Microbiología. Universidad de Valencia.
  
- Armengol, J., A. Esparcia, E. Vicente & M. R. Miracle, 1993. Vertical distribution of planktonic rotifers in a karstic meromictic lake. *Hydrobiologia* 255/256 (Dev. Hydrobiol. 83): 381-388.
  
- Armengol, X., Esparcia, A. & M. R. Miracle, 1998. Rotifer vertical distribution in a strongly stratified lake: a multivariate analysis. *Hydrobiologia* 387/388: 161-170.



- 
- Armengol, X. & M. R. Miracle, 1999. Zooplankton communities in doline lakes and pools, in relation to some bathymetric parameters and physical and chemical variables. *Journal of Plankton Research*, vol 21, 12: 2245-2261.
  - Armengol, X. & M. R. Miracle, 2000. Diel vertical movements of zooplankton in lake La Cruz (Cuenca, Spain). *Journal of Plankton Research*, vol 22, 9: 1683-1703.
  - Bast, S., I. Girgis, & A. Seitz, 1993. Comparative investigations on the vertical distribution of *Daphnia galeata* and *Daphnia galeata x cucullata* in the eutrophic Lake Meerfelder Maar. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 39: 217-222.
  - Bayly, I. A. E., 1986. Aspects of diel vertical migration in zooplankton, and its enigma variations. In: *Limnology in Australia*. De Deckker, P. & Williams, W. D. (eds). Commonwealth Scientific and International Research Organization, Melbourne, Australia: 349-368.
  - Beisner, B. E., E. McCauley & F. J. Wrona, 1997. The influence of temperature and food chain length on plankton predator prey dynamics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 586-595.
  - Boavida, M. J. & Z. M. Gliwicz, 1996. Limnological and biological characteristics of the alpine lakes of Portugal. *Limnetica* 12 (2): 39-45.
  - Bohanan, R. E. & D. M. Johnson, 1983. Response of littoral invertebrate populations to a spring fish exclusion experiment. *Freshwat. Invert. Biol.*, 2: 28-40.
  - Boix i Masafret, D., 2002. Aportació al coneiximent de la distribució d'anostracis i notostracis (Crustacea: Branquiopoda) als Països Catalans. *Butll. Inst. Cat. Hist. Nat.*, 70: 55-71.
  - Bottrell, H. H., A. Duncan, Z. M. Gliwicz, E. Grygierek, A. Herzig, A. Hillbricht-Ilkowska, H. Kurasawa, P. Larsson & T. Weglenska, 1976. A review of some problems in zooplankton production studies. *Norw. J. Zool.* 24: 419-456.
  - Bové, G. E. & K. M. Stewart, 2002. Zooplankton migration under ice. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 28: 1134-1139.

- 
- Brancelj, A. & A. Blejec, 1994. Diurnal vertical migration of *Daphnia hyalina* Leydig, 1860 (Crustacea: Cladocera) in lake Bled (Slovenia) in relation to temperature and predation. *Hydrobiologia* 284: 125-136.
  
  - Brancelj, A., T. Celhar & M. Sisko, 1996. Four different head shapes in *Daphnia hyalina* (Leydig) induced by the presence of larvae of *Chaoborus flavicans* (Meigen). *Hydrobiologia* 339: 37-45.
  
  - Brandl, Z., 1998. Feeding strategies of planktonic cyclopoids in lacustrine ecosystems. *J. Mar. Syst.* 15: 87-95.
  
  - Brehm, V., y R. Margalef, 1948. *Eucypris aragonica* nov. sp., nuevo ostrácodo de una laguna salada de Los Monegros. *P. Inst. Biol. Apl.* V: 5-9.
  
  - Camacho, A., 1997. Ecología de los microorganismos fotosintéticos en las aguas microaerobias y anóxicas de la laguna de Arcas. Tesis Doctoral. Departamento de Ecología y Microbiología. Universidad de Valencia.
  
  - Camacho, A., J. Erez, A. Chicote, M. Florín, M. M. Squires, C. Lehmann & R. Bachofen, 2001. Microbial microstratification, inorganic carbon photoassimilation and dark carbon fixation at the chemocline of the meromictic Lake Cadagno (Switzerland) and its relevance to food web. *Aquat. Sci.* 63: 91-106.
  
  - Camacho, A., E. Vicente, L. J. García-Gil, M. R. Miracle, M. D. Sendra, X. Vila & C. M. Borrego, 2002. Factors determining changes in the abundance and distribution of micro-, nano- and picoplanktonic phototrophs in Lake El Tobar (Central Spain). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 28:613-619.
  
  - Camacho, A., A. Picazo, M. R. Miracle & E. Vicente, 2003a. Spatial distribution and temporal dynamics of picocyanobacteria in a meromictic karstic lake. *Algological Studies*: 109: 171-184.
  
  - Camacho, A., W. A. Wurtsbaugh, M. R. Miracle, X. Armengol & E. Vicente, 2003b. Nitrogen limitation of phytoplankton in a Spanish karst lake with a deep chlorophyll maximum: a nutrient enrichment bioassay approach. *Journal of Plankton Research* 25 (4): 397-404.

- 
- Camacho, A., Miracle, M. R. & E. Vicente, 2003c: en prensa. Which factors determine the abundance and distribution of picocyanobacteria in inland waters? A comparison among different types of lakes and ponds. Arch. Hydrobiol.
  - Caramujo, M. J., M. C. Crispin & M. J. Boavida, 1997. Assessment of the importance of fish predation versus copepod predation on the life history traits of *Daphnia hyalina*. Hydrobiologia 360: 243-252.
  - Caumette, P., M. Pagano & L. Saint-Jean, 1983. Répartition verticale du phytoplancton, des bactéries et du zooplancton dans un milieu stratifié en Baie de Biétri (Lagune Ebrié, Cote d'Ivoire). Relations trophiques. Hydrobiologia 106: 135-148.
  - Cerny, M. & J. Bytel, 1991. Density and size distribution of *Daphnia* populations at different fish predation levels. Hydrobiologia 225: 199-208.
  - Chapman, M. A., 1972. The annual cycles of the limnetic cyclopoid copepoda of Loch Lomond, Scotland. Int. Revue ges. Hydrobiol. 57: 895-911.
  - Christie, P., 1983. A taxonomic reappraisal of the *Daphnia hyalina* complex (Crustacea, Cladocera): An experimental and ecological approach. J. Zool. 199: 75-100.
  - Cirujano, S., 1995. Flora y vegetación de las lagunas y humedales de la provincia de Cuenca. CSIC, Madrid, 224 pp.
  - Claps, M. C., N. A. Gabellone, & H. H. Benítez, 2002. Vertical distribution of zooplankton in a pampean shallow lake. Verh. Internat. Verein. Limnol. 28: 1032-1035.
  - Comín F. A. & M. Alonso, 1988. Spanish salt lakes: Their chemistry and biota. Hydrobiologia 158: 237-245.
  - Comín, F., R. Julià & P. Comín, 1991. Fluctuations, the key aspect for the ecological interpretation of saline lake ecosystems. Oecologia Aquatica 10: 127-135.

- 
- Cottarelli, V. e G. Mura, 1983. Guide pel il riconoscimento delle specie animali delle acque interne italiane, 18. Anostraci, Notostraci, Concostraci. Consiglio Nazionale delle Ricerche. Italia. 71 pp.
  - Crosetti, D. & F. G. Margaritora, 1987. Distribution and life cycles of cladocerans in temporary pools from Central Italy. *Freshwater Biology* 18: 165-175.
  - Dasí, M.J., 1990. Distribución vertical y variación anual del fitoplancton de una laguna cárstica meromíctica de Cuenca, la laguna de La Cruz. Tesis de licenciatura. Departamento de Ecología y Microbiología. Universidad de Valencia.
  - Dasí, M. J. & M. R. Miracle, 1991. Distribución vertical y variación estacional del fitoplancton, de una laguna cárstica meromíctica, la laguna de La Cruz (Cuenca, España). *Limnetica* 7: 37-59.
  - Dawidowicz, P. & C. J. Loose, 1992. Cost of swimming during diel vertical migration of *Daphnia*. *Limnology and Oceanography* 37: 665-669.
  - De Meester, L., 1993. The vertical distribution of *Daphnia magna* genotypes selected for different phototactic behaviour: Outdoor experiments. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 39: 137-155.
  - De Meester, L., 1994a. Habitat partitioning in *Daphnia*: Coexistence of *Daphnia magna* clones differing in phototactic behaviour. In Beaumont, A. R. (ed.). *Genetics and Evolution of Aquatic Organisms*. Chapman & Hall. London: 323-335.
  - De Meester, L., 1994b. Life histories and habitat selection in *Daphnia*: Divergent life histories in *Daphnia magna* clones differing in phototactic behaviour. *Oecologia* 97: 333-341.
  - De Meester, L., 1995. Life history characteristics of *Daphnia magna* clones differing in phototactic behaviour. *Hydrobiologia* 307: 167-175.
  - DeMott, W. R. 1989. The role of competition in zooplankton succession. In: *Plankton Ecology: Succession in Plankton Communities*. Ulrich Sommer (Ed.). Brock / Springer Series in Contemporary Bioscience. Chapter 6: 195-252.

- 
- DeMott, W. R. & W. C. Kerfoot, 1982. Competition among cladocerans: nature of the interaction between *Bosmina* and *Daphnia*. *Ecology* 63: 1949-1966.
  - De Smet, W. H., 1996. Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World, n° 9, vol. 4: The Proalidae (Monogononta). SPB Academic Publishing, 102 pp.
  - De Smet, W. H. & R. Pourriot, 1997. Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World, n° 12, vol. 5: The Dicranophoridae (Monogononta) and The Ituridae (Monogonota). SPB Academic Publishing, 344 pp.
  - Díaz, P., M. C. Guerrero, P. Alcarlo, A. Baltanás, M. Florín and C. Montes, 1998. Anthropogenic perturbations to the trophic structure in a permanent hypersaline shallow lake: La Salada de Chiprana (north-eastern Spain). *International Journal of Salt Lake Research* 7: 187-210.
  - Diehl, S., 1992. Fish predation and benthics community structure-the role of omnivory and habitat complexity. *Ecology* 73: 1646-1661.
  - DiFonzo, C. D. & J. M. Campbell, 1988. Spatial partitioning of microhabitats in littoral cladoceran communities. *J. Freshwater Ecol.* 4: 303-313.
  - Dodson, S., 1990. Predicting diel vertical migration of zooplankton. *Limnology and Oceanography* 35: 1195-1201.
  - Dodson, S. I., 1991. Species richness of crustacean zooplankton in European lakes of different size. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 1223-1229.
  - Dodson, S. I., 1992. Predicting crustacean zooplankton richness. *Limnology and Oceanography* 37: 848-856.
  - Duigan, C. A., 1992. The ecology and distribution of the littoral freshwater Chydoridae (Branchiopoda, Anomopoda) of Ireland, with taxonomic comments on some species. *Hydrobiologia* 241: 1-70.

- 
- Dumont, H. J., 1972. A competition-based approach of the reverse vertical migration in zooplankton and its implications, chiefly based on a study of the interactions of the rotifer *Asplanchna priodonta* (Gosse) with several crustacea entomostraca. Int. Revue ges. Hydrobiol. 57 (1): 1-38.
  - 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 the plankton periphyton and benthos of continental waters. Oecologia 19: 75-97.
  - Dussart, B., 1967. Les Copépodes des eaux continentales d'Europe Occidentale. Tome I: Calanöides et Harpacticoïdes. Editions N. Boubée & Cie. 500 pp.
  - Dussart, B., 1969. Les Copépodes des eaux continentales d'Europe Occidentale. Tome II: Cyclopoïdes et Biologie. Editions N. Boubée & Cie. 292 pp.
  - Dussart, B. H. & D. Defaye, 1995. Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World, vol. 7: Introduction to the Copepoda. SPB Academic Publishing. 277 pp.
  - Dvorak, J. & E. P. H. Best, 1982. Macro-invertebrate communities associated with the macrophytes of Lake Vechten: structural and functional relationships. Hydrobiologia 95: 115-126.
  - Einsle, U., 1993. Crustacea: Copepoda: Calanoida und Cyclopoida. Gustav Fischer Verlag. 208 pp.
  - Einsle, U., 1996. Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World, vol. 10: Copepoda: Cyclopida. Genera *Cyclops*, *Megacyclops*, *Acanthocyclops*. SPB Academic Publishing. 82 pp.
  - Elgmork, K., 1980. Evolutionary aspects of diapause in freshwater copepods. In: Evolution and Ecology of Zooplankton Communities. Kerfoot, W. C. (Ed). University Press of New England, Hanover, New Hampshire. 411-417 pp.

- Elster, H. J. & W. Ohle, 1978. Die Binnengewässer Einzeldarstellungen aus der Limnologie und ihren Nachbargebieten. Band XXVI. 2 Teil. Das Zooplankton der Binnengewässer. Ed. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. Stuttgart. 379 pp.
- Epp, R. W. & W. M. Jr. Lewis, 1984. Cost and speed of locomotion for rotifers. *Oecologia* (Berlin) 61: 289-292.
- Eraso, A., V. López-Acevedo, M. A. López, J. V. Navarro, J. Suso y V. Santos, 1979. Estudio de las Torcas de Palancares y Cañada del Hoyo en el karst de la Serranía de Cuenca. KOBIE (Bilbao). Grupo Espeleológico Vizcaíno. Diputación Foral de Vizcaya. Bole.
- Esparcia, A., 1993. Distribución de las poblaciones de rotíferos en la oxiclina de la laguna de La Cruz. Adaptaciones metabólicas a la microaerofilia. Tesis doctoral. Universidad de Valencia.
- Esparcia, A., J. Armengol, E. Vicente & M.R. Miracle, 1991. Vertical distribution of *Anuraeopsis* species as related to oxygen depletion in two stratified lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 19: 1241-1250.
- Esparcia, A., X. Armengol y M. R. Miracle, 2001. Relación de la distribución vertical y estacional de las poblaciones de rotíferos con los principales factores físicos y químicos en la laguna de La Cruz. *Limnetica* 20 (2): 305-320.
- Fabián, D. y L. Cruz-Pizarro, 1997. Variaciones espaciales y temporales del zooplankton en un lago monomítico eutrófico (lago Ton-Ton, Uruguay). *Limnetica* 13: 55-68.
- Fager, E. W. & J. L. MacGowan, 1963. Zooplankton species groups in North Pacific. *Science* 140 (3566): 452-460.
- Fee, E. J., 1976. The vertical and seasonal distribution of chlorophyll in lakes of the Experimental Lakes Areas, northwestern Ontario: implications for primary production estimates. *Limnology and Oceanography* 21: 767-783.

- Ferrara, O., D. Vagaggini, & F.G. Margaritora, 2002. Zooplankton abundance and diversity in Lake Bracciano, Latium, Italy. *J. Limnol.* 62 (2): 169-175.
- Flößner, D., 1972. *Krebstiere, Crustacea. Kiemen und Blattfüßer, Branchiopoda. Fischläuse, Brachiura. Die Tierwelt Deutschlands, 60.* Gustav Fischer. Jena. 501 pp.
- Flößner, D. & K. Kraus, 1986. On the taxonomy of the *Daphnia hyalina-galeata* complex (Crustacea; Cladocera). *Hydrobiologia* 137: 97-115.
- François, Y., 1949. Sur quelques copépodes des eaux douces du Maroc. *Bull. Soc. Zool. France* 74: 191-198.
- Frey, D. G., 1986. Cladocera analysis. *Handbook of Holocene Palaeocology and Palaeohydrology.* Ed. by B. E. Berglund. 667-692.
- Fryer, G. 1957. The food of some freshwater cyclopoid copepods and its ecological significance. *J. Anim. Ecol.* 26: 263-286.
- Fryer, G., 1985. Crustacean diversity in relation to the size of water bodies: some facts and problems. *Freshwater Biology* 15: 347-361.
- Gabriel, W. & E. Taylor, 1991. Optimal resource allocation in cladocerans. *Verh. Int. Verein. Limnol.* 24. 2784-2787.
- García, I., 2001. *Hidroquímica y estudio del estado trófico de las lagunas endorreicas manchegas de la cuenca del río Záncara.* Tesis doctoral. Departamento de Ecología y Microbiología. Universidad de Valencia.
- García-Gil, J. y A. Camacho, 2001. Anaerolimnología: pequeña guía para el muestreo en aguas microaeróbicas y anóxicas en lagos y embalses estratificados. *Limnetica* 20 (1): 179-186.
- García-Gil, L. J., E. Vicente, A. Camacho, C. M. Borrego, X. Vila, X. P. Cristina & J. Rodríguez-González, 1999. Vertical distribution of photosynthetic sulphur bacteria linked to saline gradients in Lake El Tobar (Cuenca, Spain). *Aquat. Microb. Ecol.* 20: 299-303.



- Gauch H. G. Jr., 1982. *Multivariate Analysis in Community Ecology*. Cambridge University Press, New York.
- Gauthier, H., 1928. *Recherches sur la faune des eaux continentales de l'Algérie et de la Tunisie*. Imp. Minerva, Alger. 416 pp.
- Geller, W., 1986. Diurnal vertical migration of zooplankton in a temperature great lake (L. Constance): a starvation avoidance mechanism? *Archiv. für Hydrobiologie* 74 (Suppl.): 1-60.
- Gilbert, J. J., 1985. Competition between rotifers and *Daphnia*. *Ecology* 66: 1943-1950.
- Glagolev, S. M., 1986. Species composition of *Daphnia* in Lake Glubokoe with notes on the taxonomy and geographical distribution of some species. *Hydrobiologia* 141: 55-82.
- Gliwicz, Z. M. & J. Pijanowska, 1989. The role of predation in zooplankton succession. In: *Plankton Ecology: Succession in plankton communities*. Ulrich Sommer (Ed.). Brock / Springer Series in Contemporary Bioscience. Chapter 7: 253-296.
- Gliwicz, Z. M. & J. M. Boavida, 1996. Clutch size and body size at first reproduction in *Daphnia pulicaria* at different levels of food and predation. *Journal of Plankton Research* 18: 863-880.
- Golterman, H. L., R. S. Clymo & M. A. M. Ohnstad, 1978. *Methods for physical and chemical analysis of fresh waters*. IBP Handbook n° 8. Blackwell Sci. Pub., Oxford, U. K.
- Gophen, M. & B. Azoulay, 2002. The trophic status of zooplankton communities in Lake Kinneret (Israel). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 28: 836-839.
- Goulden, C. E., 1968. The systematics and evolution of the Moinidae. *The American Philosophical Society*. Philadelphia, vol 58, part 6. 101 pp.

- Goulden, C. E., 1971. Environmental control of the abundance and distribution of the chydorid Cladocera. *Limnology and Oceanography*, 16: 320-331.
- Guntzel, A. & O. Rocha, 1998. Relações entre a comunidade zooplancónica e as condições tróficas da lagoa Caconde, Osorio, R S, Brasil. *Iheringia* 84: 65-71.
- Gurney, R., 1923. The Crustacean plankton of the English Lake District. *J. Linn. Soc. Zool.* 35: 411-447.
- Hairston, N. G., 1976. Photoprotection by carotenoid pigments in copepod *Diaptomus nevadensis*. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 73 (3): 971-974.
- Hairston, N. G. Jr., 1987. Diapause as a predator-avoidance adaptation. In: *Predation, Direct and Indirect impacts on Aquatic Communities*. Kerfoot, W. C. & Sih, A. (Ed). University Press of New England, Hanover, New Hampshire. 287-290 pp.
- Hairston, N. G. Jr. & W. R. Jr. Munns, 1984. The timing of copepods diapause as an evolutionary stable strategy. *American Naturalist* 123: 733-751.
- Hall, D. J., S. T. Threlkeld, C. W. Burns & P. H. Crowley, 1976. The size-efficiency hypothesis and the size structure of zooplankton communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst* 7: 177-208.
- Hammer, U.T., 1986. *Saline lakes ecosystems of the World. Monographic biologiae*, vol. 59. Junk Publishers. 616 pp.
- Hammer, U.T., J. Shames & R. C. Hayness, 1983. The distribution and abundance of algae in saline lakes of Saskatchewan, Canada. *Hydrobiologia* 105: 1-26.
- Hammer, U.T., J. S. Sheard & J. Kranabetter, 1990. Distribution and abundance of littoral benthic fauna in Canadian prairie saline lakes. *Hydrobiologia* 197: 173-192.
- Hamza, W., D. Ruggiu, & M. Manca, 1993. Diel zooplankton migrations and their effect on the grazing impact in Lake Candia (Italy). *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 39: 175-185.

- 
- Haney, J. F., 1993. Environmental control of diel vertical migration behaviour. Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 39: 1-17.
  - Haney, J. F. & D. J. Hall, 1975. Diel vertical migration and filter-feeding activities of *Daphnia*. Archiv. für Hydrobiologie 75: 413-441.
  - Hann, B. J., 1989. Cladocera. Methods in Quaternary Ecology No. 6. Geosci. Can. 16: 17-26.
  - Hann, B. J., 1995. Invertebrate associations with submersed aquatic plants in a prairie wetland. UFS (Delta Marsh) Annual Report, vol. 30: 78-84.
  - Hann, B. J. & L. Zrum, 1997. Littoral microcrustaceans (Cladocera, Copepoda) in a prairie coastal wetland. Seasonal abundance and community structure. Hydrobiologia 357: 37-52.
  - Harding, G. C., W. P. Vass, & B. T. Hargrave., 1986. Diel vertical movements and feeding activity of zooplankton in St. Georges Bay, N. S., using net tows and a newly developed passive trap. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 952-967.
  - Hartland-Rowe, R., 1966. The faune and ecology of temporary pools in Western Canada. Verh. Int. Verein. Limnol., 16: 577-584.
  - Havel, J. E., 1985. Cyclomorphosis of *Daphnia pulex* spined morphs. Limnology and Oceanography 30: 853-861.
  - Havel, J. E. & S. I. Dodson, 1984. *Chaoborus* predation on typical and spined morphs of *Daphnia pulex*; Behavioural observations. Limnology and Oceanography 29: 487-494.
  - Hofmann, W., 1987. Cladocera in space and time: analysis of lake sediments. Hydrobiologia 145: 315-321.
  - Hopp, U., G. Maier & R. Bleher, 1997. Reproduction and adult longevity of five species of planktonic cyclopoid copepods reared on different diets: A comparative study. Freshwater Biology 38: 289-300.

- 
- Hrbáček, J., 1987. Systematics and biogeography of *Daphnia* species in the northern temperate regions. In Peters, R. H. & R. de Bernardi (eds), *Daphnia*. Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 45: 37-76.
  - Hutchinson, G. E., 1967. A treatise on Limnology. Vol II. New York: Wiley, 1115 pp.
  - Infante, A. & W. Riehl, 1984. The effect of Cyanophyta upon zooplankton in a eutrophic tropical lake (Lake Valencia, Venezuela). *Hydrobiologia* 113:293-298.
  - Infante, A. & S. E. B. Abella, 1985. Inhibition of *Daphnia* by *Oscillatoria* in Lake Washington. *Limnology and Oceanography* 30: 1046-1052.
  - Jacobsen, L. & S. Berg, 1998. Diel variation in habitat use by planktivores in field experiments: the effects of submerged macrophytes and predation. *J. Fish. Biol.* 53: 1207-1219.
  - Jeffrey, S. W. & G. F. Humphrey, 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c<sub>1</sub> and c<sub>2</sub> in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochem. Physiol. Pflanzen (BPP)* 167: 191-184.
  - Jeschke, J. M. & R. Tollrian, 2000. Density-dependent effects of prey defences. *Oecologia* 123: 391-396.
  - Johnson, D. S. 1952. The British species of the genus *Daphnia* (Crustacea, Cladocera). *Proc. Zool. Soc. Lond.* 122: 435-462.
  - Jones, R. I., 1993. Phytoplankton migrations: Patterns, processes and profits. *Arch. Hidrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 39: 67-77.
  - Julià, R., F. Burjachs, M.J. Dasí, F. Mezquita, M. R. Miracle, J. R. Roca, G. Seret & E. Vicente, 1998. Meromixis origin and recent trophic evolution in the Spanish mountain lake La Cruz. *Aquatic Sciences* 60: 279-299.
  - Kasprzak, P. H., F. Gervais & R. Adrian, 2000. Trophic characterization, pelagic food web structure and comparison of two mesotrophic lakes in Branderburg (Germany). *International Review of Hydrobiology* 85: 167-189.

- 
- Keen, R., 1973. A probabilistic approach to the dynamics of natural population of the Chydoridae (Cladocera, Crustacea). *Ecology* 54: 524-534.
  - Keen, R., 1981. Vertical migration, hatching rates, and distribution of eggs stages in freshwater zooplankton. *J. Therm. Biol.* 6: 349-351.
  - Kelso, W. E. & J. J. Ney, 1985. Seasonal dynamics and size structure of littoral Cladocera in Claytor Lake, VA. *J. Freshwat. Ecol.* 3: 211-221.
  - King, C. E. & M. R. Miracle, 1995. Diel vertical migration by *Daphnia longispina* in a Spanish lake: Genetic sources of distributional variation. *Limnology and Oceanography* 40: 226-231.
  - King, C. E., M. R. Miracle & E. Vicente, 1995. Large Hardy-Weinberg equilibrium deviations in the *Daphnia longispina* of Lake El Tobar. *Hydrobiologia* 307: 15-23.
  - Kořínek, V., 1999. A guide to limnetic species of Cladocera of African inland waters (Crustacea, Branchiopoda). Occasional Publication N° 1. The International Association of Theoretical and Applied Limnology. Societas Internationalis Limnologiae SIL. 57 pp.
  - Korovchinsky, N. M., 1992. Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World, vol. 3: Sididae and Holopediidae (Crustacea: Daphniiformes). SPB Academic Publishing. 82 pp.
  - Koste, W., 1978. Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas begründet von Max Vigt. Überordnung Monogononta. Gebrüder Borntraeger. Berlín. 633 pp.
  - Koste, W., 1991. *Anuraeopsis miraclei*. A new planktonic rotifer species in karstic lakes. *Hydrobiologia* 209: 169-173.
  - Kovach, W. L., 1998. MVSP - A Multivariate Statistical Package for Windows, ver. 3.0, Kovach Computing Services, Pentraeth, Wales, UK.
  - Krueger D. A. & S. I. Dodson, 1981. Embryological induction and predation ecology in *Daphnia pulex*. *Limnology and Oceanography* 26: 219-223.

- 
- Kuticova, L. A., 1970. Rotifers. The fauna of the U.R.S.S. 747 pp.
  - Kvam, O. V. & O. T. Kleiven, 1995. Diel horizontal migration and swarm formation in *Daphnia* in response to *Chaoborus*. *Hydrobiologia* 307: 177-184.
  - Lair, N., 1990. Effect of invertebrate predation on seasonal succession of a zooplankton community: a two year study in lake Aydat, France. *Hydrobiologia* 198: 1-12.
  - Lammens, E. H. R. R., M. R. Perrow, A. Hewitt & M. L. Meijer, 2002. Diurnal and seasonal distribution of zooplankton and fish in the *Chara* beds of Lake Veluwe. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 28: 905-909.
  - Lampert, W., 1988. The relative importance of food limitation and predation in the seasonal cycle of two *Daphnia* species. *Verh. Int. Verein. Limnol.* 23: 713-718.
  - Lampert, W., 1989. The adaptive significance of diel vertical migration of zooplankton. *Functional Ecology* 3: 21-27.
  - Lampert, W., 1993. Ultimate causes of diel vertical migration of zooplankton: New evidence for the predator avoidance hypothesis. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 39: 79-88.
  - Lampert, W. & B. E. Taylor, 1985. Zooplankton grazing in a eutrophic lake: implications of diel vertical migration. *Ecology* 66: 68-82.
  - Lampert, W. & V. Sommer, 1997. *Limnoecology: The ecology of lakes and streams.* Oxford University Press. New York, Oxford. 382 pp.
  - Landon, M. S. & R. H. Stasiak, 1983. *Daphnia* haemoglobin concentration as a function of depth and oxygen availability in Arco lake Minnesota *Limnology and Oceanography* 28: 731-737.
  - Latja, R. & K. Salonen, 1978. Carbon analysis for the determination of individual biomasses of planktonic animals. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 20: 2556-2560.

- 
- Lauridsen, T. L., L. J. Pedersen, E. Pedersen & M. Sondergaard, 1996. The importance of macrophyte bed size for cladoceran composition and horizontal migration in a shallow lake. *Journal of Plankton Research* 18: 2283-2294.
  - Lindberg, K., 1950. Cyclopidés du Maroc. *Bull. Soc. Sci. Nat. Maroc*, 30: 23-32.
  - Loose, C. J., 1993. *Daphnia* diel vertical migration behavior: Response to vertebrate predator abundance. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 39: 29-36.
  - Lysebo, E. M., 1995. Behavioural and morphological changes in polymorphic *Daphnia* related to different predation regimes. *Hydrobiologia* 307: 185-191.
  - Macháček, J., 1991. Indirect effect of planktivorous fish on the growth and reproduction of *Daphnia galeata*. *Hydrobiologia* 225: 193-197.
  - Makino, W. & S. Ban, 2000. Response of life history traits to food conditions in a cyclopoid copepod from an oligotrophic environment. *Limnology and Oceanography* 45 (2): 396-407.
  - Manca, M. & P. Comoli, 1999. Studies on zooplankton of Lago Paione Superiore. *J. Limnol.* 58 (2): 131-135.
  - Mangel, M. & C. W. Clark, 1988. Dynamic modeling in behavioral. In: *Ecology*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. Collection: *Monographs in Behavior and Ecology*. pp. 149-181.
  - Margalef, R., 1947. Estudios sobre la vida en las aguas dulces de la región endorréica manchega. *Publ. Inst. Biol. Apli.*, 4: 5-51.
  - Margalef, R., 1949. Importancia de la neotenia en la evolución de los crustáceos de agua dulce. *P. Inst. Biol. Apli.*, 6: 41-51.
  - Margalef, R., 1953. *Los Crustáceos de las aguas continentales ibéricas*. Instituto Forestal de Investigaciones y Experiencias, Madrid. 243 pp.
  - Margalef, R., 1983. *Limnología*. Ed. Omega. 1010 pp.

- 
- Margalef, R., 1995. Ecología. Ed. Omega. 951 pp.
  - Margaritora, F. G., 1985. Cladocera. In Fauna de Italia. Ed. Calderini, Bologna. 399 pp.
  - Margaritora, F. G., O. Ferrara & D. Vagaggini, 2001. Predatory impact of the mosquitofish (*Gambusia holbrooki* Girard) on zooplankton populations in a pond at Tenuta di Castelporziano (Rome, Central Italy). *J. Limnol.* 60 (2): 189-193.
  - Marín, J. A., 1983. Las lagunas atalasoalinas de Los Monegros (Zona de Bujaraloz-Sástago) como ambiente natural de los ostrácodos *Eucypris aragonica* y *Heterocypris salina*. Tesis de Licenciatura, Barcelona, Universidad de Barcelona.
  - Martino, P., 1988. Limnología de las lagunas salinas españolas. Tesis Doctoral. Departamento de Ecología, Universidad Autónoma de Madrid.
  - Matsumura-Tundisi, T., Galizia, J. & O. Rocha, 2002. Zooplankton diversity in eutrophic systems and its relation to the occurrence of cyanophycean blooms. *Vert. Internat. Verein. Limnol.*, 28: 671-674.
  - Matveev V. F., 1986. History of the community of planktonic Cladocera in Lake Glubokoe (Moscow Region). *Hydrobiologia* 141: 145-152.
  - McLaren, I. A., 1974. Demographic strategy of vertical migration by a marine copepod. *Amer. Nat.* 108: 91-102.
  - Metz, H. & L. Forró, 1989. Contributions to the knowledge of the chemistry and crustacean zooplankton of sodic waters: the Seewinkel pans revisited. *Biologisches Forschungsinstitut für Burgenland, Illmitz* 70: 3-63.
  - Mezquita, F. & M. R. Miracle, 1997. Chydorid assemblages in the sedimentary sequence of Lake La Cruz (Spain) subject to water level changes. *Hydrobiologia* 360: 277-285.
  - Mezquita, F., M. D. Boronat & M. R. Miracle, 2002. The life history of *Cyclocypris ovum* (Ostracoda) in a permanent karstic lake. *Arch. Hydrobiol.* 155: 687-704.



- Michael, R. G. & D. G. Frey, 1984. Separation of *Disparalona leei* (Chien, 1970) in North American from *D. rostrata* (Koch, 1841) in Europe (Cladocera, Chydoridae). *Hydrobiologia* 114: 81-108.
  
- Mikschi, E., 1989. Rotifer distribution in relation to temperature and oxygen content. *Hydrobiologia* 186/187: 209-214.
  
- Miracle, M. R., 1976. Distribución en el espacio y en el tiempo de las especies del zooplancton del lago de Banyoles. Ministerio de Agricultura. Instituto Nacional para la Conservación de la Naturaleza. 270 pp.
  
- Miracle, M. R., 1978. Composición específica de las comunidades zooplanctónicas de 153 lagos de los Pirineos y su interés biogeográfico. *Oecologia Aquatica* 3:167-191.
  
- Miracle, M. R., 1982. Biogeography of the freshwater zooplanktonic communities in Spain. *J. Biogeogr.* 9: 455-467.
  
- Miracle, M. R. & E. Vicente, 1983. Vertical distribution and rotifer concentrations in the chemocline of meromictic lakes. *Hydrobiologia*, 104: 259-267.
  
- Miracle, M. R., E. Vicente & C. Pedrós-Alió, 1992. Biological studies of Spanish meromictic and stratified karstic lakes. *Limnetica* 8:59-77.
  
- Miracle, M. R. & M.T. Alfonso, 1993. Rotifer vertical distributions in a meromictic basin of Lake Banyoles (Spain). *Hydrobiologia*, 225/256:371-380.
  
- Miracle, M. R., J. Armengol & M.J. Dasí, 1993. Extreme meromixis determines strong differential planktonic vertical distributions. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25: 705-710.
  
- Miracle, M. R. & X. Armengol, 1995. Populations dynamics of oxyclinal species in lake Arcas-2. *Hydrobiologia* 313/314: 291-301.
  
- Miracle, M. R., M. J. Dasí & E. Vicente, 1998. Forced phytoplankton vertical migrations due to lake water “whiting”. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 26: 1749-1754.

- 
- Miracle, M. R., A. Camacho, R. Julià & E. Vicente, 2000. Sinking processes and their effect on the sedimentary record in the meromictic lake La Cruz (Spain). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 27: 1209-1213.
  - Moore, M. V. & J. J. Gilbert, 1987. Age-specific *Chaoborus* predation on rotifer prey. *Freshwater Biology* 17: 223-236.
  - Morales-Baquero, R., Carrillo, P. & L. Cruz-Pizarro, 1995. Effects of fluctuating temperatures on the population dynamics of *Hexarthra bulgarica* (Wiszniewski) from high mountain lakes in Sierra Nevada (Spain). *Hydrobiologia* 313/314: 359-363.
  - Mumm, H., 1997. Effects of competitors and *Chaoborus* predation on the cladocerans of a eutrophic lake: an enclosure study. *Hydrobiologia*: 360: 253-264.
  - Nauwerck, A., 1993. Migration strategies of crustacean zooplankton in Lake Mondsee. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 39: 109-122.
  - Negrea, S., 1983a. Fauna Republicii Socialista România. Crustacea, vol IV, fasc. 12. Cladocera. Editura Academiei Republicii Socialista România. Bucuresti. 399 pp.
  - Negrea, S., 1983b. Sur les populations de *Daphnia galeata* sars, 1864 et *Daphnia rosea* sars, 1862 (Cladocera, Daphniidae) de Roumanie. *Hydrobiologia* 18: 77-92.
  - Neill, W. E., 1990. Induced vertical migration in copepods as a defence against invertebrate predation. *Nature* 345: 524-526.
  - Neill, W. E., 1992. Population variation in the ontogeny of predator-induced vertical migration of copepods. *Nature* 365: 54-57.
  - Neill, W. E. & A. Peacock, 1980. Breaking the bottleneck: Interactions of nutrients and invertebrate predators in oligotrophic lakes. In W. C. Kerfoot (ed.), *Evolution and Ecology of Zooplankton communities*. The University Press of New England, Hannover (NH, USA).

- 
- Nilssen, J. P., 1977. Cryptic predation and the demographic strategy of two limnetic cyclopoid copepods. *Memorie del Istituto Italiano di Idrobiologia* 34: 187-196.
  - Nogrady, T., R. Pourriot, & H. Segers, 1995. Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World, n° 8, vol. 3: The Notommatidae and The Scaridae. SPB Academic Publishing, 248 pp.
  - Nourisson, M. & A. Thiéry, 1988. Introduction pratique a la systematique des organismos des eaux continentales françaises, 9: Crustaces Branchiopodes (Anostracés, Notostracés, Concostracés). *Bulletin mensuel de la Société Linnéenne*. Lyon. Tome 57, fascicule 3 : 75-135.
  - Ohman, D. M., 1990. The demographic benefits of diel vertical migration by zooplankton. *Ecol. Monogr.* 60: 257-281.
  - Ohman, M. D., B. W. Frost & E. B. Cohen, 1983. Reverse diel migration: an escape from invertebrates predators. *Science*, 220: 1404-1407.
  - Orcutt, J. D. & K. G. Porter, 1983. Diel vertical migration by zooplankton : constant and fluctuating temperature effects on life history parameters of *Daphnia*. *Limnology and Oceanography* 28: 720-730.
  - Peacock, A. & Smyly, W. J. P., 1983. Experimental studies on the factors limiting *Tropocyclops prasinus* (Fischer) 1860 in an oligotrophic lake. *Can. J. Zool.* 61: 250-265.
  - Pedrós-Alió, C., J. Mas, J. M. Gasol & R. Guerrero, 1989. Sinking speeds of free-living phototrophic bacteria determined with covered and uncovered traps. *Journal of Plankton Research*, 11: 887-905.
  - Peinado-Lorca, M. y J. M. Martínez-Parras, 1985. El paisaje vegetal de Castilla-La Mancha. *Serv. Publicaciones I. C. C. M. Monografías* 2. Toledo.
  - Pejler, B., 1973. On the taxonomy of limnoplanktic *Daphnia* species in Northern Sweden. *Zoon.* 1: 23-27.

- 
- Pennak, R. W., 1944. Diurnal movements of zooplankton in some Colorado mountains lakes. *Ecology*, 25: 387-403.
  - Plans, P., 1969. Problemas del endorreísmo español. *Rev. Acad. Ciencias Madrid*, 63: 271-309.
  - Prat, N., Real, M. & M. Rieradevall, 1992. Benthos of spanish lakes and reservoirs. *Limnetica* 8: 221-229.
  - Puchalski, W., 1987. Phytoplankton assemblages in after-exploitation reservoirs. Ph. D. Thesis, Institute of Ecology PAS, Dziekanow Lesny, 205 pp.
  - Rahkola-Sorsa, M., V. Avinski, & M. Viljanen, 2002. Spatial patterns in plankton communities along trophic gradients in the Saimaa lake complex. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 28: 536-539.
  - Rautio, M., S Sorvari & A. Korhola, 2000. Diatom and crustacean zooplankton communities, their seasonal variability and representation in the sediments of subarctic Lake Saanajärvi. *J. Limnol.* 59 (Suppl.1): 81-96.
  - Ravera, O., 1996. Zooplankton and trophic state relationships in temperate lakes. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 54: 195-212.
  - Rennella, A. M. & R. Quirós, 2002. Relations between planktivorous fish and zooplankton in two very shallow lakes of the Pampa Plain. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 28: 887-891.
  - Revenga, S., 1983. Estudio ecológico de los crustáceos zooplanctónicos del embalse de Barcena (León). Tesis Doctoral. Universidad de Madrid.
  - Reynolds, C. S., 1984. *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge, 384 pp.
  - Riccardi, N., G. Giussani & L. Lagorio, 2002. Morphological variation and life history changes of a *Daphnia hyalina* population exposed to *Chaoborus flavicans* larvae predation (L. Candia, Northern Italy). *J. Limnol.* 61 (1): 41-48.

- 
- Ringelberg, J., 1987. Light induced behaviour in *Daphnia*. In Peters, R. H. & R. de Bernardi (Eds.), *Daphnia*. Mem. Ist. Idrobiol. 45: 285-323.
  - Ringelberg, J., 1993. Phototaxis as a behavioural component of diel vertical migration in a pelagic *Daphnia*. Arch. Hydrobiol. Ergebn. Limnol. 39: 45-55.
  - Ringelberg, J., 1995. An account of a preliminary mechanistic model of swimming behaviour in *Daphnia*: its use in understanding diel vertical migration. Hydrobiologia 307: 161-165.
  - Ringelberg, J., 1999. The photobehaviour of *Daphnia* spp. as a model to explain diel vertical migration in zooplankton. Biol. Rev. 74: 397-423.
  - Ringelberg, J., J. Van Kasteel & H. Servaas, 1967. The sensitivity of *Daphnia magna* Strauss to changes in light intensity at various adaptation levels and its implications in diurnal vertical migration. Z. Vergl. Physiol. 56: 397-407.
  - Rivas Martínez, S., M. Gandullo, R. Serrada, J. L. Allué, J. L. Montero y J. L. González, 1987. Mapa de Series de Vegetación de España y Memoria Serie Técnica, ICONA.
  - Roca, J. R., Mezquita, F., Rueda, J., Camacho, A. & M. R. Miracle, 2000. Endorheic versus karstic lakes: patterns of ostracod distributions and lake typology in a Mediterranean landscape (Castilla-La Mancha, Spain). Mar. Freshwater Res. 51: 311-319.
  - Rocha, O., Matsumura-Tundisi, T. & G. Tundisi, J. G., 2002. Hot spots for zooplankton diversity in São Paulo state: origin and maintenance. Verh. Internat. Verein. Limnol. 28: 872-876.
  - Rodrigo, M. A., 1997. Limnología comparada de las lagunas de dos sistemas cársticos de Cuenca. Bacterias fotosintéticas de la laguna de La Cruz y la laguna Arcas-2. Tesis Doctoral. Departamento de Ecología y Microbiología. Universidad de Valencia.

- Rodrigo, M. A., E. Vicente & M. R. Miracle, 1993. Short-term calcite precipitation in the karstic meromictic Lake La Cruz. Verh. Internat. Verein. Limnol. 25: 711-719.
- Rodrigo, M. A., E. Vicente & M. R. Miracle, 2000. The role of light and concentration gradients in the vertical stratification and seasonal development of phototrophic bacteria in a meromictic lake. Arch. Hydrobiol. 148: 533-548.
- Rodrigo, M. A., E. Vicente & M. R. Miracle, 2001. The meromictic lake La Cruz (Central, Spain). Patterns of stratification. Aquatic Sciences 63: 406-416.
- Rojo, C. y M. R. Miracle, 1987. Poblaciones fitoplanctónicas de La Laguna de La Cruz (Cuenca), una laguna cárstica meromíctica. Act. VI Simp. Nac. Bot. Crip. 119-135.
- Rose, M., 1933. Faune de France, 26: Copépodes Pélagiques. Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles. Paris. 371 pp.
- Ruttner-Kolisko, A., 1974. Plankton Rotifers. Biology and Taxonomy. Die Binnengewässer. Vol. XXVI (1) : 146 pp.
- Rylov, V. M., 1963. Fauna of U.S.S.R. Crustacea, vol. III, n° 3. Freshwater Cyclopoida. Zoological Institute of the Academy of Science of the U.S.S.R. N° 35. 314 pp.
- Sakuma, M. & Hanazato, T., 2002. Abundance of Chydoridae associated with plant surfaces, water column and bottom sediments in the macrophyte zone of a lake. Verh. Internat. Verein. Limnol. 28: 975-979.
- Salonen, K. & A. Lethovaara, 1992. Migrations of haemoglobin-rich *Daphnia longispina* in a small, steeply stratified, humic lake with an anoxic hypolimnion. Hydrobiologia 229: 271-288.
- Sandilands, K. A. & B. Hann, 1997. Is phytophilus zooplankton community structure affected by nutrients and fathead minnows?. UFS (Delta March) Annual Report 32: 47-55.

- 
- Schoenberg, S. A. & R. E. Carlson, 1984. Direct and indirect effects of zooplankton grazing on phytoplankton in a hypereutrophic lake. *Oikos* 42: 291-302.
  - Segers, H., 1995. Guides of the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World, n° 6, vol. 2: The Lecanidae (Monogononta). SPB Academic Publishing. 223 pp.
  - Shannon, C. E. & W. Weaver, 1949. The mathematical theory of communication. University of Illinois Press, Urbana, Illinois, USA. 117 pp.
  - Shapiro, J. & D. I. Wright, 1984. Lake restoration by biomanipulation: Round Lake, Minnesota, the first two years. *Freshwater Biology* 14: 371-383.
  - Simovich, M., 1998. Crustacean Biodiversity and Endemism in California's Ephemeral Wetlands. In: C. W. Witham, E. T. Bauder, D. Belk, W. F. Ferren Kr., and R. Ornduff (Eds.). *Ecology, Conservation, and Management of Vernal Pool Ecosystems. Proceedings from a 1996 Conference.* California Native Plant Society, Sacramento, CA. 107-118 pp.
  - Smiley, E. & A. Tessier, 1998. Environmental gradients and the horizontal distribution of microcrustaceans in lakes. *Freshwater Biology* 39: 397-409.
  - Smirnov, N. N., 1992. Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World, vol. 1: The Macrothricidae of the world. SPB Academic Publishing. 143 pp.
  - Smirnov, N. N., 1996. Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World, vol. 11: Cladocera: The Chydorinae and Sayciinae (Chydoridae) of the World. SPB Academic Publishing. 197 pp.
  - Smyly, W. J. P., 1955. A "minnehaha" form of *Daphnia longispina* O. F. Müller. *J. Quekett Micr. Cl.*, ser. 4, 4: 217.
  - Spaak, P. & J. R. Hoekstra, 1993. Clonal structure of the *Daphnia* population in lake Maarsseveen: Its implications for the diel vertical migration. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 39: 157-165.

- 
- Stabel, H. H., 1986. Calcite precipitation in Lake Constance: Chemical equilibrium, sedimentation, and nucleation by algae. *Limnology and Oceanography* 31 (5): 1081-1093.
  - Stella, E., 1984. Fauna d'Italia. Vol XXI. Crustacea. Copepoda: Calanoida (d'acqua dolce). Edizioni Calderini Bologna. 101 pp.
  - Taleb, H., N. Lair, P. Reyes-Marchant, & J. J. Jamet, 1993. Observations on vertical migrations of zooplankton at different stations of a small, eutrophic, temperature zone lake, in relation to their predators. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 39: 199-216.
  - Telesh, I. V., M. Rahkola & M. Viljanen, 1998. Carbon content of some freshwater rotifers. *Hydrobiologia* 387/388: 355-360.
  - Tessier, A. J. & N. L. Consolatti, 1989. Variation in offspring size in *Daphnia* and consequences for individual fitness. *Oikos* 56: 269-276.
  - Tillmann, U. & W. Lampert, 1984. Competitive ability of differently sized *Daphnia* species: An experimental test. *Freshwater Ecology* 2: 311-323.
  - Tilzer, M. & K. Schartz, 1976. Seasonal and vertical pattern of phytoplankton light adaptation in a high mountain lake. *Archiv für Hydrobiologie* 77: 488-504.
  - Tollrian, R., 1995. *Chaoborus crystallinus* predation on *Daphnia pulex*. can induced morphological changes balance effects of body size on vulnerability?. *Oecologia* 101: 151-155.
  - Tollrian, R. & S. I. Dodson, 1999. Inducible defenses in Cladocera: constraints, costs, and multipredator environment. In: Tollrian R., Harvell C. D. (Eds.). *The ecology and evolution of inducible defenses*. Princeton University Press, Princeton, pp 177-203.
  - Tóth, L. G. & N. P. Zánkai, 1985. Feeding of *Cyclops vicinus* (Uljanin) (Copepoda. Cyclopoida) in Lake Balaton on the basis of gut content analyses. *Hydrobiologia* 122: 251-260.



- Tóth, L. G., N. P. Zánkai & O. M. Messner, 1987. Alga consumption of four dominant planktonic crustaceans in Lake Balaton (Hungary). *Hydrobiologia* 145: 323-332.
- Vicente, E. & M. R. Miracle, 1988. Physicochemical and microbial stratification in a meromictic karstic lake of Spain. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 23: 522-529.
- Vicente, E., A. Camacho & M. A. Rodrigo, 1993. Morphometry and physicochemistry of the crenogenic meromictic Lake El Tobar (Spain). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25: 698-704.
- Vicente, E., M. R. Miracle, J. Armengol, A. Camacho, J. R. Roca, J. M. Soria, M. D. Sendra, D. Gisbert, M. D. Boronat, E. Ortega y J. Rueda, 1998. Estudio limnológico de 28 humedales de Castilla-La Mancha como base para la elaboración del Plan de Ordenación de Recursos Naturales (P.O.R.N.) Consejería de Agricultura y Medio Ambiente. Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha. Technical report.
- Victor, R. & J. R. Victor, 2002. Zooplankton of an arid zone mountain reservoir in the Sultanate of Oman, Arabia. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 28: 507-512.
- Vidondo, B., B. Martínez, C. Montes & M. C. Guerrero, 1993. Physico-chemical characteristics of a permanent Spanish hypersaline lake: La Salada de Chiprana (NE Spain). *Hydrobiologia* 267: 113-125.
- Weider, L. J., 1984. Spatial heterogeneity of *Daphnia* genotypes: Vertical migration and habitat partitioning. *Limnology and Oceanography* 29: 225-235.
- Whiteside, M. C., 1970. Danish chydorid Cladocera: Modern ecology and core studies. *Ecological Monographs*, vol. 40: 79-118.
- Whiteside, M. C., 1974. Chydorid (Cladocera) ecology: Seasonal patterns and abundance of populations in Elk Lake, Minnesota. *Ecology* 55: 538-550.
- Whiteside, M. C., 1988. 0+ fish as major factors affecting abundance patterns of littoral zooplankton. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 23: 1710-1714.

- Whiteside, M. C., J. B. Williams, & C. P. White, 1978. Seasonal abundance and pattern of chydorid, Cladocera in mud and vegetative habitats. *Ecology* 59: 1177-1188.
- Williams, D. W., 1981. The limnology of saline lakes in Western Victoria: a review of some recent studies. *Hydrobiologia*, 82: 233-259.
- Williams, J. B., 1982. Temporal and spatial patterns of abundance of the Chydoridae (Cladocera) in Lake Itasca, Minnesota. *Ecology* 63: 345-353.
- Williams, J. B., 1983. A study of summer mortality factors for natural populations of Chydoridae (Cladocera). *Hydrobiologia* 107: 131-139.
- Williams, D. W., A. J. Boulton & R. G. Taaffe, 1990. Salinity as a determinant of salt lake fauna: a question of scale. *Hydrobiologia* 197: 257-266.
- Williamson, C. E., 1983. Invertebrate predation on planktonic rotifers. *Hydrobiologia* 104: 385-396.
- Williamson, C. E., R. W. Sanders, R. E. Moeller & P. L. Stutzman, 1996. Utilization of subsurface food resources for zooplankton reproduction: Implications for diel vertical migration theory. *Limnology and Oceanography* 41: 224-233.
- Winder, M., M. Boersma & P. Spaak, 2003. On the cost of vertical migration: are feeding conditions really at greater depths? *Freshwater Biology* 48: 383-393.
- Wollenweider, R. A., 1974. A manual on methods for measuring primary production aquatic environments. International Biological Programme, London. 225 pp.
- Wrigth, D., W. J. O'Brien & G. L. Vinyard, 1980. Adaptive value of vertical migration: A simulation model argument for the predation hypothesis. In W. C. Kerfoot (Ed.), *Evolution and Ecology of Zooplankton Communities*. The University Press of New England, Hanover (N. H.), pp. 111-121.
- Wurtsbaugh W. A. & D. Neverman, 1988. Post-feeding thermotaxis and daily vertical migration in a larval fish. *Nature* 333: 846-848.

- Yusoff, F. M., H. M. Matias, & N. Khan, 2002. Changes of water quality, chlorophyll a and zooplankton along the river-lacustrine continuum in a tropical reservoir. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 28: 295-298.
  
- Zaret, T. M., 1980. *Predation and Freshwater Communities*. Yale University Press, New Haven & London.
  
- Zaret, T. M. & J. S. Suffern, 1976. Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism. *Limnology and Oceanography* 21: 804-813.
  
- Zrum, L. & B. J. Hann, 1997. Planktonic microinvertebrate community structure in a prairie wetland in response to addition of inorganic nutrients and organophosphorus insecticide. *UFS (Delta Marsh) Annual Report* 32: 56-67.



## **VIII. APÉNDICES**



## VIII. APÉNDICES

<b>Apéndice 1:</b> Datos (individuos / muestra) de los crustáceos de las 45 lagunas de Castilla-La Mancha.....	333
<b>Apéndice 2:</b> Porcentaje de las especies de cladóceros en primavera y otoño de las 45 lagunas de Castilla-La Mancha.....	345
<b>Apéndice 3:</b> Porcentaje de las especies de copépodos en primavera y otoño de las 45 lagunas de Castilla-La Mancha.....	347
<b>Apéndice 4:</b> Número de especies de cladóceros, copépodos, anostráceos y totales encontrados en las 45 lagunas de Castilla-La Mancha.....	349
<b>Apéndice 5:</b> Diversidad, equitatividad e índice de originalidad floral (IFO) de las 45 lagunas de Castilla-La Mancha.....	350
<b>Apéndice 6:</b> Datos (ind. l <sup>-1</sup> ) de los crustáceos del perfil vertical de las muestras diurnas de la laguna de La Cruz.....	351
<b>Apéndice 7:</b> Datos (ind. l <sup>-1</sup> ) de los crustáceos del perfil vertical de los muestreos nocturnos de la laguna de La Cruz.....	359
<b>Apéndice 8:</b> Ocurrencia, media, frecuencia, valor máximo y mes de los rotíferos y otros grupos del perfil vertical de la laguna de La Cruz.....	360
<b>Apéndice 9:</b> Datos (individuos / muestra) de los crustáceos de las muestras de litoral en los cinco puntos muestreados en la laguna de La Cruz.....	361
<b>Apéndice 10:</b> Ocurrencia, media, frecuencia, valor máximo y mes de los rotíferos y otros grupos de las muestras de litoral de la laguna de La Cruz.....	371
<b>Apéndice 11:</b> Diversidad, equitatividad y número de especies de las muestras del litoral de la laguna de La Cruz.....	373
<b>Apéndice 12:</b> Porcentajes de los individuos recogidos con las redes verticales en la laguna de La Cruz.....	385
<b>Apéndice 13:</b> Datos de las trampas de sedimentación (restos cm <sup>-2</sup> día <sup>-1</sup> ) de la laguna de La Cruz.....	387
<b>Apéndice 14:</b> Datos (ind / trampa) de las trampas de migración vertical de la laguna de La Cruz.....	389
<b>Apéndice 15:</b> Datos (ind l <sup>-1</sup> ) de la laguna de El Tobar.....	390





Primavera	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
	Somolinos	Marquesado	La Liana	Cardenillas	La Parra	El Tejo	La Cruz	Taravilla	El Tobar	Tobar Chico	Lagunillo del Tejo	Arquillo	Ojos de Villaverde	Beleña Chica	Beleña Grande
<b>CLADÓCEROS</b>															
<i>Acroperus neglectus</i>	7	23	7	20	90	3	489	4	109			1	9		
<i>Alona affinis</i>	12			1	30			8	3	7		1	36	1	
<i>Alona guttata</i>	1	2		2	1	2	7		4	1			3		
<i>Alona quadrangularis</i>		1													
<i>Alona rectangula</i>									1	2	1		6		
<i>Alona salina</i>															
<i>Alonella excisa</i>		2						4	2				15		
<i>Alonella exigua</i>					3			1							
<i>Bosmina longirostris</i>									20	2					
<i>Ceriodaphnia dubia</i>							76			6	1				
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>									37			4			
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>														5	
<i>Ceriodaphnia reticulata</i>													48		
<i>Chydorus sphaericus</i>	1	1	5	2				4	6			1	40	9	
<i>Daphnia curvirostris</i>															1
<i>Daphnia galeata</i>	1														
<i>Daphnia gr longispina</i>		16	10	5	3	1	1		203	37	249	2			
<i>Daphnia magna</i>															
<i>Daphnia mediterranea</i>															
<i>Daphnia pulicaria</i>									1				5		
<i>Diaphanosoma brachyura</i>			2		1	1	17						1		
<i>Diaphanosoma mongolianum</i>															
<i>Dunhevedia crassa</i>															
<i>Ephemeroporus phintonicus</i>														9	4
<i>Eurycercus lamellatus</i>													2		
<i>Glaptoleberis testudinaria</i>						1	14								
<i>Lathonura rectirostris</i>													1		
<i>Leydigia acanthocercoides</i>														1	1
<i>Leydigia leydigii</i>			1												
<i>Macrothrix hirsuticornis</i>															
<i>Macrothrix laticornis</i>									1	1					
<i>Macrothrix rosea</i>															1
<i>Moina brachiata</i>															
<i>Moina micrura</i>														125	8
<i>Oxyurella tenuicaudis</i>													1		
<i>Phrixura leei</i>									2						
<i>Pleuroxus aduncus</i>									2		88				
<i>Pleuroxus laevis</i>							10		1				2		
<i>Pleuroxus letourneuxi</i>															
<i>Pleuroxus truncatus</i>	1	8		2	3	8	3		87			2			
<i>Scapholeberis rammneri</i>	1													18	9
<i>Sida crystallina</i>												37			1
<i>Simocephalus exspinosus</i>															
<i>Simocephalus vetulus</i>	2	99				1	19		1	1	147		91	13	5
<i>Tretocephala ambigua</i>															

Primavera	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
	La Seca	Lagunillo Cardenillas	Alboraj	Villafrauca Chica	El Taray	Villafrauca Grande	Posacilla	Cordovilla	Retamar	Alcahozo Chico	El Hito	La Sal	Pedro Muñoz	Manjavacas	Navalafuente
<b>CLADÓCEROS</b>															
<i>Acroperus neglectus</i>															
<i>Alona affinis</i>															
<i>Alona guttata</i>															
<i>Alona quadrangularis</i>															
<i>Alona rectangula</i>		59	4		1				1			1			
<i>Alona salina</i>						1			31		84	25		21	70
<i>Alonella excisa</i>															
<i>Alonella exigua</i>															
<i>Bosmina longirostris</i>															
<i>Ceriodaphnia dubia</i>															
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>															
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>															
<i>Ceriodaphnia reticulata</i>			1	337	4	1		3				1			
<i>Chydorus sphaericus</i>			6	1	33										
<i>Daphnia curvirostris</i>												1			
<i>Daphnia galeata</i>															
<i>Daphnia gr longispina</i>	1	1													
<i>Daphnia magna</i>					390	2	342		18		1	136	138	315	6
<i>Daphnia mediterranea</i>															1
<i>Daphnia pulicaria</i>															
<i>Diaphanosoma brachyura</i>															
<i>Diaphanosoma mongolianum</i>						1									
<i>Dunhevedia crassa</i>						1	1								2
<i>Ephemeroporus phintonicus</i>															
<i>Eurycercus lamellatus</i>															
<i>Glaptoleberis testudinaria</i>															
<i>Lathonura rectirostris</i>															
<i>Leydigia acanthocercoides</i>															
<i>Leydigia leydigii</i>															
<i>Macrothrix hirsuticornis</i>															
<i>Macrothrix laticornis</i>															
<i>Macrothrix rosea</i>															
<i>Moina brachiata</i>									127		8				207
<i>Moina micrura</i>															
<i>Oxyurella tenuicaudis</i>				11	3	1									
<i>Phrixura leei</i>															
<i>Pleuroxus aduncus</i>			1	1	57										
<i>Pleuroxus laevis</i>															
<i>Pleuroxus letourneuxi</i>									270		120		3		
<i>Pleuroxus truncatus</i>															
<i>Scapholeberis rammneri</i>												10			
<i>Sida crystallina</i>															
<i>Simocephalus exspinosus</i>												7	14	4	1
<i>Simocephalus vetulus</i>	2		1	1	10			1	17						
<i>Tretocephala ambigua</i>															

Primavera	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45
	Dehesilla	Sancho Gómez	Petrola	Inesperada	Las Yeguas	Altillo II	Albardiosa	Cno. de Villafranca	Altillo I	Alcahozo	El Longar	Salicor	Tirez	Peñahueca	Quero
<b>CLADÓCEROS</b>															
<i>Acroperus neglectus</i>															
<i>Alona affinis</i>															
<i>Alona guttata</i>															
<i>Alona quadrangularis</i>															
<i>Alona rectangula</i>															
<i>Alona salina</i>	2000	528		21		31	1		99	47	3	1	1		
<i>Alonella excisa</i>															
<i>Alonella exigua</i>															
<i>Bosmina longirostris</i>															
<i>Ceriodaphnia dubia</i>															
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>															
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>															
<i>Ceriodaphnia reticulata</i>															
<i>Chydorus sphaericus</i>															
<i>Daphnia curvirostris</i>															
<i>Daphnia galeata</i>															
<i>Daphnia gr longispina</i>															
<i>Daphnia magna</i>	235	29	3	165	4	1				14	1				
<i>Daphnia mediterranea</i>		6	2					600		1					
<i>Daphnia pulicaria</i>															
<i>Diaphanosoma brachyura</i>															
<i>Diaphanosoma mongolianum</i>															
<i>Dunhevedia crassa</i>		1		97	1	3	5								
<i>Ephemeroporus phintonicus</i>															
<i>Eurycercus lamellatus</i>															
<i>Glaptoleberis testudinaria</i>															
<i>Lathonura rectirostris</i>															
<i>Leydigia acanthocercoides</i>															
<i>Leydigia leydigii</i>															
<i>Macrothrix hirsuticornis</i>															
<i>Macrothrix laticornis</i>															
<i>Macrothrix rosea</i>															
<i>Moina brachiata</i>	11	74		83	5	1				2					
<i>Moina micrura</i>															
<i>Oxyurella tenuicaudis</i>															
<i>Phrixura leei</i>															
<i>Pleuroxus aduncus</i>															
<i>Pleuroxus laevis</i>															
<i>Pleuroxus letourneuxi</i>			1						1		3				
<i>Pleuroxus truncatus</i>															
<i>Scapholeberis rammneri</i>															
<i>Sida crystallina</i>															
<i>Simocephalus exspinosus</i>															
<i>Simocephalus vetulus</i>															
<i>Tretocephala ambigua</i>															

Primavera	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
	Somolinos	Marquesado	La Liana	Cardenillas	La Parra	El Tejo	La Cruz	Taravilla	El Tobar	Tobar Chico	Lagunillo del Tejo	Arquillo	Ojos de Villaverde	Belaña Chica	Belaña Grande
<b>ANOSTRÁCEOS</b>															
<i>Artemia salina</i>															
<i>Branchinecta orientalis</i>															
<i>Branchinectella media</i>															
<i>Branchinella spinosa</i>															
<i>Chirocephalus diaphanus</i>															
<b>COPÉPODOS</b>															
<i>Acanthocyclops americanus</i>															
<i>Acanthocyclops robustus</i>															4
<i>Acanthocyclops</i> sp.															
<i>Arctodiaptomus salinus</i> f. <i>carstica</i>									199	63					
<i>Arctodiaptomus salinus</i>															
<i>Arctodiaptomus wierzejskii</i>															
<i>Canthocamptus staphylinus</i>				2					2	1				2	4
<i>Cleptocamptus retrogressus</i>															
<i>Cyclops</i> cf. <i>abyssorum</i>															
<i>Cyclops insignis</i>															
<i>Cyclops kolensis</i>												2		23	
<i>Cyclops vicinus</i>									1						
<i>Diacyclops bicuspidatus</i>														104	6
<i>Ectocyclops phaleratus</i>											1				
<i>Eucyclops macruroides</i>	93	31			23	17	134		58						
<i>Eucyclops macrurus</i>				172											
<i>Eucyclops serrulatus</i>		2						1	22	6	225				
<i>Eucyclops speratus</i>			51									3	7		
<i>Hemidiaptomus roubau</i> <i>lauterborni</i>														1	1
<i>Macrocyclops albidus</i>	15	128		13		2	23	13				15	133		
<i>Macrocyclops distinctus</i>		13			7				5	11					
<i>Macrocyclops fuscus</i>		94													
<i>Megacyclops viridis</i>											208				
<i>Megacyclops</i> cf. <i>gigas</i>															
<i>Metacyclops minutus</i>														195	
<i>Microcyclops varicans</i>															
<i>Microcyclops rubellus</i>															
<i>Mixodiaptomus incrassatus</i>														5	2
<i>Mixodiaptomus ortizi</i>														19	2
<i>Paracyclops affinis</i>															
<i>Paracyclops fimbriatus</i>									5						
<i>Tropocyclops prasinus</i>		223	161	288	15	1	2383		50		1				

Primavera	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
	La Seca	Lagunillo Cardenillas	Alboraj	Villafrauca Chica	El Taray	Villafrauca Grande	Posadilla	Cordovilla	Retamar	Alcahozo Chico	El Hito	La Sal	Pedro Muñoz	Manjavacas	Navalafuente
<b>ANOSTRÁCEOS</b>															
<i>Artemia salina</i>															
<i>Branchinecta orientalis</i>											1				
<i>Branchinectella media</i>														2	
<i>Branchinella spinosa</i>															
<i>Chirocephalus diaphanus</i>	1														
<b>COPÉPODOS</b>															
<i>Acanthocyclops americanus</i>							3								
<i>Acanthocyclops robustus</i>				4									95		
<i>Acanthocyclops sp.</i>			4												
<i>Arctodiaptomus salinus f carstica</i>															
<i>Arctodiaptomus salinus</i>				2		509						39		173	
<i>Arctodiaptomus wierzejskii</i>								148					46		
<i>Canthocamptus staphylinus</i>															
<i>Cleptocamptus retrogressus</i>															
<i>Cyclops cf abyssorum</i>					30										
<i>Cyclops insignis</i>															
<i>Cyclops kolensis</i>															
<i>Cyclops vicinus</i>															
<i>Diacyclops bicuspidatus</i>												3			
<i>Ectocyclops phaleratus</i>															
<i>Eucyclops macruroides</i>															
<i>Eucyclops macrurus</i>															
<i>Eucyclops serrulatus</i>					7										
<i>Eucyclops speratus</i>															
<i>Hemidiaptomus roubau i lauterborni</i>															
<i>Macrocyclus albidus</i>			5												
<i>Macrocyclus distinctus</i>															
<i>Macrocyclus fuscus</i>															
<i>Megacyclus viridis</i>	73					1						21			
<i>Megacyclus cf gigas</i>															
<i>Metacyclus minutus</i>								43		7					58
<i>Microcyclus varicans</i>		53													
<i>Microcyclus rubellus</i>															
<i>Mixodiaptomus incrassatus</i>							5								
<i>Mixodiaptomus ortizi</i>															
<i>Paracyclus affinis</i>		11													
<i>Paracyclus fimbriatus</i>								24							
<i>Tropocyclops prasinus</i>			1												

Primavera	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45
	Dehesilla	Sancho Gómez	Petrola	Inesperada	Las Yeguas	Attilo II	Albardiosa	Cno. de Villafranca	Attilo I	Alcahozo	El Longar	Salicor	Tirez	Peñahueca	Quero
<b>ANOSTRÁCEOS</b>															
<i>Artemia salina</i>															2
<i>Branchinecta orientalis</i>															
<i>Branchinectella media</i>		1				1	1		1	4					
<i>Branchinella spinosa</i>			1												
<i>Chirocephalus diaphanus</i>															
<b>COPÉPODOS</b>															
<i>Acanthocyclops americanus</i>															
<i>Acanthocyclops robustus</i>															
<i>Acanthocyclops</i> sp.															
<i>Arctodiaptomus salinus</i> f. <i>carstica</i>															
<i>Arctodiaptomus salinus</i>	5		506		6	49	591	61					2		1
<i>Arctodiaptomus wierzejskii</i>															
<i>Canthocamptus staphylinus</i>															
<i>Cleptocamptus retrogressus</i>								33							
<i>Cyclops</i> cf. <i>abyssorum</i>					156										
<i>Cyclops insignis</i>	9	4													
<i>Cyclops kolensis</i>															
<i>Cyclops vicinus</i>															
<i>Diacyclops bicuspidatus</i>				15						1					
<i>Ectocyclops phaleratus</i>															
<i>Eucyclops macruroides</i>															
<i>Eucyclops macrurus</i>															
<i>Eucyclops serrulatus</i>			1												
<i>Eucyclops speratus</i>															
<i>Hemidiaptomus roubau</i> <i>lauterborni</i>															
<i>Macrocyclus albidus</i>															
<i>Macrocyclus distinctus</i>															
<i>Macrocyclus fuscus</i>															
<i>Megacyclus viridis</i>															
<i>Megacyclus</i> cf. <i>gigas</i>															
<i>Metacyclus minutus</i>															
<i>Microcyclus varicans</i>															
<i>Microcyclus rubellus</i>															
<i>Mixodiaptomus incrassatus</i>															
<i>Mixodiaptomus ortizi</i>															
<i>Paracyclus affinis</i>															
<i>Paracyclus fimbriatus</i>															
<i>Tropocyclops prasinus</i>															



Otoño	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
	Somolinos	Marquesado	La Liana	Cardenillas	La Parra	El Tejo	La Cruz	Taravilla	El Tobar	Tobar Chico	Lagunillo del Tejo	Arquillo	Ojos de Villaverde	Belaña Chica	Belaña Grande	La Seca
<b>CLADÓCEROS</b>																
<i>Acroperus neglectus</i>	20	24		55	29	172	255	101					11			
<i>Alona affinis</i>	4	2						1					9			
<i>Alona guttata</i>	2	1		2			337	4					9			
<i>Alona quadrangularis</i>		1														
<i>Alona rectangula</i>							11				12		1			
<i>Alona salina</i>																
<i>Alonella excisa</i>		69						12					23			
<i>Alonella exigua</i>					1	1	2	46				1				
<i>Bosmina longirostris</i>								5								
<i>Ceriodaphnia dubia</i>											7					
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	1	1										1				
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>															4	
<i>Ceriodaphnia reticulata</i>													2			
<i>Chydorus sphaericus</i>		17						2					93		439	
<i>Daphnia curvirostris</i>																
<i>Daphnia galeata</i>																
<i>Daphnia gr longispina</i>		61			3											
<i>Daphnia magna</i>																
<i>Daphnia mediterranea</i>																
<i>Daphnia pulicaria</i>																
<i>Diaphanosoma brachyura</i>				4			2					2				
<i>Diaphanosoma mongolianum</i>																
<i>Dunhevedia crassa</i>																
<i>Ephemeroporus phintonicus</i>																
<i>Eurycercus lamellatus</i>													1			
<i>Glaptoleberis testudinaria</i>						16	33									
<i>Lathonura rectirostris</i>		1														
<i>Leydigia acanthocercoides</i>																
<i>Leydigia leydigii</i>																
<i>Macrothrix hirsuticornis</i>																
<i>Macrothrix laticornis</i>																
<i>Macrothrix rosea</i>													1			
<i>Moina brachiata</i>																
<i>Moina micrura</i>																
<i>Oxyurella tenuicaudis</i>																
<i>Phrixura leei</i>																
<i>Pleuroxus aduncus</i>											22		26			
<i>Pleuroxus laevis</i>		14					1									
<i>Pleuroxus letourneuxi</i>																
<i>Pleuroxus truncatus</i>	180	30			4		6	9					16			
<i>Scapholeberis rammneri</i>																
<i>Sida crystallina</i>																3
<i>Simocephalus exspinosus</i>																
<i>Simocephalus vetulus</i>	1	42		3			1	21			7		14		11	
<i>Tretocephala ambigua</i>																

Otoño	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
	Lagunillo Cardenillas	Alboraj	Villafranca Chica	El Taray	Villafranca Grande	Posadilla	Cordovilla	Retamar	Alcahozo Chico	El Hito	La Sal	Pedro Muñoz	Manjavacas	Navalafuente	Dehesilla
<b>CLADÓCEROS</b>															
<i>Acroperus neglectus</i>															
<i>Alona affinis</i>			1												
<i>Alona guttata</i>															
<i>Alona quadrangularis</i>															
<i>Alona rectangula</i>		18	1	2				19							
<i>Alona salina</i>					59	1		1		13		8			2
<i>Alonella excisa</i>															
<i>Alonella exigua</i>															
<i>Bosmina longirostris</i>															
<i>Ceriodaphnia dubia</i>															
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>															
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>															
<i>Ceriodaphnia reticulata</i>		1	4	109	3										
<i>Chydorus sphaericus</i>			2	1											
<i>Daphnia curvirostris</i>				1											
<i>Daphnia galeata</i>															
<i>Daphnia gr longispina</i>															
<i>Daphnia magna</i>				3		11						2	6		30
<i>Daphnia mediterranea</i>															110
<i>Daphnia pulex</i>															
<i>Diaphanosoma brachyura</i>															
<i>Diaphanosoma mongolianum</i>			5	2	11										
<i>Dunhevedia crassa</i>								6							
<i>Ephemeroporus phintonicus</i>															
<i>Eurycercus lamellatus</i>															
<i>Glaptoleberis testudinaria</i>															
<i>Lathonura rectirostris</i>															
<i>Leydigia acanthocercoides</i>															
<i>Leydigia leydigii</i>															
<i>Macrotrix hirsuticornis</i>									99						18
<i>Macrotrix laticornis</i>															
<i>Macrotrix rosea</i>															
<i>Moina brachiata</i>															1
<i>Moina micrura</i>															
<i>Oxyurella tenuicaudis</i>			1	4	1										
<i>Phrixura leei</i>															
<i>Pleuroxus aduncus</i>		2		4											
<i>Pleuroxus laevis</i>															
<i>Pleuroxus letourneuxi</i>															
<i>Pleuroxus truncatus</i>															
<i>Scapholeberis rammneri</i>															
<i>Sida crystallina</i>															
<i>Simocephalus exspinosus</i>				5									2		
<i>Simocephalus vetulus</i>				27	1										
<i>Tretocephala ambigua</i>				1											



Otoño	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45
	Sancho Gómez	Petrola	Inesperada	Las Yeguas	Attilo II	Albardosa	Cno. de Villafranca	Attilo I	Alcahazo	El Longar	Salicor	Tirez	Peñahueca	Quero
<b>CLADÓCEROS</b>														
<i>Acroperus neglectus</i>														
<i>Alona affinis</i>														
<i>Alona guttata</i>														
<i>Alona quadrangularis</i>														
<i>Alona rectangula</i>														
<i>Alona salina</i>		199											3	
<i>Alonella excisa</i>														
<i>Alonella exigua</i>														
<i>Bosmina longirostris</i>														
<i>Ceriodaphnia dubia</i>														
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>														
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>														
<i>Ceriodaphnia reticulata</i>														
<i>Chydorus sphaericus</i>														
<i>Daphnia curvirostris</i>														
<i>Daphnia galeata</i>														
<i>Daphnia gr longispina</i>														
<i>Daphnia magna</i>		1	6											
<i>Daphnia mediterranea</i>	96													
<i>Daphnia pulicaria</i>														
<i>Diaphanosoma brachyura</i>														
<i>Diaphanosoma mongolianum</i>														
<i>Dunhevedia crassa</i>		5,01							1				1	
<i>Ephemeroporus phintonicus</i>														
<i>Eurycercus lamellatus</i>														
<i>Glaptoleberis testudinaria</i>														
<i>Lathonura rectirostris</i>														
<i>Leydigia acanthocercoides</i>														
<i>Leydigia leydigii</i>														
<i>Macrotrix hirsuticornis</i>	193													
<i>Macrotrix laticornis</i>														
<i>Macrotrix rosea</i>														
<i>Moina brachiata</i>														
<i>Moina micrura</i>														
<i>Oxyurella tenuicaudis</i>														
<i>Phrixura leei</i>														
<i>Pleuroxus aduncus</i>														
<i>Pleuroxus laevis</i>														
<i>Pleuroxus letourneuxi</i>														
<i>Pleuroxus truncatus</i>														
<i>Scapholeberis rammneri</i>														
<i>Sida crystallina</i>														
<i>Simocephalus exspinosus</i>		1												
<i>Simocephalus vetulus</i>														
<i>Treptocephala ambigua</i>														

Otoño	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
	Somolinos	Marquesado	La Liana	Cardenillas	La Parra	El Tejo	La Cruz	Taravilla	El Tobar	Tobar Chico	Lagunillo del Tejo	Arquillo	Ojos de Villaverde	Belera Chica	Belera Grande	La Seca
<b>ANOSTRÁCEOS</b>																
<i>Artemia salina</i>																
<i>Branchinecta orientalis</i>																
<i>Branchinectella media</i>																
<i>Branchinella spinosa</i>																
<i>Chirocephalus diaphanus</i>																
<b>COPÉPODOS</b>																
<i>Acanthocyclops americanus</i>																
<i>Acanthocyclops robustus</i>															26	
<i>Acanthocyclops</i> sp.																
<i>Arctodiaptomus salinus</i> f. <i>carstica</i>																
<i>Arctodiaptomus salinus</i>																
<i>Arctodiaptomus wierzejskii</i>																
<i>Canthocamptus staphylinus</i>		3		3			1						7			
<i>Cleptocamptus retrogressus</i>																
<i>Cyclops</i> cf. <i>abyssorum</i>							11									
<i>Cyclops insignis</i>																
<i>Cyclops kolensis</i>															15	
<i>Cyclops vicinus</i>												370				
<i>Diacyclops bicuspidatus</i>																
<i>Ectocyclops phaleratus</i>																
<i>Eucyclops macruroides</i>	64	22		307	82	128	35	103								
<i>Eucyclops macrurus</i>																
<i>Eucyclops serrulatus</i>		69										393	39			
<i>Eucyclops speratus</i>																
<i>Hemidiaptomus roubaui lauterborni</i>																
<i>Macrocyclops albidus</i>		44		34	21	76	7	20								
<i>Macrocyclops distinctus</i>																
<i>Macrocyclops fuscus</i>	54	17														
<i>Megacyclops viridis</i>												50	26			
<i>Megacyclops</i> cf. <i>gigas</i>																
<i>Metacyclops minutus</i>																
<i>Microcyclops varicans</i>																
<i>Microcyclops rubellus</i>							8									
<i>Mixodiaptomus incrassatus</i>																
<i>Mixodiaptomus ortizi</i>																
<i>Paracyclops affinis</i>							1									
<i>Paracyclops fimbriatus</i>																
<i>Tropocyclops prasinus</i>		500		159	20	1	6	152			1		13			

Otoño	17 Lagunillo Cardenillas	18 Alboraj	19 Villafraña Chica	20 El Taray	21 Villafraña Grande	22 Posadilla	23 Cordovilla	24 Retamar	25 Alcahozo Chico	26 El Hito	27 La Sal	28 Pedro Muñoz	29 Manjavacas	30 Navalafuente	31 Dehesilla
<b>ANOSTRÁCEOS</b>															
<i>Artemia salina</i>															
<i>Branchinecta orientalis</i>															
<i>Branchinectella media</i>									1						561
<i>Branchinella spinosa</i>															
<i>Chirocephalus diaphanus</i>															
<b>COPÉPODOS</b>															
<i>Acanthocyclops americanus</i>															
<i>Acanthocyclops robustus</i>			135												
<i>Acanthocyclops sp.</i>		68													
<i>Arctodiaptomus salinus f carstica</i>															
<i>Arctodiaptomus salinus</i>					11			1			270		1736		247
<i>Arctodiaptomus wierzejskii</i>								6				3			
<i>Canthocamptus staphylinus</i>					1		10								
<i>Cleptocamptus retrogressus</i>								1					11		
<i>Cyclops cf abyssorum</i>				5								97			
<i>Cyclops insignis</i>															
<i>Cyclops kolensis</i>															
<i>Cyclops vicinus</i>															
<i>Diacyclops bicuspidatus</i>												1			
<i>Ectocyclops phaleratus</i>															
<i>Eucyclops macruroides</i>															
<i>Eucyclops macrurus</i>															
<i>Eucyclops serrulatus</i>															
<i>Eucyclops speratus</i>				76											
<i>Hemidiaptomus roubau i lauterborni</i>															
<i>Macrocyclops albidus</i>		68													
<i>Macrocyclops distinctus</i>															
<i>Macrocyclops fuscus</i>															
<i>Megacyclops viridis</i>				86	542			17			41				
<i>Megacyclops cf gigas</i>												1705			
<i>Metacyclops minutus</i>						17							7		
<i>Microcyclops varicans</i>															
<i>Microcyclops rubellus</i>															
<i>Mixodiaptomus incrassatus</i>						2									
<i>Mixodiaptomus ortizi</i>															
<i>Paracyclops affinis</i>															
<i>Paracyclops fimbriatus</i>								19							
<i>Tropocyclops prasinus</i>		352	287	411	275										

Otoño	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45
	Sancho Gómez	Petrola	Inesperada	Las Yeguas	Atillo II	Albardosa	Cno. de Villafranca	Atillo I	Alcahozo	El Longar	Salicor	Tirez	Peñahueca	Quero
<b>ANOSTRÁCEOS</b>														
<i>Artemia salina</i>														
<i>Branchinecta orientalis</i>														
<i>Branchinectella media</i>	586								1					
<i>Branchinella spinosa</i>														
<i>Chirocephalus diaphanus</i>														
<b>COPÉPODOS</b>														
<i>Acanthocyclops americanus</i>														
<i>Acanthocyclops robustus</i>														
<i>Acanthocyclops sp.</i>														
<i>Arctodiaptomus salinus f carstica</i>														
<i>Arctodiaptomus salinus</i>	410	1086		291									118	
<i>Arctodiaptomus wierzejskii</i>														
<i>Canthocamptus staphylinus</i>														
<i>Cleptocamptus retrogressus</i>							1				7			
<i>Cyclops cf abyssorum</i>														
<i>Cyclops insignis</i>														
<i>Cyclops kolensis</i>														
<i>Cyclops vicinus</i>														
<i>Diacyclops bicuspidatus</i>			6											
<i>Ectocyclops phaleratus</i>														
<i>Eucyclops macruroides</i>														
<i>Eucyclops macrurus</i>														
<i>Eucyclops serrulatus</i>														
<i>Eucyclops speratus</i>														
<i>Hemidiaptomus roubaui lauterborni</i>														
<i>Macrocyclus albidus</i>														
<i>Macrocyclus distinctus</i>														
<i>Macrocyclus fuscus</i>														
<i>Megacyclus viridis</i>		1							1				4	
<i>Megacyclus cf gigas</i>														
<i>Metacyclus minutus</i>														
<i>Microcyclus varicans</i>														
<i>Microcyclus rubellus</i>														
<i>Mixodiaptomus incrassatus</i>														
<i>Mixodiaptomus ortizi</i>														
<i>Paracyclus affinis</i>														
<i>Paracyclus fimbriatus</i>														
<i>Tropocyclops prasinus</i>														











Lagunas		Nº de especies											
		Primavera				Otoño				Total			
		Tot	Cla	Cop	An	Tot	Cla	Cop	An	Tot	Cla	Cop	An
1	Somolinos	10	8	2	0	8	6	2	0	12	9	3	0
2	Marquesado	14	8	6	0	18	12	6	0	19	12	7	0
3	La Llana	7	5	2	0	-	-	-	-	7	5	2	0
4	Cardenillas	10	6	4	0	8	4	4	0	13	8	5	0
5	La Parra	10	7	3	0	7	4	3	0	11	7	4	0
6	El Tejo	10	7	3	0	6	3	3	0	11	8	3	0
7	La Cruz	12	9	3	0	16	9	7	0	18	11	7	0
8	Taravilla	7	5	2	0	12	9	3	0	13	9	4	0
9	El Tobar	24	16	8	0	-	-	-	-	24	16	8	0
10	TobarChico	12	8	4	0	-	-	-	-	12	8	4	0
11	Lagunillo Tejo	9	5	4	0	7	4	3	0	9	5	4	0
12	Arquillo	10	7	3	0	4	3	1	0	13	9	4	0
13	Ojos de Villaverde	16	14	2	0	16	12	4	0	23	17	6	0
14	Beleña Chica	15	8	7	0	-	-	-	-	15	8	7	0
15	Beleña Grande	14	8	6	0	6	4	2	0	17	10	7	0
16	La Seca	4	2	1	1	-	-	-	-	4	2	1	1
17	Lagunillo Cardenillas	4	2	2	0	-	-	-	-	4	2	2	0
18	Alboraj	8	5	3	0	6	3	3	0	8	5	3	0
19	Villafranca Chica	7	5	2	0	8	6	2	0	11	8	3	0
20	Taray	9	7	2	0	15	11	4	0	16	11	5	0
21	Villafranca Grande	8	6	2	0	9	5	4	0	11	7	4	0
22	Posadilla	4	2	2	0	3	1	2	0	5	2	3	0
23	Cordovilla	3	2	1	0	3	1	2	0	5	3	2	0
24	Retamar	8	6	2	0	6	2	4	0	12	7	5	0
25	Alcahozo Chico	-	-	-	-	3	2	0	1	3	2	0	1
26	El Hito	6	4	1	1	-	-	-	-	6	4	1	1
27	La Sal	10	7	3	0	3	1	2	0	10	7	3	0
28	Pedro Muñoz	5	3	2	0	5	1	4	0	8	3	5	0
29	Manjavacas	5	3	1	1	6	3	3	0	7	3	3	1
30	Navalafuente	7	6	1	0	-	-	-	-	7	6	1	0
31	Dehesilla	5	3	2	0	7	5	1	1	8	5	2	1
32	Sancho Gómez	7	5	1	1	4	2	1	1	9	6	2	1
33	Petrola	6	3	2	1	6	4	2	0	10	6	3	1
34	Inesperada	5	4	1	0	2	1	1	0	5	4	1	0
35	Yeguas	5	3	2	0	1	0	1	0	5	3	2	0
36	Atillo II	6	4	1	1	-	-	-	-	6	4	1	1
37	Albardiosa	4	2	1	1	-	-	-	-	4	2	1	1
38	Atillo I	3	2	0	1	-	-	-	-	3	2	0	1
39	Cno. Villafranca	3	1	2	0	1	0	1	0	3	1	2	0
40	Alcahozo	6	4	1	1	3	1	1	1	8	5	2	1
41	El Longar	3	3	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0
42	Salicor	1	1	0	0	1	0	1	0	2	1	1	0
43	Tirez	2	1	1	0	0	0	0	0	2	1	1	0
44	Peñahueca	0	0	0	0	4	2	2	0	4	2	2	0
45	Quero	2	0	1	1	-	-	-	-	2	0	1	1

Tot: Total de crustáceos

Cla: Cladóceros

Cop: Copépodos

An: Anostráceos

Lagunas		Diversidad			Equitatividad			IFO		
		Prima	Otoño	Total	Prima	Otoño	Total	Prima	Otoño	Total
1	Somolinos	1,5	1,8	2,1	45	60	59	0,2	0,2	0,2
2	Marquesado	2,6	2,5	2,8	69	61	65	0,3	0,3	0,2
3	La Llana	1,4	-	1,4	50	-	50	0,3	-	0,2
4	Cardenillas	1,5	1,7	2,1	46	57	58	0,2	0,2	0,2
5	La Parra	2,1	2,0	2,4	65	71	69	0,2	0,2	0,1
6	El Tejo	2,1	1,7	1,9	63	66	54	0,2	0,2	0,1
7	La Cruz	1,3	2,0	1,8	35	50	44	0,2	0,3	0,2
8	Taravilla	2,4	2,6	2,8	85	73	75	0,2	0,2	0,1
9	El Tobar	3,0	-	3,0	66	-	66	0,3	-	0,3
10	TobarChico	2,3	-	2,3	64	-	64	0,2	-	0,2
11	Lagunillo Tejo	2,3	1,1	2,2	71	39	68	0,3	0,3	0,2
12	Arquillo	2,1	0,1	1,0	64	4	27	0,2	0,5	0,2
13	Ojos de Villaverde	2,8	3,2	3,5	69	80	78	0,3	0,3	0,2
14	Beleña Chica	2,6	-	2,6	65	-	65	0,4	-	0,3
15	Beleña Grande	3,3	0,8	1,3	86	29	33	0,4	0,6	0,4
16	La Seca	0,2	-	0,2	9	-	9	0,3	-	0,3
17	Lagunillo Cardenillas	1,4	-	1,4	70	-	70	0,5	-	0,4
18	Alboraj	2,5	1,4	1,5	83	53	51	0,2	0,3	0,2
19	Villafranca Chica	0,4	1,2	1,7	14	38	50	0,2	0,2	0,2
20	Taray	1,5	2,0	2,7	46	52	67	0,2	0,4	0,2
21	Villafranca Grande	0,1	1,4	1,8	5	45	53	0,2	0,2	0,1
22	Posadilla	0,2	1,3	0,5	9	79	20	0,4	0,5	0,3
23	Cordovilla	0,7	1,1	1,2	45	70	51	0,2	0,4	0,2
24	Retamar	2,2	2,0	2,5	74	78	70	0,2	0,2	0,1
25	Alcahozo Chico	-	0,003	0,003	-	0	0	-	0,2	0,2
26	El Hito	1,4	-	1,4	53	-	53	0,3	-	0,3
27	La Sal	2,0	0,8	1,8	60	49	55	0,2	0,1	0,1
28	Pedro Muñoz	1,7	0,3	1,1	75	14	37	0,3	0,5	0,3
29	Manjavacas	1,2	0,2	0,8	53	7	28	0,1	0,2	0,1
30	Navalafuente	1,5	-	1,5	54	-	54	0,2	-	0,1
31	Dehesilla	0,6	1,6	1,7	25	57	57	0,2	0,4	0,2
32	Sancho Gómez	0,9	1,7	2,4	33	87	74	0,2	0,3	0,2
33	Petrola	0,1	0,7	0,6	3	26	17	0,3	0,2	0,2
34	Inesperada	1,9	1,0	1,9	83	100	84	0,1	0,3	0,1
35	Yeguas	0,6	0	1,1	26	-	47	0,2	0,1	0,1
36	Attilo II	1,3	-	1,3	49	-	49	0,1	-	0,1
37	Albardiosa	0,1	-	0,1	4	-	4	0,1	-	0,1
38	Attilo I	0,1	-	0,1	5	-	5	0,1	-	0,1
39	Camino Villafranca	0,7	0	0,7	44	-	44	0,4	0,3	0,2
40	Alcahozo	1,3	1,0	1,5	51	66	50	0,1	0,2	0,1
41	El Longar	1,4	-	1,4	91	-	91	0,1	-	0,1
42	Salicor	0	0	0,5	-	-	54	0,1	0,3	0,2
43	Tirez	0,9	-	0,9	92	-	92	0,1	-	0,1
44	Peñahueca	-	0,4	0,4	-	22	22	-	0,1	0,1
45	Quero	0,9	-	0,9	92	-	92	0,5	-	0,5

Fechas	Profundidad (m)	<i>Cyclops abyssorum</i>				<i>Tropocyclops prasinus</i>				<i>Ceriodaphnia dubia</i>	<i>Daphnia longispina</i>	<i>Diaphanosoma brachyura</i>
		Hembras	Machos	Copepoditos	Nauplios	Hembras	Machos	Copepoditos	Nauplios			
23/03/96	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
23/03/96	3	4,8	0,5	0,6	9,2	12,5	0,5	1,3	16,5	0	0	0
23/03/96	6	0,8	0	0,2	2,4	1,7	0,3	1,1	2,7	0	0	0
23/03/96	8	0,3	0	0	0	1,0	0	1,0	1,0	0	0	0
23/03/96	10	0	0	0	0	0	0	0,3	0,8	0	0	0
23/03/96	14	0	1,6	0,2	10,8	0,2	0	0	0,3	0	0	0
23/03/96	14,5	0,2	0,5	0	7,0	0	0	0	0	0	0	0
23/03/96	15	0	0	0	0,3	0	0	0	0	0	0	0
27/04/96	3	0	0,2	2,2	1,4	0,3	0	1,6	3,8	0	0	0,2
27/04/96	13,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11/06/96	0,5	0	0	0	0	25,8	1,5	5,2	11,9	0	0	0
11/06/96	2	0,4	0	2,1	22,7	17,9	2,1	5,8	86,9	0	0,2	12,7
11/06/96	4,5	2,5	0,6	3,3	9,6	33,8	5,8	13,5	20,6	0,4	0	0
11/06/96	6	2,3	0,4	4,8	3,8	6,3	0,8	6,2	16,7	0,8	0,2	0
11/06/96	8	1,2	0,2	5,0	13,7	3,8	0,6	3,8	9,6	0	0	0
11/06/96	10	0,6	0,2	1,5	3,8	1,9	0	0,6	3,5	0	0	0
11/06/96	12	0	0	0,2	0,6	0,2	0	0	0	0	0	0
11/06/96	14	0	0	0	0	0,4	0	0,4	0	0	0	0
11/07/96	0,5	0	0	0	0	0,5	0	0,8	1,4	0	0	0
11/07/96	2	0,5	0,2	0,8	1,0	13,5	3,3	14,9	154,0	1,1	0,5	12,7
11/07/96	5	0,6	0	0,2	0,3	17,8	8,1	3,7	51,4	1,9	0,5	21,7
11/07/96	7	4,6	1,9	1,4	1,9	2,2	0,3	0,6	1,9	57	0,8	5,6
11/07/96	10,6	0,2	0	0	0,2	0,8	0	0	0	0	0	0
15/09/96	1	0	0	0,5	1,3	39,8	6,0	19,0	41,3	0	0	0,6
15/09/96	3	0	0	0,8	1,6	47,3	6,5	36,5	170,6	0	2,2	23,2
15/09/96	3,5	0	0	2,4	8,6	0,5	0,6	74,6	20,0	0	1,0	0,6
15/09/96	5	0	0	0,3	1,7	1,1	4,0	111,7	87,0	0	3,3	18,3
15/09/96	7	0	0	0,8	4,4	1,6	8,7	87,6	14,8	0,2	4,3	24,9
15/09/96	9	0	0	5,4	5,2	1,0	2,4	136,7	40,8	0,2	26,5	3,3
07/11/96	0,5	0	0	0,2	0,2	0	0	2,4	0,5	0	1,6	0
07/11/96	2	0	0	0,5	3,0	0	0,2	12,4	8,3	0	0,6	0
07/11/96	4	0	0	1,6	3,5	0,0	1,3	23,5	6,2	0,3	26,0	0,3
07/11/96	6	0	0	0,2	1,0	0,0	1,1	14,8	7,6	0,0	7,1	0,2
07/11/96	8	0	0	0,3	3,3	0,3	0,3	18,6	4,4	0,3	5,1	0,3
07/11/96	10	0	0	0,2	1,3	0,2	0,2	7,1	1,7	0,2	1,9	0
07/11/96	11	0	0	0,2	0,3	0	0	0,8	0,6	0	4,0	0
07/11/96	12	0	0	0	0,2	0,2	0	0,6	0	0	1,1	0
16/12/96	0,5	0	0	0	0,6	0	0	0,5	0,3	0	0,2	0
16/12/96	2	0	0	0	1,9	0,6	1,9	4,4	0,2	0	0,5	0
16/12/96	4	0	0,2	0,5	1,7	0,5	0,8	5,4	0,6	0,2	1,1	0
16/12/96	6	0	0,5	1,1	1,0	0,8	0,6	4,9	0,5	0	1,9	0

Fechas	Profundidad (m)	<i>Cyclops abyssorum</i>				<i>Tropocyclops prasinus</i>				<i>Ceriodaphnia dubia</i>	<i>Daphnia longispina</i>	<i>Diaphanosoma brachyura</i>
		Hembras	Machos	Copepoditos	Nauplios	Hembras	Machos	Copepoditos	Nauplios			
16/12/96	8	0,6	0,5	2,9	0,3	0	0	0,6	0,2	0	2,7	0
16/12/96	10	0	0	0,3	0,3	0,3	0,6	2,4	0,6	0	2,9	0
16/12/96	12	0	0	0,2	0,2	0	0,2	3,0	0,3	0	5,7	0
16/12/96	14	0,2	0	0	0	0	0,2	2,5	0,2	0	20,9	0
16/12/96	15	0	0	0	0	0	0,2	0	0	0	6,0	0
16/12/96	16	0	0	0	0	0	0,2	0	0	0	0	0
16/12/96	18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16/12/96	19,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,2	0
06/02/97	0,5	0	0	0,8	0	0	0	0	0	0	0	0
06/02/97	2	0	0,2	0,2	5,9	1,1	1,7	2,5	3,5	0	0	0
06/02/97	4	0,8	0,6	1,7	5,2	5,4	4,3	5,1	5,2	0	0,3	0
06/02/97	6	0,3	0,3	3,2	5,9	0,6	0,5	1,9	2,7	0	0,5	0
06/02/97	8	0,2	0,3	1,0	1,9	0	0	0,5	0,6	0	0,3	0
06/02/97	10	0,2	0	0,5	0,2	0	0	0,2	0,6	0	0,6	0
06/02/97	12	0	0	0,5	0,3	0	0	0	0	0	1,3	0
06/02/97	14	0,2	0	0,3	0	0	0	0,2	0	0	4,6	0
06/02/97	15	0	0	0,5	0	0	0	0,0	0,2	0	3,2	0
06/02/97	16	0	0	0	0	0	0	0,2	0,0	0	0,6	0
25/03/97	0,5	0	0	0	2,2	0,2	0	0,2	7,5	0	0	0,1
25/03/97	2	0	0	1,6	6,2	0,3	0,5	1,1	17,9	0	0	0,2
25/03/97	4	0,3	0,3	11,6	7,1	0,5	1,9	2,4	8,9	0	0	0
25/03/97	6	0,2	0,8	12,9	14,9	0	0,2	2,9	6,8	0	0	0
25/03/97	8	0	0,2	5,4	6,0	0	0,2	0,8	1,9	0	0,2	0
25/03/97	10	0,2	0,2	5,7	5,1	0	0	0	0,2	0	0	0
25/03/97	12	0,3	0,5	5,4	3,3	0	0	0	0,3	0	0	0
25/03/97	13	0,3	0	9,8	4,9	0	0	0	0	0	0	0
25/03/97	14	0	0	1,9	0,3	0	0	0	0	0	0	0
25/03/97	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
08/05/97	0	0	0	0,3	0	0	0	0	0	0	0	0
08/05/97	2	0	0	0,8	3,2	9,4	4,0	11,3	6,0	0,2	0	1,1
08/05/97	4	0,3	0,5	6,8	1,9	3,7	6,0	65,2	8,6	0,5	0	1,6
08/05/97	6	0,3	2,2	5,4	6,7	0	0,6	4,6	0,8	0,2	0	0
08/05/97	8	0	0	12,5	4,6	0	0,2	2,5	1,3	0	0	0
08/05/97	10	0	0	3,7	2,4	0	0	0,5	0,6	0	0	0
08/05/97	12	1,4	0,5	17,9	5,9	0	0	0,5	0,2	0	0	0
10/06/97	0,5	0	0	0,2	1,4	0	0	19,7	0,5	0	0	0
10/06/97	2	0	0	0,5	1,6	0	0	213	563,5	0	0,3	65,6
10/06/97	4	0	0	0,2	0,5	0	0	67,3	62,4	0,3	0,6	75,4
10/06/97	6	0	0	0,5	0,3	0	0	15,9	4,0	6,5	3,3	132,5
10/06/97	8	0	0	3,3	7,3	0	0	29,5	4,0	5,7	0,3	3,0
10/06/97	10	0	0	1,9	6,5	0	0	10,8	2,2	0,8	1,1	0,8

Fechas	Profundidad (m)	<i>Cyclops abyssorum</i>				<i>Tropocyclops prasinus</i>				<i>Ceriodaphnia dubia</i>	<i>Daphnia longispina</i>	<i>Diaphanosoma brachyura</i>
		Hembras	Machos	Copepoditos	Nauplios	Hembras	Machos	Copepoditos	Nauplios			
10/06/97	11	0	0	1,7	2,2	0	0	3,0	0,8	0,2	0	0,8
10/07/97	0,5	0	0	1,0	0	0,2	0,2	2,9	7,1	0	0	0
10/07/97	2,5	0	0	0,6	0,3	13,0	3,8	44,4	96,7	0,2	0,2	40,6
10/07/97	4,5	0	0	1,1	1,6	3,3	15,1	20,2	44,0	0,5	0,5	47,3
10/07/97	6,5	0	0,2	2,4	0	0,2	0,6	2,7	1,1	0	0,3	4,1
10/07/97	8	0	0	4,0	0,6	0,2	0,5	6,5	7,5	1,7	2,4	50,2
10/07/97	9	0	0	7,9	2,2	0,3	0	5,9	1,3	3,3	6,8	36,0
10/07/97	9,5	0	0	9,5	1,1	0,2	0	2,9	1,1	3,2	3,8	46,3
10/07/97	10	0	0	19,4	2,2	0,2	0	7,9	0	14,0	1,6	3,3
10/07/97	10,5	0	0	11,6	0,5	0	0	4,3	1,0	2,7	0,2	1,1
01/08/97	0,5	0	0	0,8	0,0	1,4	0,2	3,2	0,2	0	0	0
01/08/97	3	0	0	0,2	1,6	3,2	1,1	68,9	146,8	0	0	11,9
01/08/97	5	0	0	0	1,7	0,3	2,5	44,1	211,4	0,0	0,0	94,3
01/08/97	6	0	0	0,3	1,6	0,6	3,2	28,1	34,3	0,0	0,8	60,6
01/08/97	8	0,2	0	3,8	2,7	0,2	0,3	28,7	67,5	0	0,8	16,2
01/08/97	9	0,5	0	4,9	2,5	0	0,2	18,1	15,1	0	2,7	2,2
01/08/97	10	0,2	0	5,7	11,1	0,3	0	4,1	3,8	0	2,1	0,3
01/08/97	10,5	0	0	16,2	11,1	0,3	0,3	4,3	2,5	0	1,6	1,3
05/09/97	0,5	0	0	0	0	0,2	0	0,3	0,2	0	0	0
05/09/97	2	0	0	0	8,6	1,1	0,5	11,9	7,8	0	0	0,2
05/09/97	4	0	0	0,3	6,5	0	0,5	7,1	4,4	0	0	11,6
05/09/97	6,5	0	0	0,2	7,9	0,2	0,2	15,6	9,8	0	0,2	21,4
05/09/97	8	0	0	5,1	12,4	0	0	48,3	61,3	0	0,3	0,3
05/09/97	9	0,5	0,2	8,6	12,5	0,2	0	25,1	42,7	0	0,2	1,0
05/09/97	10	0,6	0,2	7,5	15,7	0	0	8,3	10,3	0	0	0
05/09/97	10,5	0	0	0,3	1,0	0	0	1,3	1,9	0	0	0
14/10/97	0,5	0	0	0	0	0	0	0,3	0,2	0	0	0
14/10/97	2	0	0	0	0	0	0	2,5	2,9	0	0	0,3
14/10/97	4	0	0	1,2	0	0	0	8,5	5,0	0	0	1,2
14/10/97	6	0	0	0,0	0	0	0	11,9	10,8	13,1	0	1,2
14/10/97	8	0	0	1,5	0	0	0,4	36,5	26,2	0	0,4	15,8
14/10/97	10	0	0	6,2	16,2	0	0	3,5	3,1	0	0	1,9
14/10/97	12	0	0	0,0	0,4	0	0	0	1,2	0	0	0
12/11/97	0,5	0	0	0,2	0	0	0	0,3	0,2	0	0	0
12/11/97	2	0	0	0	0	0	0	1,3	0	0	0	0,3
12/11/97	4	0	0	0,3	0	0	0,2	1,1	0	0	0	0,3
12/11/97	6	0	0,2	1,1	0	0	0,2	4,1	0	0	0	0,2
12/11/97	8	0	0,2	1,6	0	0	0,6	4,6	0	0	0	0,3
12/11/97	10	0,3	2,1	3,5	0	0	0,8	1,7	0	0	0	1,0
12/11/97	11	0	0	1,3	0	0	0	0	0	0	0	0,2
15/12/97	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0



Fechas	Profundidad (m)	<i>Cyclops abyssorum</i>				<i>Tropocyclops prasinus</i>				<i>Ceriodaphnia dubia</i>	<i>Daphnia longispina</i>	<i>Diaphanosoma brachyura</i>
		Hembras	Machos	Copepoditos	Nauplios	Hembras	Machos	Copepoditos	Nauplios			
15/12/97	2	0	0	0	0	0	0	0,2	0	0	0	0
15/12/97	4	0	0,3	0,2	0	0,3	0,6	0	0	0	0	0
15/12/97	6	0	0	0,3	0,5	0	0	0,6	0,3	0	0	0
15/12/97	8	0	0	0	1,0	1,0	0,6	2,1	0,6	0	0	0
15/12/97	10	0,3	0,3	0,3	1,0	1,0	0	1,0	0,0	0	0	0
15/12/97	12	0,2	0	0,3	0,6	1,1	0,8	0,5	1,0	0	0,2	0
15/12/97	14	0,2	0,2	0	0,3	0,3	1,0	0,2	0	0	0	0
15/12/97	15	0,5	0	0,2	0	0,6	1,7	0,2	0	0	0	0
15/12/97	16	0,2	0	0,2	0	0	0,2	0,2	0	0	0	0
20/01/98	0,5	0	0	0,6	8,7	0	0	0,3	6,3	0	0	0
20/01/98	2	0	0,8	2,7	9,7	1,0	6,5	1,6	6,5	0	0	0
20/01/98	4	0	0,3	12,1	12,1	3,2	2,2	1,0	8,6	0	0	0
20/01/98	6	0	0,2	2,5	7,1	0,3	0,3	0,3	3,7	0	0	0
20/01/98	8	0	0,2	1,0	1,6	0,3	0	0,2	0,3	0	0	0
20/01/98	10	0	0,2	1,9	6,7	0,8	0	0,5	5,4	0	0	0
20/01/98	12	0,3	0,2	0	3,0	0,5	0	0	2,5	0	0	0
20/01/98	14	0	0	0,2	2,1	0,5	0	0,3	1,1	0	0	0
20/01/98	16	1,0	0,6	0	3,3	0,2	0,6	0,8	4,8	0	0	0
20/01/98	18,5	0	0	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0
25/02/98	0,5	0	0	0	2,2	0	0	0	1,7	0	0	0
25/02/98	2	0	0	0,4	23,1	0	0	0,4	13,9	0	0	0
25/02/98	4	0	0	15,6	21,1	4,3	1,5	2,6	13,3	0	0	0
25/02/98	6	0	0,4	18,9	20,9	2,6	2,0	2,2	9,6	0	0	0
25/02/98	8	0,2	0	14,6	8,1	0	0	0,7	3,0	0	0	0
25/02/98	10	0	0,4	7,8	6,3	0	0	0,4	1,5	0	0	0
25/02/98	12	0	0	3,7	1,5	0	0	0	0,4	0	0	0
25/02/98	14	0,2	0,2	5,0	16,5	0	0	0	2,0	0	0	0
25/02/98	14,5	0,4	1,3	6,9	14,6	0	0	0,2	0	0	0	0
01/04/98	0,5	0	0	1,7	0,6	0	0	0,4	1,7	0	0	0
01/04/98	2	0	0	15,0	37,8	1,5	0,2	3,1	38,3	0	0	0,4
01/04/98	4	0	0	34,6	20,2	2,6	0,7	3,1	19,6	0	0	0,2
01/04/98	6	0	0	23,1	13,9	0,4	0,6	2,4	3,9	0	0	0
01/04/98	8	0	0	8,7	6,7	0,4	0	3,0	0,2	0	0	0
01/04/98	10	0	0	9,4	3,1	0	0	4,1	1,1	0	0	0
01/04/98	12	0	0	5,2	5,6	0,2	0	3,3	0,4	0	0	0
06/05/98	0,5	0	0	0	0,2	0	0	0,2	0,2	0	0	0
06/05/98	2	0	0	0	1,1	0,4	0	0,2	2,6	0	0	0
06/05/98	4	0	0	12,4	10,7	7,2	5,9	95,9	18,9	0	0	0,9
06/05/98	6	0	1,3	35,4	2,8	2,2	3,5	22,4	1,7	0	0	0,4
06/05/98	8	0	1,5	16,9	3,1	0,2	0,4	5,0	0,2	0	0	0
06/05/98	10	0	0,7	8,5	2,2	0,2	0	1,7	0,2	0	0	0,2

Fechas	Profundidad (m)	<i>Cyclops abyssorum</i>				<i>Tropocyclops prasinus</i>				<i>Ceriodaphnia dubia</i>	<i>Daphnia longispina</i>	<i>Diaphanosoma brachyura</i>
		Hembras	Machos	Copepoditos	Nauplios	Hembras	Machos	Copepoditos	Nauplios			
06/05/98	12	0,2	1,1	2,6	2,4	0,2	0	0,2	0,2	0	0	0
09/06/98	0,5	0	0	0	0	3,1	0,6	1,5	0,0	0,2	0	0,2
09/06/98	2	0	0	0	3,1	5,7	1,3	11,1	11,3	0	0	11,9
09/06/98	4	0	0	0	9,3	4,8	4,8	61,1	106,7	0	0	37,6
09/06/98	6	0,2	0,2	1,1	0,2	3,5	5,4	42,4	55,7	0	0	11,5
09/06/98	8	0,7	1,3	12,8	8,7	0,2	0,7	7,0	0,9	0	0	0,2
09/06/98	10	0	0	6,9	0,7	0,2	0,6	3,7	0,7	0	0	0,2
16/06/98	0,5	0	0	0,2	0,4	1,1	0,2	10,4	23,1	0	0	3,7
16/06/98	2	0	0	0,6	0,2	2,2	0,6	54,3	339,6	0	0	60,2
16/06/98	4	0	0	0,2	0,0	3,5	4,3	85,7	295,0	0,2	0	107,4
16/06/98	6	0	0	0,7	0,2	2,8	5,9	148,5	39,8	0,6	0	19,3
16/06/98	8	0	0	4,4	2,2	0,7	1,3	73,5	19,4	0,2	0	5,6
16/06/98	10	0	0,2	12,6	0,9	0,2	0,6	12,6	3,5	0	0	0,6
16/06/98	10,5	0	0	7,6	2,2	0	0,4	3,5	2,2	0	0	3,3
23/06/98	0,5	0	0	0	0	0	0	5,2	0,4	0	0	0
23/06/98	2	0	0	0	20,7	0	0	29,1	13,7	0	0	2,4
23/06/98	4	0	0	0	105,4	0	0	83,1	106,3	0	0	109,4
23/06/98	6	0	0	0	21,9	0	0	45,0	30,4	0,2	0	150,7
23/06/98	8	0	0	0,7	10,2	0	0	31,3	12,8	0	0	12,8
23/06/98	10	0	0	2,0	3,5	0	0	24,3	3,0	0	0	1,1
23/06/98	11	0	0	3,7	2,8	0	0	22,4	6,1	0	0	3,5
30/06/98	0,5	0	0	0	5,2	0	0	34,1	5,0	0	0	0,6
30/06/98	2	0	0	0	32,8	0	0	90,2	20,9	0	0	6,1
30/06/98	4	0	0	0	54,1	0	0	89,4	30,0	0	0	79,3
30/06/98	6	0	0	0,6	21,1	0	0	50,2	21,3	0	0	134,6
30/06/98	8	0	0	0,6	4,6	0	0	59,1	36,1	1,7	0	283,7
30/06/98	10,5	0	0	0,4	8,7	0	0	13,3	5,2	0	0	5,9
07/07/98	0,5	0	0	0	1,1	0	0	54,1	24,3	0	0	6,5
07/07/98	1,5	0	0	0	0,4	0,2	0,2	60,0	23,0	0	0	5,6
07/07/98	2,5	0	0	0,2	0,2	0	0,4	124,1	33,0	0	0	28,1
07/07/98	3,5	0	0	0,2	0,2	0,7	1,9	91,3	27,4	0	0	48,1
07/07/98	4,5	0	0	0,4	0,2	0,6	1,5	48,5	36,1	0	0	72,6
07/07/98	5,5	0	0	0	0,2	0	0,9	35,0	24,4	0	0	93,3
07/07/98	6,5	0	0	0,4	0,2	0	0,2	22,2	18,0	0,2	0	125,2
07/07/98	7,5	0	0,2	0,6	0,4	0	0	29,1	20,7	0,4	0	125,9
07/07/98	8,5	0,2	0	0,2	0,2	0	0	38,9	15,4	6,1	0	460,0
07/07/98	9,5	0	0	2,0	1,9	0	0	62,4	10,6	1,7	0	100,7
07/07/98	10,5	0	0	2,6	5,7	0	0	31,5	5,4	0,4	0	28,0
13/07/98	0,5	0	0	12,4	0,6	0	0	0	0	0	0	0
13/07/98	2	0	0	0	2,4	0,6	0,7	33,7	5,4	0	0	6,7
13/07/98	4	0	0	0	2,8	1,3	2,6	33,5	6,5	0	0	25,7

Fechas	Profundidad (m)	<i>Cyclops abyssorum</i>				<i>Tropocyclops prasinus</i>				<i>Ceriodaphnia dubia</i>	<i>Daphnia longispina</i>	<i>Diaphanosoma brachyura</i>
		Hembras	Machos	Copepoditos	Nauplios	Hembras	Machos	Copepoditos	Nauplios			
13/07/98	6	0	0	0	3,7	0,4	1,3	25,4	2,8	0,2	0	67,4
13/07/98	8	0	0	0	1,3	0,2	0,9	18,5	4,3	0,2	0	99,1
13/07/98	10,5	0	0	1,5	2,0	0	0	34,3	3,9	2,2	0	53,9
21/07/98	0,5	0	0	0	0,2	11,9	3,0	41,7	39,4	0	0	5,6
21/07/98	2	0	0	0	0,6	21,3	10,4	38,1	40,9	0	0	27,6
21/07/98	4	0	0	0	1,7	5,2	13,0	36,5	48,0	0,2	0	44,4
21/07/98	6	0	0	3,1	0,2	2,6	9,6	23,0	25,9	0,2	0	61,1
21/07/98	8	0	0	0,2	1,3	0,2	1,7	9,1	7,6	0,6	0	73,1
21/07/98	10,5	0	0	1,9	1,9	0,7	0,2	15,6	3,0	3,9	0	71,1
28/07/98	0,5	0	0	0	0	4,6	0	3,3	0,9	0	0	0
28/07/98	2	0	0	0	2,4	6,1	0,7	5,7	13,0	0,4	0	4,1
28/07/98	4	0	0	0	5,9	15,4	11,5	21,7	129,8	0,2	0	77,8
28/07/98	6	0	0	0	8,7	4,6	12,6	20,6	101,3	0,9	0	75,0
28/07/98	8	0,2	0,4	2,2	1,5	2,2	3,7	13,7	40,9	0,7	0	41,5
28/07/98	10	0	0	2,2	0,2	0	0,6	3,7	11,1	11,1	0	26,3
28/07/98	11	0	0	3,7	3,3	0,6	0	3,9	1,9	0,9	0	2,6
01/08/98	0,5	0	0	0	0,4	0,9	0,6	8,0	5,6	0	0	0,6
01/08/98	1,5	0	0	0	10,2	11,9	3,7	13,0	48,0	0	0	3,1
01/08/98	2,5	0	0	0	19,6	19,6	14,6	25,6	134,6	0,2	0	30,9
01/08/98	3,5	0	0	0	9,1	5,9	7,4	11,9	56,3	0,6	0	15,0
01/08/98	4,5	0	0	0	2,4	2,2	3,7	8,0	13,5	0,6	0	16,5
01/08/98	5,5	0	0	0	6,7	1,5	5,4	8,5	38,3	0,7	0	44,8
01/08/98	6,5	0	0	0,9	3,9	2,0	7,6	10,6	65,7	1,5	0	60,4
01/08/98	7,5	0	0	2,2	2,4	1,1	4,6	16,3	61,3	1,9	0	60,9
01/08/98	8,5	0	0,4	2,0	4,1	1,3	2,4	16,5	76,7	0,9	0	11,3
01/08/98	9,5	0	0,2	1,9	1,9	0,4	0,6	11,1	57,4	9,8	0	26,5
01/08/98	10,5	0	0	2,8	2,6	1,5	2,0	16,9	34,3	4,3	0	6,7
01/08/98	11	0,4	0	2,0	3,9	1,9	0,6	12,0	9,4	0,6	0	2,2
03/08/98	0,5	0	0	0	0,0	0,9	0,6	1,3	3,3	0	0	0
03/08/98	1,5	0	0	0	5,2	4,3	1,5	5,4	24,8	0	0	1,9
03/08/98	2,5	0	0	0	26,3	15,0	6,7	18,0	135,2	0,2	0	32,0
03/08/98	3,5	0	0	0	12,2	8,7	4,6	10,6	66,5	0	0	33,7
03/08/98	4,5	0	0	0	34,4	6,7	3,9	17,6	92,0	1,9	0	69,1
03/08/98	5,5	0	0	0	14,8	3,1	4,8	10,4	73,9	0,7	0	40,7
03/08/98	6,5	0	0	0,2	12,4	3,0	3,7	11,5	55,4	1,5	0	93,1
03/08/98	7,5	0	0,4	1,5	10,2	1,3	5,2	12,0	53,5	0,9	0	31,5
03/08/98	8,5	0	0	3,9	8,0	0,9	2,0	14,8	50,4	2,6	0	48,0
03/08/98	9,5	0	0,2	2,4	9,1	1,1	1,3	15,9	39,4	12,4	0	45,2
03/08/98	10,5	0	0,2	1,3	2,2	0,9	0,2	12,6	22,8	3,7	0	12,8
06/08/98	0,5	0	0	0	0	0,2	0	1,3	0,4	0	0	0
06/08/98	1,5	0	0	0	0	3,5	1,1	13,1	47,4	0,4	0	0



Fechas	Profundidad (m)	<i>Cyclops abyssorum</i>				<i>Tropocyclops prasinus</i>				<i>Ceriodaphnia dubia</i>	<i>Daphnia longispina</i>	<i>Diaphanosoma brachyura</i>
		Hembras	Machos	Copepoditos	Nauplios	Hembras	Machos	Copepoditos	Nauplios			
06/08/98	2,5	0	0	0	6,7	6,5	3,1	30,0	145,2	0,2	0	10,0
06/08/98	3,5	0	0	0	0	11,5	8,1	41,7	261,1	0	0	39,6
06/08/98	4,5	0	0	0	5,0	4,4	3,3	25,7	163,9	0,6	0	44,8
06/08/98	5,5	0	0	0	8,7	2,0	3,7	17,6	97,0	0,7	0	47,8
06/08/98	6,5	0	0	0	7,0	0,2	3,0	9,6	51,7	2,2	0	43,5
06/08/98	7,5	0	0,7	0,4	12,0	1,5	3,9	10,6	60,2	3,9	0	36,9
06/08/98	8,5	0,2	0,2	1,3	10,4	1,3	1,7	8,9	63,7	4,6	0	15,9
06/08/98	9,5	0,2	0,6	3,5	6,3	1,3	0,9	5,4	48,3	12,2	0	15,6
06/08/98	10,5	0,7	0,4	4,4	10,4	0,4	0,2	5,6	15,4	3,7	0	4,3
06/08/98	11	0,9	0,7	6,9	22,0	1,3	0,4	3,7	9,1	1,1	0	0,7
10/08/98	0,5	0	0	0	0	0,2	0	0,7	0,6	0	0	0,0
10/08/98	1,5	0	0	0	0,4	0,7	0,6	3,3	2,2	0	0	0,0
10/08/98	2,5	0	0	0	8,9	2,2	0,2	22,6	53,3	0	0	1,7
10/08/98	3,5	0	0	0	18,0	4,3	0,6	33,5	91,3	0	0	21,3
10/08/98	4,5	0	0	0	21,9	2,8	1,7	35,4	98,9	0,4	0	22,2
10/08/98	5,5	0	0	0	28,7	3,7	2,2	20,7	88,1	2,0	0	28,1
10/08/98	6,5	0	0	0	9,4	1,5	3,3	13,9	50,6	0,6	0	28,3
10/08/98	7,5	0	0,4	0,4	15,0	1,7	2,0	13,9	103,3	4,4	0	28,5
10/08/98	8,5	0	0,7	1,3	16,9	0,9	2,0	16,5	108,3	5,6	0	29,1
10/08/98	9,5	0,4	0,4	1,1	13,1	0,6	1,1	7,8	59,4	9,3	0	13,5
10/08/98	10,5	0,7	0,7	3,9	6,9	0,2	0,6	5,7	24,8	2,6	0	0,9
10/08/98	11	2,4	3,1	3,9	21,1	0,2	0,4	4,4	16,1	1,7	0,4	1,3
10/08/98	12	0	0	0,2	0,9	0	0	0,2	1,9	0,2	0	1,1
18/08/98	0,5	0	0	0	0	0	0	1,9	0,2	0	0	0
18/08/98	1,5	0	0	0	0,2	0	0	7,0	0	0	0	0
18/08/98	2,5	0	0	0	5,9	1,1	0	35,9	8,1	0	0	1,3
18/08/98	3,5	0	0	0	33,1	3,9	1,3	77,6	58,7	0,6	0	16,3
18/08/98	4,5	0	0	0	48,1	2,8	3,1	67,6	57,6	0,4	0	27,8
18/08/98	5,5	0	0	0	35,0	3,1	2,6	30,2	53,7	0	0	23,0
18/08/98	6,5	0	0	0,2	12,8	0,7	2,4	18,5	49,4	0,7	0	39,6
18/08/98	7,5	0	0	0,4	25,9	0,7	1,7	18,0	58,5	0,4	0	41,7
18/08/98	8,5	0	0,4	0	23,7	0,6	1,3	14,1	60,9	0,9	0	28,3
18/08/98	9,5	0	0,2	0,7	18,7	0	0,7	16,1	62,2	12,4	0	15,2
18/08/98	10,5	0,2	0,9	0,4	6,9	0,2	0,4	7,6	48,3	6,9	0	3,1
18/08/98	11	0,7	0,6	4,6	47,2	0,2	0,6	2,0	33,7	1,3	0	1,3
31/08/98	0,5	0	0	0,2	4,1	1,5	0	17,6	9,1	0	0	0,2
31/08/98	2	0	0	0	2,4	0,9	0	11,9	11,5	0	0	0
31/08/98	4	0	0	0	14,8	1,5	1,5	21,3	30,4	0	0	7,6
31/08/98	6	0	0	0	13,3	0,2	1,5	16,3	33,1	0,2	0	7,8
31/08/98	8	0	0	0,6	30,4	0,2	0,9	17,4	47,2	0,2	0	39,1
31/08/98	10	0	0,2	0,6	23,1	0,2	0,2	20,7	50,9	2,0	0	11,9

Fechas	Profundidad (m)	<i>Cyclops abyssorum</i>				<i>Tropocyclops prasinus</i>				<i>Ceriodaphnia dubia</i>	<i>Daphnia longispina</i>	<i>Diaphanosoma brachyura</i>
		Hembras	Machos	Copepoditos	Nauplios	Hembras	Machos	Copepoditos	Nauplios			
31/08/98	11	0,2	0,2	26,5	40,4	0	0,2	4,3	60,0	0,4	0	6,1
17/09/98	0,5	0	0	0	0	0,2	0	1,1	0	0	0	0
17/09/98	1,5	0	0	0	0	1,7	0	2,0	0,2	0	0	0
17/09/98	2,5	0	0	0	0,9	1,5	1,7	5,7	2,2	0	0	0,2
17/09/98	3,5	0	0	0	7,8	4,4	3,1	20,6	34,3	0,2	0	2,6
17/09/98	4,5	0	0	0	18,0	3,5	4,4	43,0	49,3	0,4	0	29,4
17/09/98	5,5	0	0	0	20,7	2,6	4,4	35,4	52,2	0,2	0	31,7
17/09/98	6,5	0	0	0	9,3	0,4	2,2	22,4	32,6	0,6	0	32,2
17/09/98	7,5	0	0	0	8,5	0,7	3,5	25,2	30,4	0,4	0	65,4
17/09/98	8,5	0	0	0,4	7,8	0	0,7	28,9	41,1	0,6	0	75,0
17/09/98	9,5	0	0,2	1,1	8,5	0,6	1,1	49,4	46,9	3,7	0	70,2
17/09/98	10,5	0	0	1,7	9,6	0,2	0,2	45,0	49,6	1,5	0	5,0
17/09/98	11	0,2	0	9,1	32,8	0,6	0,7	91,1	81,3	0,4	0	4,8
30/09/98	0,5	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0
30/09/98	2	0	0	0	0	0,7	0	1,5	1,1	0	0	0
30/09/98	4	0	0	0	7,8	2,2	1,9	16,7	32,2	0	0	5,2
30/09/98	6	0	0	0	5,2	0,4	1,1	32,2	24,8	0	0	5,9
30/09/98	8	0	0	0	21,1	4,4	11,1	62,6	94,8	0	0	21,9
30/09/98	10	0	0,7	2,2	2,6	0,7	1,5	84,1	53,3	0	0	15,6
30/09/98	11	0	0	1,1	3,7	0,4	0,4	40,4	46,3	0	0	1,9
30/09/98	12	0	0	2,2	2,6	0,4	0	15,2	24,4	0	0	1,1
02/11/98	0,5	0	0	0	0	0,4	0	5,6	1,5	0	0	0
02/11/98	2	0	0	0,4	0	0	0	3,7	1,5	0	0	0
02/11/98	4	0	0	0	0	0	0	13,3	1,1	0	0	0
02/11/98	6	0	0	0	0	0	0,7	7,8	0	0	0	0
02/11/98	8	0	0	0	0	0,4	0,7	22,2	0,7	0	0	0
02/11/98	10	0	0	0,4	0	0	0,4	14,1	1,1	0	0	0,7
02/11/98	12	0	0	0	0	0	0	1,5	0,4	0	0	0
15/12/98	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15/12/98	2	0	0	0	0	0	0	0,2	0,2	0	0	0
15/12/98	4	0	0	0	0	0,4	4,3	0,6	0,2	0	0	0
15/12/98	6	0	0	0,2	0	0,2	1,1	0,4	0	0	0	0
15/12/98	8	0	0,2	0,4	0,2	0,7	0,7	1,9	0	0	0	0
15/12/98	10	0	0	0	0	0	0,6	0	0	0	0	0
15/12/98	12	0	0	0	0	0,6	1,1	1,1	0,2	0	0	0
15/12/98	14	0	0	0,2	0	0	0,2	0,6	0	0	0	0
15/12/98	16	0	0	0	0	0,4	0,4	0,9	0,2	0	0	0
15/12/98	18	0	0	0	0	0	0,2	0,2	0	0	0	0
15/12/98	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Fechas	Profundidad (m)	<i>Cyclops abyssorum</i>				<i>Tropocyclops prasinus</i>				<i>Ceriodaphnia dubia</i>	<i>Daphnia longispina</i>	<i>Diaphanosoma brachyura</i>
		Hembras	Machos	Copepoditos	Nauplios	Hembras	Machos	Copepoditos	Nauplios			
07/07/98	0,5	0	0	0	9,3	0,2	0	40,0	11,3	0	0	163,1
07/07/98	1,5	0	0	0	15,2	0,2	0,4	52,6	17,6	0,4	0	194,8
07/07/98	2,5	0	0	0	20,4	0,6	0,9	48,0	13,0	0	0	189,8
07/07/98	3,5	0	0	0	18,7	0,7	0,6	48,0	9,3	0	0	134,1
07/07/98	4,5	0	0	0	24,1	0,2	4,3	70,4	12,4	0,2	0	127,0
07/07/98	5,5	0	0	0	20,6	0,2	1,9	59,3	11,9	0,2	0	93,1
07/07/98	6,5	0	0	0	15,0	0,2	0,2	67,0	5,9	0,7	0	91,3
07/07/98	7,5	0	0	0	13,1	0	0	37,4	6,9	2,0	0	82,0
07/07/98	8,5	0	0,4	0,2	0	0	0,2	44,4	17,4	10,0	0	294,8
07/07/98	9,5	0	0	0,9	1,7	0,2	0	82,2	22,0	0,9	0	244,3
07/07/98	10,5	0	0	2,6	9,8	0	0	30,4	2,6	0	0	8,7
01/08/98	0,5	0	0	0	9,8	6,3	2,2	12,6	96,5	0,6	0	39,8
01/08/98	1,5	0	0	0	5,4	5,0	3,7	10,4	82,2	0,4	0	33,9
01/08/98	2,5	0	0	0	3,9	5,9	2,2	11,5	82,2	0,2	0	30,0
01/08/98	3,5	0	0	0	4,6	5,7	3,1	17,2	96,7	0,2	0	33,5
01/08/98	4,5	0	0	0	4,4	4,4	6,3	16,5	79,1	0,9	0	40,6
01/08/98	5,5	0	0	0	5,2	9,1	12,4	24,4	10,6	0,6	0	72,6
01/08/98	6,5	0	0	0	5,0	5,7	6,7	14,8	98,5	1,1	0	119,8
01/08/98	7,5	0	0	0	2,2	2,6	5,6	18,7	62,6	7,2	0	128,5
01/08/98	8,5	0	0,4	0,2	3,1	2,6	1,9	15,6	79,8	6,3	0	102,8
01/08/98	9,5	0	0,4	1,1	8,7	0,7	2,2	12,6	113,7	10,9	0	39,1
01/08/98	10,5	0,2	1,3	4,8	3,3	1,9	2,4	10,6	39,1	1,3	0	9,4
01/08/98	11	0,4	0,4	10,0	14,8	2,6	1,3	26,1	28,1	0	0	3,9
06/08/98	0,5	0	0	0	14,1	7,6	2,2	15,9	84,4	0,7	0	66,5
06/08/98	1,5	0	0	0	33,5	4,6	1,5	13,5	80,6	0,4	0	57,0
06/08/98	2,5	0	0	0	33,7	5,2	4,1	19,8	93,7	1,7	0	69,3
06/08/98	3,5	0	0	0	77,2	8,0	6,9	32,2	136,7	0,6	0	93,1
06/08/98	4,5	0	0	0	34,4	4,1	4,6	20,4	72,4	0,4	0	52,2
06/08/98	5,5	0	0	0	28,1	3,3	5,0	17,0	47,6	0,2	0	38,1
06/08/98	6,5	0	0	0	25,0	1,7	6,1	13,7	76,5	1,9	0,2	20,0
06/08/98	7,5	0	0	0	25,7	2,4	4,1	10,6	102,8	9,6	0	22,6
06/08/98	8,5	0	0	0,2	22,4	1,9	2,2	10,9	88,7	9,6	0	17,2
06/08/98	9,5	0,2	0,2	0,9	7,8	0,7	1,1	6,5	54,1	4,8	0	11,5
06/08/98	10,5	0,7	0,7	7,6	12,6	1,3	1,5	6,9	33,5	0,7	0	2,6
06/08/98	11	0,4	0	7,0	25,6	2,6	0,7	5,7	33,9	0,6	0	3,5
17/09/98	0,5	0	0	0	16,7	10,7	6,3	32,2	36,5	1,3	0	33,1
17/09/98	1,5	0	0	0	11,1	4,1	2,2	15,7	20,2	0,4	0	21,9
17/09/98	2,5	0	0	0	13,1	5,4	6,7	33,0	29,3	0	0	71,7
17/09/98	3,5	0	0	0	14,3	2,6	4,1	24,6	25,0	0,6	0	51,3
17/09/98	4,5	0	0	0,2	16,1	1,1	5,2	25,6	31,1	0,7	0	46,9
17/09/98	5,5	0	0	0	20,0	0,7	5,7	26,9	27,8	0,4	0	46,3
17/09/98	6,5	0	0	0	19,3	1,1	5,4	35,0	37,2	0,6	0	40,4
17/09/98	7,5	0	0,2	0	40,2	1,9	7,2	46,3	54,4	1,5	0	16,1
17/09/98	8,5	0	0	0	28,3	0,9	2,8	45,4	33,0	1,3	0	18,0
17/09/98	9,5	0	0	0	35,0	0,2	1,9	49,8	35,4	1,5	0	15,4
17/09/98	10,5	0	0	2,6	35,6	0,6	0,6	50,9	51,9	0,4	0	0,4
17/09/98	11	0	0,2	14,3	49,4	0,6	0,9	59,8	46,1	0	0	0,6

ROTÍFEROS PLANCTÓNICOS DE LA LAGUNA DE LA CRUZ	1996					1997					1998				
	Ocurrencia	Media	Frecuencia	Máximo	Mes	Ocurrencia	Media	Frecuencia	Máximo	Mes	Ocurrencia	Media	Frecuencia	Máximo	Mes
<i>Anuraecopsis fissa</i>	0,02	0,16	0,003	0,2	7	0,3	205	59	773	11	0,6	75	43	1402	1
<i>Ascomorpha ecaudis</i>	0,02	0,16	0,003	0,2	12	0,3	12	4	254	10	0,4	23	8	206	1
<i>Ascomorpha minima</i>	0	0	0	0		0	0	0	0		0,2	11	2	186	7
<i>Ascomorpha saltans</i>	0,02	0,16	0,003	0,2	7	0,2	6	1	20	8	0,6	7	4	77	9
<i>Asplanchna girardi</i>	0,4	2	0,7	17	9	0,3	1	0,5	4	11	0,4	3	1	43	7
<i>Cephalodella gibba</i>	0,02	0,16	0,003	0,2	4	0	0	0	0		0,02	0,2	0,005	0,4	11
<i>Cephalodella sp.</i>	0	0	0	0		0,01	0,2	0,002	0,2	3	0	0	0	0	
<i>Collotheca ornata</i>	0	0	0	0		0,01	0,1	0,001	0,1	3	0	0	0	0	
<i>Collotheca sp.</i>	0	0	0	0		0	0	0	0		0,02	0,3	0,005	0,4	9,11
<i>Colurella obtusa</i>	0,02	0,32	0,01	0,3	9	0,01	0,4	0,005	0,4	10	0,1	0,3	0,03	1,1	7
<i>Colurella uncinata</i>	0	0	0	0		0,01	0,2	0,002	0,2	6	0,01	0,2	0,001	0,2	7
<i>Dicranophorus grandis</i>	0	0	0	0		0	0	0	0		0,01	0,4	0,004	0,4	6
<i>Filinia longiseta</i>	0,6	4	2	38	9	0,5	31	15	262	7	0,05	0,6	0,03	3	12
<i>Heterolepadella erhenbergi</i>	0,02	0,16	0,003	0,2	9	0	0	0	0		0,2	0,3	0,1	0,9	8
<i>Hexarthra fennica</i>	0	0	0	0		0,01	0,2	0,002	0,2	7	0,01	0,2	0,001	0,2	7
<i>Hexarthra mira</i>	0,4	17,2	8	76	11	0,4	20	8	188	10	0,8	25	19	598	6
<i>Kellicottia longispina</i>	0	0	0	0		0,01	0,2	0,002	0,2	3	0	0	0	0	
<i>Keratella cochlearis</i>	0	0	0	0		0	0	0	0		0,04	0,5	0,02	1	11
<i>Keratella cochlearis tecta</i>	0	0	0	0		0	0	0	0		0,01	2	0,02	3	11
<i>Keratella quadrata</i>	0,8	29,9	24	198	11	0,6	8	4	160	6	0,4	5	2	139	11
<i>Lecane bulla</i>	0,04	0,16	0,01	0,2	9	0,01	0,2	0,002	0,2	9	0,1	0,2	0,03	0,4	6,7,9
<i>Lecane closterocerca</i>	0,2	0,2	0,05	0,5	12	0,1	0,2	0,02	0,5	3	0,3	0,3	0,1	1	7
<i>Lecane elongata</i>	0	0	0	0		0	0	0	0		0,01	0,2	0,001	0,2	8
<i>Lecane flexilis</i>	0,1	0,16	0,01	0,2	9,11,12	0,01	0,2	0,002	0,2	10	0,1	0,3	0,04	0,9	8
<i>Lecane furcata</i>	0,04	0,16	0,01	0,2	9,11	0,01	0,2	0,002	0,2	10	0,1	0,2	0,01	0,4	7,9
<i>Lecane halloyista</i>	0	0	0	0		0,1	0,2	0,02	0,4	10	0,03	0,2	0,01	0,4	9
<i>Lecane hamata</i>	0	0	0	0		0	0	0	0		0,1	0,2	0,02	0,6	8
<i>Lecane hirnemanni</i>	0	0	0	0		0,02	0,4	0,01	0,4	10	0,1	0,2	0,01	0,4	8
<i>Lecane incipinata</i>	0,02	0,16	0,003	0,2	11	0	0	0	0		0,01	0,3	0,003	0,4	8
<i>Lecane ludwigii</i>	0	0	0	0		0,04	0,2	0,01	0,2	8,9,11	0,03	0,3	0,01	0,4	7,9
<i>Lecane luna</i>	0,1	0,21	0,01	0,3	12	0,1	0,2	0,01	0,4	10	0,1	0,2	0,01	0,4	7,11
<i>Lecane lunaris</i>	0,04	0,18	0,01	0,2	6,12	0	0	0	0		0,1	0,2	0,01	0,6	7
<i>Lecane nana</i>	0	0	0	0		0	0	0	0		0,02	0,2	0,004	0,4	6
<i>Lecane nichthi</i>	0	0	0	0		0	0	0	0		0,01	0,2	0,001	0,2	8
<i>Lecane obiconensis</i>	0	0	0	0		0	0	0	0		0,1	0,2	0,03	0,4	8
<i>Lecane stichaea</i>	0	0	0	0		0	0	0	0		0,01	0,3	0,003	0,4	9
<i>Lecane symphoda</i>	0,02	0,16	0,003	0,2	11	0,02	0,4	0,01	0,4	10	0,1	0,3	0,03	0,6	8
<i>Lepadella patella</i>	0,02	0,16	0,003	0,2	11	0	0	0	0		0,1	0,3	0,01	0,6	7
<i>Lepadella triptera</i>	0	0	0	0		0	0	0	0		0,03	0,2	0,01	0,4	11
<i>Macrochaetus longipes</i>	0,02	0,16	0,003	0,2	9	0,05	0,4	0,02	1	9	0,3	0,4	0,1	2	8
<i>Poliarthra dolichoptera</i>	0,2	2	0,3	8	9	0,2	1	0,3	12	10	0,4	21	9	790	8
<i>Pracales sp.</i>	0	0	0	0		0,01	0,5	0,01	0,5	7	0	0	0	0	
<i>Synchaeta pectinata</i>	0,4	0,95	0,4	4	11	0,3	1	0,3	5	2	0,4	9	3	115	6
<i>Trichocerca cf. elongata</i>	0	0	0	0		0	0	0	0		0,01	0,2	0,002	0,2	9
<i>Trichocerca pusilla</i>	0,1	2	0,2	4	9	0,3	5	2	38	8	0,6	4	2	29	7
<i>Trichocerca similis</i>	0,4	15,2	7	105	9	0,4	25	11	232	8	0,7	33	23	242	7
Ebdelloide	0	0	0	0		0,04	0,7	0,03	1	8	0,03	0,2	0,01	0,2	8,9

OTROS GRUPOS PLANCTÓNICOS DE LA LAGUNA DE LA CRUZ	1996					1997					1998				
	Ocurrencia	Media	Frecuencia	Máximo	Mes	Ocurrencia	Media	Frecuencia	Máximo	Mes	Ocurrencia	Media	Frecuencia	Máximo	Mes
<i>Acroporus neglectus</i>	0	0	0	0		0,01	0,2	0,002	0,2	2	0,02	0,2	0,005	0,4	12
<i>Alona guttata</i>	0	0	0	0		0,01	0,1	0,001	0,1	3	0,02	0,2	0,003	0,2	6,7,8
<i>Alonella exigua</i>	0	0	0	0		0	0	0	0		0,01	0,4	0,002	0,4	9
<i>Chaoborus flavicans</i>	0,1	0,72	0,1	1	12	0,02	0,2	0,004	0,2	8,12	0,03	0,4	0,01	0,9	12
Chironomidae	0,02	0,16	0,003	0,2	11	0	0	0	0		0	0	0	0	
Ciliados	0,4	14,1	6	127	12	0,4	108	48	1023	2	0,2	8	2	169	8
Gastrotrico	0	0	0	0		0	0	0	0		0,01	0,9	0,005	0,9	12
<i>Hydracetes sp.</i>	0,02	0,16	0,003	0,2	11	0	0	0	0		0	0	0	0	
Nematodo	0	0	0	0		0,02	0,3	0,01	0,4	10	0,05	0,2	0,01	0,4	8,9,12
Ostracodos	0	0	0	0		0,02	0,3	0,01	0,4	10	0	0	0	0	
Tecameba	0,1	5	0,5	24	3	0,05	0,8	0,04	3	8	0	0	0	0	
Turbelario	0,02	0,16	0,003	0,2	12	0	0	0	0		0,02	0,2	0,003	0,2	8

CRUSTÁCEOS LITORALES	11/06/96					11/07/96					15/09/96				
	1	2	3	4	5	1	2	4	5	1	2	3	4	5	
Cladóceros															
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	47	23	113	48	28	9	4	13	3		1				
<i>Daphnia longispina</i>		1	1								1				
<i>Daphnia longispina</i> macho															
<i>Diaphanosoma brachyura</i>	10	2	11	1	3	10	1		18		1	3	7	1	
<i>Simocephalus vetulus</i>				15	2	1				1					
<i>Acroperus neglectus</i>	220	146	76	203	18	21		18	3	4	10	32	28		
<i>Alona affinis</i>															
<i>Alona guttata</i>	2	8	1	18	4		1		4						
<i>Alona rectangula</i>															
<i>Alonella exigua</i>															
<i>Glaptoleberis testudinaria</i>	4	3		9	25								1		
<i>Pleuroxus laevis</i>	2	3			1										
<i>Pleuroxus truncatus</i>	1	1	1	16											
Copépodos															
<i>Macrocyclus albidus</i>															
Hembras	2	1	1	6	2	8		1	1	3	1		1	2	
Machos	1		1	1		2							1	1	
Copepoditos	4		2	2		4				5			4	4	
Nauplios	3		2	4		3									
<i>Tropocyclops prasinus</i>															
Hembras	740	925	800	785	410	336	12	6	60	9	10	50	15	66	
Machos	269	125	389	42	12	42	8		5		1			2	
Copepoditos	1076	975	1535	262	24	441	60	3	60	34	120	100	225	70	
Nauplios	6727	4725	7200	1564	651	1638	368	12	115	9	16	170	420	57	
<i>Eucyclops macruroides</i>															
Hembras				3	6				4	1	4	20	11	8	
Machos					1		1			4	2	10	3	1	
Copepoditos				3	3				6					1	
Nauplios				2	3				4						
<i>Cyclops abyssorum</i>															
Hembras				2	3				2						
Machos															
Copepoditos				3	4										
Nauplios				1	1										
<i>Microcyclops rubellus</i>															
Hembras															
Machos															
Copepoditos															
<i>Canthocamptus staphylinus</i>															
Hembras															
Machos															
Copepoditos															
Nauplios															
<i>Paracyclops affinis</i>															
Hembras		1													
Copepoditos															
<i>Ectocyclops phaleratus</i>															
Machos															



CRUSTÁCEOS LITORALES	07/11/96					16/12/96					06/02/97				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
Cladóceros															
<i>Ceriodaphnia dubia</i>		1		1			2		1			5	2	5	4
<i>Daphnia longispina</i>		10	18	10		1	3	7	6	3		1			
<i>Daphnia longispina</i> macho						1	1	2	1						
<i>Diaphanosoma brachyura</i>					1										
<i>Simocephalus vetulus</i>						6					2				
<i>Acroperus neglectus</i>	120	150	62	77	179	1914		111	582	673	86	78	39	161	91
<i>Alona affinis</i>															
<i>Alona guttata</i>					1	9			1	13	2		1	9	10
<i>Alona rectangula</i>															
<i>Alonella exigua</i>															
<i>Glaptoleberis testudinaria</i>	1	15			26	3		1	3	22	3	3			5
<i>Pleuroxus laevis</i>							1								
<i>Pleuroxus truncatus</i>									1						
Copépodos															
<i>Macrocyclus albidus</i>															
Hembras	2			1	3	2				4	3	7		13	
Machos											1			1	1
Copepoditos						4				3					
Nauplios															
<i>Tropocyclops prasinus</i>															
Hembras	15	35	52	54	62	1	55	46	50	8	1	85	32		88
Machos	1	5	14	10			10					60			18
Copepoditos	70	165	254	356	166	4	160	116	200	43		125	62		
Nauplios	102	180	325	458	174										
<i>Eucyclops macturoides</i>															
Hembras	3	4	4	2	5	19	3	2	18	35	32	21	7	216	103
Machos	2	7	4	2	3	24	16	9	14	53	7	5		21	5
Copepoditos															
Nauplios															
<i>Cyclops abyssorum</i>															
Hembras		12	21	4	5		8	7	5			10	16	21	23
Machos													2		6
Copepoditos		14	39	5	5		4	11			2				
Nauplios															
<i>Microcyclops rubellus</i>															
Hembras															
Machos															
Copepoditos															
<i>Canthocamptus staphylinus</i>															
Hembras						5	1	1	2	5		5	1	3	2
Machos				1											
Copepoditos															
Nauplios															
<i>Paracyclops affinis</i>															
Hembras															
Copepoditos															
<i>Ectocyclops phaleratus</i>															
Machos															

CRUSTÁCEOS LITORALES	25/03/97					08/05/97					10/06/97				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
Cladóceros															
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	13	17	2	15		5	15	47	4	5	1	1	1		
<i>Daphnia longispina</i>		1						0,1							
<i>Daphnia longispina</i> macho															
<i>Diaphanosoma brachyura</i>	3	4	3	1		0,5	9	6	1	1	5	4	1	1	3
<i>Simocephalus vetulus</i>		1	1			0,5	0,5	17		0,5	1	1	1	1	1
<i>Acroperus neglectus</i>	566	25	23	447	544	39	13	202	160	75	30	6	19	101	1
<i>Alona affinis</i>															
<i>Alona guttata</i>	15	2		5	5	0,5	0,5	1	4	1	1	1			1
<i>Alona rectangula</i>															
<i>Alonella exigua</i>															
<i>Glaptoleberis testudinaria</i>		1		3		0,5		3	2	8	1	1	1	5	
<i>Pleuroxus laevis</i>							1	7	1	1	1	1	2		
<i>Pleuroxus truncatus</i>									0,5	2				46	1
Copépodos															
<i>Macrocyclus albidus</i>															
Hembras	2	3		4	1	1	0,1	1		2					1
Machos		10				2			0,5		2			1	
Copepoditos				2	20	2	1			3	1				
Nauplios						4	1			5					
<i>Tropocyclops prasinus</i>															
Hembras	318	1475	45	90	21	169	205	59	85	27				1	1
Machos	76	1390	6	5	1	8	6	1	1	6					
Copepoditos						88	170	118	157	40			1		
Nauplios						394	671	60	95	23					
<i>Eucyclops macruroides</i>															
Hembras	102	4	1	35	16	11	0,5	16	7	8	1			4	1
Machos	1			1	1	2		3	6	23					
Copepoditos				8		3		10	15				1		
Nauplios						15	4	3	7						
<i>Cyclops abyssorum</i>															
Hembras	4	10		2								1			
Machos	2	5													
Copepoditos	30	32	1										1		
Nauplios															
<i>Microcyclops rubellus</i>															
Hembras															
Machos															
Copepoditos															
<i>Canthocamptus staphylinus</i>															
Hembras	1			2	1										
Machos															
Copepoditos															
Nauplios															
<i>Paracyclops affinis</i>															
Hembras															
Copepoditos															
<i>Ectocyclops phaleratus</i>															
Machos															

CRUSTÁCEOS LITORALES	10/07/97					01/08/97					05/09/97				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
Cladóceros															
<i>Ceriodaphnia dubia</i>		1										0,5			
<i>Daphnia longispina</i>															
<i>Daphnia longispina</i> macho															
<i>Diaphanosoma brachyura</i>		1	1	2	2	1	1			0,5		1		0,5	0,5
<i>Simocephalus vetulus</i>		1													
<i>Acroperus neglectus</i>	4	1	3	5	2	6	1	1	4	0,5		2	24	2	0,5
<i>Alona affinis</i>															
<i>Alona guttata</i>							1					3	0,5		
<i>Alona rectangularis</i>												0,5			
<i>Alonella exigua</i>															
<i>Glaptoleberis testudinaria</i>	2					1						0,5	4		
<i>Pleuroxus laevis</i>															
<i>Pleuroxus truncatus</i>							1								
Copépodos															
<i>Macrocyclus albidus</i>															
Hembras	1	1	2			4		0,5		0,5					
Machos	2	1	2	2											
Copepoditos	6	2	5		2	6	1		2			1	3	1	1
Nauplios			1		1	10		1	7						
<i>Tropocyclops prasinus</i>															
Hembras	12	4	10	52	130	9	50	150	105	251		1	2		
Machos	5	3	4	8	10	3	5	14	5	10		1		1	2
Copepoditos	69	70	140	235	228	91	50	73	95	130		257	2		
Nauplios								15	22	108		116			
<i>Eucyclops macruroides</i>															
Hembras	1	1				1	1	1		0,5		1	1	1	
Machos			1			1	1	1	2						
Copepoditos	2		1	1	1	3		2	2				2	1	
Nauplios									1						
<i>Cyclops abyssorum</i>															
Hembras															
Machos															
Copepoditos		1		2											
Nauplios															
<i>Microcyclops rubellus</i>															
Hembras															
Machos															
Copepoditos															
<i>Canthocamptus staphylinus</i>															
Hembras															
Machos															
Copepoditos															
Nauplios															
<i>Paracyclops affinis</i>															
Hembras															
Copepoditos															
<i>Ectocyclops phaleratus</i>															
Machos															



CRUSTÁCEOS LITORALES	14/10/97					12/11/97					15/12/97				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
Cladóceros															
<i>Ceriodaphnia dubia</i>															
<i>Daphnia longispina</i>															
<i>Daphnia longispina</i> macho															
<i>Diaphanosoma brachyura</i>			1		1	1	1								
<i>Simocephalus vetulus</i>		1					1								
<i>Acroperus neglectus</i>		6	18	17	3	60	88	67	19	21	115	107	141	135	109
<i>Alona affinis</i>															
<i>Alona guttata</i>	118	2	1	57	102	156	16	7	62	96	101	3	4	6	61
<i>Alona rectangula</i>	0,5				27	2		1	1	7	5		1	2	17
<i>Alonella exigua</i>					1		2								
<i>Glaptoleberis testudinaria</i>		1	1	21		3	2	1	27		2	1	1	24	2
<i>Pleuroxus laevis</i>							1					1			
<i>Pleuroxus truncatus</i>	1			2	1	3	1		1	1	2				
Copépodos															
<i>Macrocyclus albidus</i>															
Hembras	0,5			2					1			1	1	2	2
Machos							1			1	1		1		1
Copepoditos		2	2		2	1		1		2			1	1	
Nauplios															
<i>Tropocyclops prasinus</i>															
Hembras		3													
Machos											1	1			
Copepoditos			4			2	1	2		1		4			
Nauplios															
<i>Eucyclops macruroides</i>															
Hembras	0,5	1	1		1	1		1	8	2	5	7	32	27	8
Machos						2		1	3	2	3	6	9	12	5
Copepoditos		3	3	2	0,5	1	3	3	4	4	6	10	6	3	5
Nauplios															
<i>Cyclops abyssorum</i>															
Hembras												2	1		
Machos												2			
Copepoditos			1			8	3					3	1	2	
Nauplios															
<i>Microcyclops rubellus</i>															
Hembras	0,5	1	1	1		1			2			1		4	1
Machos							1							2	2
Copepoditos							1		1	2	1	2			2
<i>Canthocamptus staphylinus</i>															
Hembras							2		1		3	5	1	3	4
Machos												1			4
Copepoditos															
Nauplios															
<i>Paracyclops affinis</i>															
Hembras				1					1		1			2	
Copepoditos														1	1
<i>Ectocyclops phaleratus</i>															
Machos															

CRUSTÁCEOS LITORALES	20/01/98					25/02/98					01/04/98				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
Cladóceros															
<i>Ceriodaphnia dubia</i>													1	1	0,5
<i>Daphnia longispina</i>															
<i>Daphnia longispina</i> macho															
<i>Diaphanosoma brachyura</i>													1		0,5
<i>Simocephalus vetulus</i>		1	1	1		0,5		0,5	1		1				
<i>Acroperus neglectus</i>	299	67	52	36	200	445	72	100	91	146	458	14	91	20	542
<i>Alona affinis</i>						1									
<i>Alona guttata</i>	62	9	8	6	99	82	5	8	5	25	15	1	5	4	4
<i>Alona rectangula</i>	1		1		7	1		0,5							0,5
<i>Alonella exigua</i>														1	
<i>Glaptoleberis testudinaria</i>	3		1	3	2	1			1	0,5	9		1	1	0,5
<i>Pleuroxus laevis</i>															
<i>Pleuroxus truncatus</i>	1			1		3				0,5	3			4	1
Copépodos															
<i>Macrocyclus albidus</i>															
Hembras	1		2		6		1			0,5	0,5		1		
Machos	2				4	9					2				1
Copepoditos	1									1	1				
Nauplios															
<i>Tropocyclops prasinus</i>															
Hembras	1			1	5	2	4	1	1	3	42	55	2	23	53
Machos			1	2		1	1				2			1	3
Copepoditos						7	1	3	1	5	29	4	2	4	39
Nauplios															
<i>Eucyclops macruroides</i>															
Hembras	13	3	14	8	34	27	3	20	2	10	14	1	13	1	12
Machos	12	3	3	4	19	23	4	1	3	12	17	1	6	1	28
Copepoditos	3	2		1	2	7	2	1	1	3	9		2	3	34
Nauplios															
<i>Cyclops abyssorum</i>															
Hembras						6	1	0,5			1	1	1		
Machos	0,5		1		2	16	3	3	2	6					
Copepoditos		2		1	4	49	19	4	9	23	41	13	14	3	28
Nauplios															
<i>Microcyclops rubellus</i>															
Hembras		1			2	2			1	1					
Machos	1	1	1	1	1	1									
Copepoditos			2		1	4			1	6	3				
<i>Canthocamptus staphylinus</i>															
Hembras	2	1			5	4		1		1	1		1		2
Machos															
Copepoditos	4	1	5	1	14	9	4	4	1	5	4		1		1
Nauplios						3	1	3	2	2	2				
<i>Paracyclops affinis</i>															
Hembras															
Copepoditos															
<i>Ectocyclops phaleratus</i>															
Machos															

CRUSTÁCEOS LITORALES	06/05/98					09/06/98					23/06/98				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
Cladóceros															
<i>Ceriodaphnia dubia</i>										1					
<i>Daphnia longispina</i>															
<i>Daphnia longispina</i> macho															
<i>Diaphanosoma brachyura</i>	2	4				7	2	1	3	16	3	12			12
<i>Simocephalus vetulus</i>	1			1	1	1	0,5		2		1	3	3	1	
<i>Acroperus neglectus</i>	151	244	104	27	78	150	79	52	30	54	32	56	27	78	46
<i>Alona affinis</i>															
<i>Alona guttata</i>	5	14	11	4	3	8	24	5	7	18	14	44	21	2	21
<i>Alona rectangula</i>															
<i>Alonella exigua</i>															
<i>Glaptoleberis testudinaria</i>	10		1	3	5	36		1	21	36	8		2	16	3
<i>Pleuroxus laevis</i>			1	1			2	1	1			2	4		
<i>Pleuroxus truncatus</i>	7	0,5	2	10	1	90	20	6	52	30	63	23	26	54	82
Copépodos															
<i>Macrocyclus albidus</i>															
Hembras	0,5	0,5	1	1	2	1		0,5	1	3	1		1	1	6
Machos	1		0,5		1	4			1	1	5	3	1	1	2
Copepoditos			0,5			2				5	9	3	3	4	8
Nauplios															
<i>Tropocyclops prasinus</i>															
Hembras	27	251	25	4	35	63	140	110	83	284	5	1	1	2	2
Machos	10	20	13		9	12	29	28	4	3	1		1		
Copepoditos	84	518				8									
Nauplios															
<i>Eucyclops macruroides</i>															
Hembras	9	2	8	1	14	7			17	23	1	1		1	5
Machos	4	2	7	4	9	2		2	1	2	3	2		2	1
Copepoditos	9		7	4	10	3	1	1	7	12	5	3	1	7	3
Nauplios															
<i>Cyclops abyssorum</i>															
Hembras															
Machos															
Copepoditos	4	5	4	1	3	3									
Nauplios															
<i>Microcyclops rubellus</i>															
Hembras			1	1											
Machos															
Copepoditos															
<i>Canthocamptus staphylinus</i>															
Hembras															
Machos															
Copepoditos				1											
Nauplios															
<i>Paracyclops affinis</i>															
Hembras															
Copepoditos															
<i>Ectocyclops phaleratus</i>															
Machos									1						

CRUSTÁCEOS LITORALES	07/07/98					21/07/98					01/08/97				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
Cladóceros															
<i>Ceriodaphnia dubia</i>															
<i>Daphnia longispina</i>															
<i>Daphnia longispina</i> macho															
<i>Diaphanosoma brachyura</i>		2	4							1		11			
<i>Simocephalus vetulus</i>			1							1	1				1
<i>Acroperus neglectus</i>	2	1	3	9	6	2	2	4	4	1	1	1	5	3	
<i>Alona affinis</i>															
<i>Alona guttata</i>	11	2	2	1	4	7		1	1	5	1	1			3
<i>Alona rectangulara</i>															
<i>Alonella exigua</i>			1												
<i>Glaptoleberis testudinaria</i>				5	1				1		1		1		
<i>Pleuroxus laevis</i>															
<i>Pleuroxus truncatus</i>	14		30	1	8	2			0	2					1
Copépodos															
<i>Macrocyclus albidus</i>															
Hembras	1	1	1	1	2			1	2	4	4		1	1	2
Machos	1		1		3	1					1				
Copepoditos	1		1		1	3		1	2	3	3				4
Nauplios															
<i>Tropocyclops prasinus</i>															
Hembras		1	2	1	2	1	1	6	2	4		54	3	5	8
Machos		2	6	1			13	2	1	1		8	1		
Copepoditos											13			5	17
Nauplios															
<i>Eucyclops macruroides</i>															
Hembras	1	1	3	1	8	4	2	1	1	5	2		4	3	4
Machos	1		1		3				2	7			1	2	
Copepoditos	1	2			6	1	1		2	5	7		5	3	3
Nauplios															
<i>Cyclops abyssorum</i>															
Hembras															
Machos															
Copepoditos															
Nauplios															
<i>Microcyclops rubellus</i>															
Hembras							1						1		1
Machos									1						
Copepoditos															
<i>Canthocamptus staphylinus</i>															
Hembras															
Machos															
Copepoditos															
Nauplios															
<i>Paracyclops affinis</i>															
Hembras															
Copepoditos															
<i>Ectocyclops phaleratus</i>															
Machos															

CRUSTÁCEOS LITORALES	06/08/98					18/08/98					31/08/98				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
Cladóceros															
<i>Ceriodaphnia dubia</i>							6					1			
<i>Daphnia longispina</i>															
<i>Daphnia longispina</i> macho															
<i>Diaphanosoma brachyura</i>	1						25								1
<i>Simocephalus vetulus</i>															
<i>Acroperus neglectus</i>		1	1	2				1	1	2	4	3	15	8	
<i>Alona affinis</i>									1						
<i>Alona guttata</i>	4		2	1	4	2		1		2	3		1	1	9
<i>Alona rectanguia</i>															
<i>Alonella exigua</i>															
<i>Glaptoleberis testudinaria</i>			1	3					2					4	
<i>Pleuroxus laevis</i>															
<i>Pleuroxus truncatus</i>									1		1			1	
Copépodos															
<i>Macrocyclus albidus</i>															
Hembras				1	2	2		1	1		1		1		1
Machos													1		
Copepoditos	2		1	3	3			1		2	3				3
Nauplios															
<i>Tropocyclops prasinus</i>															
Hembras	7	42	5	30	18	1	138	1	1	1	6	90	2	1	1
Machos		13			3		34		1		1	31	1		
Copepoditos	2	5	1												
Nauplios															
<i>Eucyclops macruroides</i>															
Hembras	2		2	6	6	2		5	4	1	2		4	1	
Machos		1	1	1	1			3		3		1	1	1	
Copepoditos	2		6	2	2	2		6	7	10	6		2	6	1
Nauplios															
<i>Cyclops abyssorum</i>															
Hembras															
Machos															
Copepoditos		2	4					1							
Nauplios															
<i>Microcyclops rubellus</i>															
Hembras			1					1		2	5			1	
Machos															
Copepoditos															
Nauplios															
<i>Paracyclops affinis</i>															
Hembras															
Copepoditos															
Nauplios															
<i>Ectocyclops phaleratus</i>															
Machos															

CRUSTÁCEOS LITORALES	29/09/98					02/11/98					15/12/98				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
Cladóceros															
<i>Ceriodaphnia dubia</i>															
<i>Daphnia longispina</i>															
<i>Daphnia longispina</i> macho															
<i>Diaphanosoma brachyura</i>			4												
<i>Simocephalus vetulus</i>															
<i>Acroperus neglectus</i>	8	2	8	8	9	21	43	35	11	31	64	42	52	126	186
<i>Alona affinis</i>															
<i>Alona guttata</i>	12		1	3	4	3		1	2		6	1	2	1	1
<i>Alona rectangulara</i>					1	3					6				
<i>Alonella exigua</i>				1					1					2	
<i>Glaptoleberis testudinaria</i>				2	1					1	3			3	1
<i>Pleuroxus laevis</i>		1													
<i>Pleuroxus truncatus</i>	1			1		1									
Copépodos															
<i>Macrocyclus albidus</i>															
Hembras	1		1		1		1			1	1	1		0,5	
Machos						1	1			1	1		1		2
Copepoditos					2			1		4	1			1	1
Nauplios															
<i>Tropocyclops prasinus</i>															
Hembras		7	4	2	2		4								
Machos	1	2	12	2			1								2
Copepoditos															
Nauplios															
<i>Eucyclops macruroides</i>															
Hembras		1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	3	3
Machos		1	1			1	1				1		2	2	1
Copepoditos	1		1	1	2		1	1	1	3	1		1	2	
Nauplios															
<i>Cyclops abyssorum</i>															
Hembras															
Machos													1		
Copepoditos														1	
Nauplios															
<i>Microcyclops rubellus</i>															
Hembras	1					1	2			1	1	1			1
Machos															
Copepoditos															
<i>Canthocamptus staphylinus</i>															
Hembras						1		1					1	5	11
Machos															
Copepoditos												1	1		3
Nauplios											7	18	11	9	34
<i>Paracyclops affinis</i>															
Hembras															
Copepoditos															
<i>Ectocyclops phaleratus</i>															
Machos															



ROTÍFEROS LITORALES DE LA LAGUNA DE LA CRUZ	1996					1997					1998				
	Ocurrencia	Media	Frecuencia	Máximo	Mes	Ocurrencia	Media	Frecuencia	Máximo	Mes	Ocurrencia	Media	Frecuencia	Máximo	Mes
<i>Anuraecopsis fissa</i>	0	0	0	0		0,3	475	142	806	11	0,33	23	8	91	11
<i>Ascomorpha ecaudis</i>	0	0	0	0		0,2	320	63,9	412	12	0,27	486	130	1920	1
<i>Ascomorpha saltans</i>	0	0	0	0		0	0	0	0		0,4	198	79,2	1151	8
<i>Asplanchna girodi</i>	0,8	71,5	57,2	233	7	0,7	24,6	17,2	79	11	0,6	9	5	25	1
<i>Cephalodella forficula</i>	0	0	0	0		0,2	2	0,4	3	10	0,27	13,5	4	25	8
<i>Cephalodella gibba</i>	0	0	0	0		0,3	18	5	46	10	0,4	5	2	10	12
<i>Cephalodella megacephala</i>	0	0	0	0		0,1	1	0,1	1	11	0	0	0	0	
<i>Cephalodella ventripes</i>	0	0	0	0		0,1	1	0,1	1	12	0,07	1	0,07	1	11
<i>Collotheca ornata</i>	0,2	5	1	5	9	0,2	1	0,2	1	11,12	0,8	6	5	28	8
<i>Colurella obtusa</i>	0	0	0	0		0,3	9	3	17	10	0,47	4	2	12	6
<i>Dicranophorus epicharis</i>	0	0	0	0		0	0	0	0		0,4	6	2	21	6
<i>Dicranophorus grandis</i>	0,2	1	0,2	1	6	0,3	1	0,3	1	6,9,10	0,07	1	0,07	1	6
<i>Dicranophorus mesotilis</i>	0	0	0	0		0,1	1	0,1	1	10	0	0	0	0	
<i>Ecosphora</i> sp.	0	0	0	0		0	0	0	0		0,07	3	0,2	3	8
<i>Euchlanis deflexa</i>	0	0	0	0		0,1	3	0,3	3	11	0,27	210	56,1	815	6
<i>Euchlanis dilatata</i>	0,4	4	1	4	12	0,4	6	2	19	5	0,07	1	0,07	1	9
<i>Euchlanis lira</i>	0	0	0	0		0,2	1	0,2	1	11,12	0,33	3	1	9	1
<i>Filinia hoffmanni</i>	0,2	10	2	10	12	0,1	25	3	25	2	0	0	0	0	
<i>Filinia longiseta</i>	0	0	0	0		0,2	18,5	4	36	11	0	0	0	0	
<i>Heterolepedella erhenbergi</i>	0	0	0	0		0,4	5	2	14	10	0,47	22,1	10,3	46	8
<i>Hewarthia fennica</i>	0	0	0	0		0,2	109	21,8	192	10	0,07	1	0,07	1	4
<i>Hewarthia mira</i>	0,8	669	535	1829	11	0,6	665	399	1653	11	0,73	204	150	860	8
<i>Keratella quadrata</i>	1	780	780	1624	11	1	93,6	93,6	617	6	0,6	10,8	6	77	11
<i>Lecane bulla</i>	0,6	17,7	10,6	28	9	0,5	14,9	7	35	10	0,67	12,9	9	24	6
<i>Lecane clasterocerca</i>	0,4	21	8,4	27	6	0,5	4	2	6	9	0,93	35,1	32,8	223	6
<i>Lecane flexilis</i>	0	0	0	0		0,2	2	0,4	3	12	1	6	6	23	8
<i>Lecane furcata</i>	0	0	0	0		0,2	2	0,4	3	9	0,07	3	0,2	3	6
<i>Lecane hallogusta</i>	0	0	0	0		0,3	9	3	21	10	0	0	0	0	
<i>Lecane hamata</i>	0	0	0	0		0,3	2	0,6	3	9	0,13	1	0,13	1	7,8
<i>Lecane hoernemanni</i>	0	0	0	0		0,3	4	1	6	9	0,4	6	2	16	8
<i>Lecane inermis</i>	0	0	0	0		0,1	1	0,1	1	12	0	0	0	0	
<i>Lecane lateralis</i>	0	0	0	0		0,2	18,5	4	25	11	0	0	0	0	
<i>Lecane ludwigii</i>	0	0	0	0		0,1	0,5	0,05	0,5	10	0	0	0	0	
<i>Lecane luna</i>	0,8	13,5	10,8	20		0,6	61,9	37,2	183	11	1	27,3	27,3	90	6
<i>Lecane lunaris</i>	0,2	33	7	33	12	0,3	6	2	9	10	0,6	15,2	9	60	5
<i>Lecane nana</i>	0	0	0	0		0	0	0	0		0,6	2	1	3	8
<i>Lecane obiconensis</i>	0,4	6	2	10	9	0,4	21,8	9	42	10	0,67	19,6	13,1	74	6
<i>Lecane pyriformis</i>	0	0	0	0		0,1	0,5	0,05	0,5	8	0,07	1	0,07	1	7
<i>Lecane scutata</i>	0	0	0	0		0,1	0,5	0,05	0,5	8	0	0	0	0	
<i>Lecane symyoda</i>	0	0	0	0		0,4	24,6	10	81	10	0,6	9	5	32	8
<i>Lepadella patella</i>	0,2	7	1	7	7	0,2	5	1	5	8,9	0,33	10,4	3	23	8
<i>Lepadella triptera</i>	0,2	3	0,6	3	6	0,1	1	0,1	1	10	0,2	5	1	11	6
<i>Macrochaetus longipes</i>	0	0	0	0		0,2	26,5	5	51	9	0,4	23,7	9	45	8
<i>Monommata dentata</i>	0	0	0	0		0,1	1	0,1	1	11	0	0	0	0	
<i>Monommata andri</i>	0	0	0	0		0,1	1	0,1	1	11	0	0	0	0	
<i>Phygadeuon pedunculata</i>	0	0	0	0		0,2	2	0,4	3	11	0	0	0	0	
<i>Platys quadricornis</i>	0	0	0	0		0,1	0,5	0,05	0,5	5	0,13	0,75	0,1	1	7
<i>Polythra dolichoptera</i>	0	0	0	0		0,3	20	6	51	11	0,47	18,4	9	112	1
<i>Proales</i> sp.	0	0	0	0		0,1	2	0,2	2	10	0,13	1,5	0,2	2	7
<i>Pleurotrocha petromyzon</i>	0	0	0	0		0,2	3	0,6	5	11	0	0	0	0	
<i>Synchaeta oblonga</i>	0	0	0	0		0,2	77	15,4	145	12	0,07	28	2	28	1
<i>Synchaeta pectinata</i>	0,4	38,5	15,4	57	7	0,2	248	49,6	455	2	0,67	38,7	25,8	332	5
<i>Testudinella patina</i>	0	0	0	0		0,1	1	0,1	1	11	0,2	6	1	14	6
<i>Trichocerca insignis</i>	0	0	0	0		0,1	1	0,1	1	10	0	0	0	0	
<i>Trichocerca pusilla</i>	0	0	0	0		0,1	1	0,1	1	9	0,33	2	0,6	3	9
<i>Trichocerca similis</i>	0,2	10	2	10	9	0,5	24,2	12,1	84	11	0,6	37,2	22,3	91	8
Bdelloide	0	0	0	0		0,4	9	3	17	10	0,93	5	5	14	6

OTROS GRUPOS DEL LITORAL DE LA LAGUNA DE LA CRUZ	1996					1997					1998				
	Ocurrencia	Media	Frecuencia	Máximo	Mes	Ocurrencia	Media	Frecuencia	Máximo	Mes	Ocurrencia	Media	Frecuencia	Máximo	Mes
Ceratopogonidae	0	0	0	0		0,4	8	3	24	10	0,67	1	0,97	2	8,9,11
<i>Chironomus flavicans</i>	0	0	0	0		0	0	0	0		0,07	1	0,07	1	7
Chironomidae	1	114	114	207	6	1	38,5	38,5	135	3	1	37,2	37,2	61	8
Colembola	0	0	0	0		0	0	0	0		0,07	1	0,07	1	4
Coleoptera	0	0	0	0		0,2	2	0,45	4	9	0	0	0	0	
Efémeras	0	0	0	0		0,6	2	1	3	6	1	5	5	11	8
Gastrotríca	0	0	0	0		0,3	9	3	21	10	0,07	2	0,13	2	1
Hydra	0,4	12,5	5	15	6	0,1	1	0,1	1	6	0,27	0,75	0,2	1	6
Nematoda	0,4	1	0,4	1	6,12	0,5	458	229	1683	10	1	61,3	61,3	131	8
Odonato	0	0	0	0		0,2	0,75	0,15	1	12	0,47	1,01	0,47	2	7
Oligochaeta	0,2	2	0,4	2	6	0,2	1	0,25	2	2	0,4	5	2	13	6
Ostracoda	1	64	64	178	6	1	129	129	339	2	1	331	331	1762	4
Tintinidos	0	0	0	0		0,1	77	8	77	10	0	0	0	0	
Turbelario	0	0	0	0		0,4	26,5	10,6	45	10,11	0,87	13,2	11,4	36	6
Vorticella	0	0	0	0		0,4	131	52,5	436	10	0,47	33,7	15,7	171	2



## Cladóceros litorales

		Diversidad							Equitatividad						Nº especies						
Fecha		1	2	3	4	5	T	M	T/M	1	2	3	4	5	T	1	2	3	4	5	T
1996	11-Jn	1,10	1,19	1,34	1,66	2,14	1,65	1,49	1,11	39	40	52	59	76	52	7	8	6	7	7	9
	11-Jl	1,60	1,25	-	0,98	1,50	1,82	1,33	1,37	80	79	-	98	75	79	4	3	-	2	4	5
	15-Sp	0,72	1,15	0,42	0,88	0	0,91	0,63	1,43	72	57	42	56	-	35	2	4	2	3	1	6
	07-Nv	0,07	0,78	0,77	0,60	0,63	0,71	0,57	1,24	7	39	77	38	32	27	2	4	2	3	4	6
	16-Dc	0,10	1,38	0,45	0,19	0,37	0,23	0,50	0,46	4	69	23	7	18	7	6	4	4	7	4	9
1997	06-Fb	0,50	0,62	0,44	0,48	0,92	0,66	0,59	1,12	25	31	28	30	46	26	4	4	3	3	4	6
	25-Mz	0,37	1,84	1,04	0,36	0,07	0,40	0,74	0,54	18	65	52	16	7	14	4	7	4	5	2	7
	08-My	0,83	1,84	1,37	0,54	1,15	1,27	1,15	1,10	32	71	46	19	38	40	6	6	8	7	8	9
	10-Jn	1,35	2,20	1,34	1,17	2,05	1,61	1,62	0,99	48	78	52	51	88	54	7	7	6	5	5	8
	10-Jl	0,92	1,92	0,81	0,86	1,00	1,44	1,10	1,31	92	96	81	86	100	62	2	4	2	2	2	5
	01-Ag	1,06	1,92	0	0	1,00	1,27	0,80	1,60	67	96	-	-	100	55	3	4	1	1	2	5
	05-Sp	0	2,32	0,59	0,72	1,00	1,38	0,93	1,49	-	90	59	72	100	54	1	6	2	2	2	6
	14-Oc	0,11	1,46	0,72	1,48	1,05	1,34	0,96	1,40	7	73	36	74	41	45	3	4	4	4	6	8
	12-Nv	1,14	1,12	0,64	1,52	1,01	1,48	1,09	1,36	44	37	32	66	51	47	6	8	4	5	4	9
	15-Dc	1,26	0,32	0,30	0,90	1,37	1,17	0,83	1,41	54	16	15	45	68	45	5	4	4	4	4	6
1998	20-En	0,78	0,58	0,85	1,16	1,10	0,95	0,89	1,07	33	36	36	50	55	37	5	3	5	5	4	6
	25-Fb	0,74	0,35	0,46	0,42	0,65	0,65	0,52	1,24	26	35	23	21	33	23	7	2	4	4	4	7
	01-Ab	0,41	0,22	0,53	1,46	0,12	0,35	0,55	0,64	17	22	23	57	4	11	5	2	5	6	7	9
	06-My	0,87	0,43	0,70	1,69	0,67	0,80	0,87	0,91	34	22	30	65	29	28	6	4	5	6	5	7
	09-Jn	1,69	1,52	1,14	2,01	2,22	1,95	1,72	1,14	65	59	44	72	86	65	6	6	6	7	6	8
	23-Jn	1,81	1,99	2,07	1,48	1,78	2,00	1,82	1,10	70	77	80	64	76	71	6	6	6	5	5	7
	07-Jl	1,30	1,52	1,41	1,40	1,67	1,99	1,46	1,36	82	96	54	70	83	71	3	3	6	4	4	7
	21-Jl	1,31	0	0,72	1,35	1,87	1,82	1,05	1,73	83	-	72	68	80	70	3	1	2	4	5	6
	01-Ag	2,00	0,64	0,65	0	1,37	2,16	0,93	2,32	100	40	65	-	86	84	4	3	2	1	3	6
	06-Ag	0,72	0	1,50	1,46	0	1,60	0,74	2,17	72	-	95	92	-	80	2	1	3	3	1	4
	18-Ag	0	0,71	1,00	1,84	1,00	1,93	0,91	2,13	-	71	100	92	100	69	1	2	2	4	2	7
	31-Ag	1,41	0,81	0,34	1,42	0,47	1,62	0,89	1,82	89	81	34	71	47	63	3	2	2	4	2	6
	30-Sp	1,11	0,72	1,12	1,77	1,47	1,79	1,24	1,44	70	72	71	76	74	60	3	2	3	5	4	8
	02-Nv	1,10	0	0,18	0,95	0,20	0,52	0,49	1,07	55	-	18	60	20	20	4	1	2	3	2	6
	15-Dc	0,99	0,16	0,23	0,33	0,10	0,39	0,36	1,08	50	16	23	17	6	17	4	2	2	4	3	5
Total		1,04	1,43	1,44	1,31	1,29	<b>1,28</b>	<b>0,96</b>	<b>1,33</b>	30	41	42	37	37	36	11	11	11	12	11	12

1: Punto 1 con *Myriophyllum*

2: Punto 2 sin macrófitos

3: Punto 3 sin macrófitos

4: Punto 4 con *Scirpus*5: Punto 5 con *Myriophyllum*

T: Total de las muestras

M: Media de los cinco puntos

T/M: Total entre la media

## Cladóceros litorales

Fecha		Diversidad				Equitatividad				Nº de especies			
		<i>Myr</i>	<i>Sci</i>	Con	Sin	<i>Myr</i>	<i>Sci</i>	Con	Sin	<i>Myr</i>	<i>Sci</i>	Con	Sin
1996	11-Jn	1,55	1,66	1,67	1,47	52	59	56	49	8	7	8	8
	11-Jl	1,82	0,98	1,79	1,25	79	98	77	79	5	2	5	3
	15-Sp	1,25	0,88	1,01	0,70	79	56	51	35	3	3	4	4
	07-Nv	0,47	0,60	0,58	0,85	23	38	22	42	4	3	6	4
	16-Dc	0,19	0,19	0,20	0,72	8	7	7	31	5	7	7	5
1997	06-Fb	0,77	0,48	0,66	0,59	33	30	29	25	5	3	5	5
	25-Mz	0,24	0,36	0,29	1,67	12	16	12	59	4	5	5	7
	08-My	1,09	0,54	0,82	1,52	36	19	27	51	8	7	8	8
	10-Jn	1,66	1,17	1,46	1,78	55	51	49	63	8	5	8	7
	10-Jl	1,37	0,86	1,26	1,49	86	86	80	74	3	2	3	4
	01-Ag	1,12	0	0,89	1,75	71	-	56	88	3	1	3	4
	05-Sp	1,06	0,72	1,46	1,09	67	72	92	42	3	2	3	6
	14-Oc	0,72	1,48	1,16	1,07	28	74	41	46	6	4	7	5
	12-Nv	1,12	1,52	1,32	0,97	43	66	51	30	6	5	6	9
15-Dc	1,34	0,90	1,38	0,32	58	45	59	14	5	4	5	5	
1998	20-En	0,96	1,16	0,99	0,72	41	50	38	31	5	5	6	5
	25-Fb	0,72	0,42	0,69	0,42	26	21	25	21	7	4	7	4
	01-Ab	0,27	1,46	0,33	0,50	9	57	10	21	8	6	9	5
	06-My	0,81	1,69	1,01	0,54	31	65	36	21	6	6	7	6
	09-Jn	1,95	2,01	2,00	1,43	69	72	67	51	7	7	8	7
	23-Jn	1,81	1,48	1,79	2,10	70	64	69	75	6	5	6	7
	07-Jl	1,55	1,40	1,86	1,64	77	70	93	63	4	4	4	6
	21-Jl	1,66	1,35	1,89	0,59	72	68	73	59	5	4	6	2
	01-Ag	2,06	0	2,08	1,42	89	-	90	71	5	1	5	4
	06-Ag	0,50	1,46	1,55	1,53	50	92	78	97	2	3	4	3
	18-Ag	0,92	1,84	2,03	1,06	92	92	88	53	2	4	5	4
	31-Ag	1,34	1,42	1,80	0,57	67	71	78	36	4	4	5	3
	30-Sp	1,40	1,77	1,61	1,23	60	76	62	61	5	5	6	4
	02-Nv	0,76	0,95	0,86	0,10	33	60	33	10	5	3	6	2
15-Dc	0,44	0,33	0,43	0,20	22	17	18	20	4	4	5	2	
Total	1,15	1,31	1,20	1,45	32	37	34	40	12	12	12	12	

*Myr*: Zonas con *Myriophyllum*

*Sci*: Zonas con *Scirpus*

Con: Zonas con macrófitos

Sin: Zonas sin macrófitos

## Copépodos litorales

Fecha	Diversidad								Equitatividad						Nº especies						
	1	2	3	4	5	T	M	T/M	1	2	3	4	5	T	1	2	3	4	5	T	
1996	11-Jn	0,01	*	0,01	0,10	0,17	0,03	0,06	0,47	1	0,3	1	5	9	1	2	3	2	4	4	5
	11-Jl	0,06	0,02	-	0,27	0,41	0,10	0,19	0,54	6	2	-	27	20	5	2	2	-	2	4	4
	15-Sp	0,91	0,29	0,42	0,22	0,48	0,37	0,47	0,80	58	19	42	14	30	24	3	3	2	3	3	3
	07-Nv	0,25	0,51	0,50	0,15	0,36	0,37	0,35	1,05	16	32	32	6	18	16	3	3	3	5	4	5
	16-Dc	1,27	0,68	0,80	0,68	1,35	1,15	0,96	1,20	64	34	40	34	68	49	4	4	4	4	4	5
1997	06-Fb	0,83	0,87	0,98	0,76	1,50	1,54	0,99	1,56	41	37	49	38	64	66	4	5	4	4	5	5
	25-Mz	1,09	0,17	0,27	1,29	1,67	0,52	0,90	0,58	47	9	17	55	84	23	5	4	3	5	4	5
	08-My	0,36	0,06	0,56	0,46	1,12	0,37	0,51	0,72	23	4	35	29	71	23	3	3	3	3	3	3
	10-Jn	0,59	0	1,58	1,25	1,50	1,81	0,99	1,83	59	-	100	79	95	90	2	1	3	3	3	4
	10-Jl	0,64	0,39	0,42	0,15	0,09	0,27	0,34	0,80	40	19	27	7	6	13	3	4	3	4	3	4
	01-Ag	0,85	0,21	0,17	0,37	0,02	0,28	0,33	0,85	54	13	11	24	1	17	3	3	3	3	3	3
	05-Sp	0	0,05	1,57	1,50	0,92	0,23	0,81	0,28	-	3	99	95	92	14	0	3	3	3	2	3
	14-Oc	1,58	1,85	2,00	1,92	0,99	2,11	1,67	1,26	100	92	86	96	99	82	3	4	5	4	2	6
	12-Nv	1,88	2,46	1,30	1,38	1,61	2,19	1,72	1,27	81	95	82	59	81	78	5	6	3	5	4	7
	15-Dc	1,63	2,03	0,67	1,51	1,83	1,69	1,53	1,10	63	79	34	58	79	60	6	6	4	6	5	7
1998	20-En	1,45	1,66	1,77	1,47	1,91	1,82	1,65	1,10	56	83	68	63	74	70	6	4	6	5	6	6
	25-Fb	2,03	1,83	1,71	1,99	2,15	2,07	1,94	1,07	79	79	86	86	83	80	6	5	4	5	6	6
	01-Ab	1,93	0,85	1,56	0,92	1,57	1,70	1,36	1,24	74	54	67	58	67	66	6	3	5	3	5	6
	06-My	0,86	0,11	1,48	1,94	1,34	0,60	1,14	0,53	43	5	64	75	67	23	4	4	5	6	4	6
	09-Jn	1,03	0,05	0,18	0,92	0,68	0,63	0,57	1,09	52	5	11	46	43	27	4	2	3	4	3	5
	23-Jn	1,49	1,31	1,30	1,35	1,25	1,42	1,34	1,06	94	83	82	85	79	90	3	3	3	3	3	3
	07-Jl	0,99	1,45	1,42	1,38	1,16	1,49	1,28	1,16	99	91	90	87	73	94	2	3	3	3	3	3
	21-Jl	1,36	0,94	1,02	1,83	1,38	1,66	1,31	1,27	86	60	65	91	87	83	3	3	3	4	3	4
	01-Ag	1,55	0	1,33	1,14	1,41	1,23	1,09	1,13	98	-	66	72	70	61	3	1	4	3	4	4
	06-Ag	1,34	0,32	1,91	1,15	1,35	1,27	1,21	1,04	84	20	82	73	85	55	3	3	5	3	3	5
	18-Ag	1,38	0,05	1,10	0,82	1,23	1,01	0,92	1,10	87	5	55	52	62	43	3	2	4	3	4	5
	31-Ag	1,95	0,07	1,38	0,92	1,25	1,10	1,12	0,99	97	7	87	58	79	55	4	2	3	3	3	4
	30-Sp	1,92	0,59	0,73	0,99	1,58	1,25	1,16	1,07	96	59	46	99	100	62	4	2	3	2	3	4
	02-Nv	1,84	1,78	1,46	0	1,36	2,08	1,29	1,61	92	89	92	-	86	89	4	4	3	1	3	5
	15-Dc	1,61	0,70	1,27	1,41	0,98	1,24	1,19	1,04	81	35	63	71	42	48	4	4	4	4	5	6
Total	0,44	0,23	0,31	0,69	1,12	<b>0,47</b>	<b>1,01</b>	<b>0,47</b>	16	8	12	23	40	16	7	7	6	8	7	8	

\* Valores &lt; 0,01

1: Punto 1 con *Myriophyllum*

2: Punto 2 sin macrófitos

3: Punto 3 sin macrófitos

4: Punto 4 con *Scirpus*5: Punto 5 con *Myriophyllum*

T: Total de las muestras

M: Media de los cinco puntos

T/M: Total entre la media

## Copépodos litorales

Fecha		Diversidad				Equitatividad				Nº de especies			
		<i>Myr</i>	<i>Sci</i>	Con	Sin	<i>Myr</i>	<i>Sci</i>	Con	Sin	<i>Myr</i>	<i>Sci</i>	Con	Sin
1996	11-Jn	0,04	0,10	0,05	0,01	2	5	3	0,4	4	4	4	3
	11-Jl	0,11	0,27	0,11	0,02	6	27	6	2	4	2	4	2
	15-Sp	0,60	0,22	0,35	0,39	38	14	22	25	3	3	3	3
	07-Nv	0,33	0,15	0,23	0,51	17	6	10	32	4	5	5	3
	16-Dc	1,39	0,68	1,29	0,74	70	34	56	37	4	4	5	4
1997	06-Fb	1,52	0,76	1,38	0,94	66	38	59	40	5	4	5	5
	25-Mz	1,28	1,29	1,30	0,18	55	55	56	9	5	5	5	4
	08-My	0,54	0,46	0,52	0,21	34	29	33	13	3	3	3	3
	10-Jn	1,24	1,25	1,42	1,56	78	79	90	98	3	3	3	3
	10-Jl	0,24	0,15	0,21	0,41	15	7	11	21	3	4	4	4
	01-Ag	0,28	0,37	0,31	0,18	18	24	19	11	3	3	3	3
	05-Sp	0,92	1,50	1,56	0,17	92	95	98	10	2	3	3	3
	14-Oc	1,36	1,92	1,76	1,95	86	96	88	84	3	4	4	5
	12-Nv	2,09	1,38	2,06	2,35	90	59	73	91	5	5	7	6
15-Dc	1,82	1,51	1,72	1,50	70	58	61	58	6	6	7	6	
1998	20-En	1,80	1,47	1,80	1,82	69	63	70	70	6	5	6	6
	25-Fb	2,08	1,99	2,08	1,91	81	86	81	82	6	5	6	5
	01-Ab	1,77	0,92	1,73	1,53	68	58	67	66	6	3	6	5
	06-My	1,09	1,94	1,22	0,32	55	75	47	14	4	6	6	5
	09-Jn	0,78	0,92	0,83	0,12	39	46	36	7	4	4	5	3
	23-Jn	1,40	1,35	1,42	1,42	88	85	90	89	3	3	3	3
	07-Jl	1,17	1,38	1,30	1,45	74	87	82	91	3	3	3	3
	21-Jl	1,40	1,83	1,56	1,08	88	91	78	54	3	4	4	4
	01-Ag	1,52	1,14	1,49	0,71	76	72	75	35	4	3	4	4
	06-Ag	1,34	1,15	1,26	1,06	85	73	80	46	3	3	3	5
	18-Ag	1,35	0,82	1,24	0,55	68	52	62	24	4	3	4	5
	31-Ag	1,97	0,92	1,88	0,44	98	58	94	28	4	3	4	3
	30-Sp	1,90	0,99	1,74	0,69	95	99	87	44	4	2	4	3
	02-Nv	1,72	0	1,67	2,04	86	-	83	88	4	1	4	5
	15-Dc	1,14	1,41	1,29	1,06	49	71	50	45	5	4	6	5
Total	0,64	0,69	0,66	0,27	23	23	22	10	7	8	8	7	

*Myr*: Zonas con *Myriophyllum*

*Sci*: Zonas con *Scirpus*

Con: Zonas con macrófitos

Sin: Zonas sin macrófitos

## Rotíferos litorales

Fecha	Diversidad								Equitatividad					Nº especies							
	1	2	3	4	5	T	M	T/M	1	2	3	4	5	T	1	2	3	4	5	T	
1996	11-Jn	0	0,95	0	0,75	1,88	1,17	0,71	1,63	-	47	-	37	81	39	0	4	1	4	5	8
	11-Jl	1,57	1,47	-	0,90	1,15	1,78	1,27	1,40	68	63	-	90	57	59	5	5	-	2	4	8
	15-Sp	1,00	1,25	1,09	1,58	2,17	1,97	1,42	1,39	100	63	54	61	84	59	2	4	4	6	6	10
	07-Nv	0,95	1,03	1,06	0,99	0,95	1,04	1,00	1,04	95	65	67	63	60	66	2	3	3	3	3	3
	16-Dc	0	0,09	0,19	0,33	1,18	0,33	0,36	0,91	-	5	10	17	59	13	1	4	4	4	4	6
1997	06-Fb	0,15	0	0,97	1,14	1,40	0,84	0,73	1,14	15	-	61	57	88	42	2	1	3	4	3	4
	25-Mz	0	0	0,54	0	0	0,16	0,11	1,49	-	-	54	-	16	1	1	2	0	1	2	
	08-My	1,63	0,92	1,00	0,72	0,77	2,16	1,01	2,14	70	92	100	72	49	68	5	2	2	2	3	9
	10-Jn	0,38	0,13	0,11	0,31	0,15	0,18	0,22	0,83	19	8	7	31	10	9	4	3	3	2	3	4
	10-Jl	0	0,77	0,42	0,38	0	0,62	0,31	1,99	-	38	21	24	-	31	1	4	4	3	1	4
	01-Ag	1,61	2,95	2,73	3,00	2,78	3,49	2,61	1,33	81	89	97	87	93	87	4	10	7	11	8	16
	05-Sp	3,57	1,15	2,39	0,48	0,30	1,36	1,58	0,86	87	31	75	14	9	31	17	13	9	11	10	21
	14-Oc	2,87	1,00	1,14	2,92	3,69	2,26	2,32	0,97	73	26	32	75	78	47	15	14	12	15	26	29
	12-Nv	2,26	1,93	2,55	2,65	3,01	2,42	2,48	0,98	61	44	65	66	71	48	13	21	15	16	19	34
	15-Dc	1,69	1,77	1,85	2,52	2,45	2,02	2,05	0,98	73	51	62	90	82	52	5	11	8	7	8	15
1998	20-En	1,25	0,72	0,33	0,42	1,33	0,81	0,81	1,00	38	20	9	13	35	20	10	12	12	9	14	16
	25-Fb	0,44	1,51	2,33	0,39	0	2,21	0,93	2,37	44	65	90	39	-	70	2	5	6	2	1	9
	01-Ab	1,84	0	2,04	1,92	2,70	2,79	1,70	1,64	92	-	88	96	90	78	4	1	5	4	8	12
	06-My	0,91	1,39	2,40	2,47	1,39	1,84	1,71	1,07	26	88	85	88	60	50	11	3	7	7	5	13
	09-Jn	2,55	1,21	1,49	0,42	2,36	2,02	1,61	1,26	71	35	75	15	71	52	12	11	4	7	10	15
	23-Jn	2,78	0,53	3,46	2,76	2,41	2,50	2,39	1,05	88	17	85	75	65	59	9	9	17	13	13	19
	07-Jl	1,83	2,52	2,76	3,02	1,72	3,15	2,37	1,33	91	84	69	77	74	72	4	8	16	15	5	21
	21-Jl	2,82	3,45	3,45	3,09	2,70	3,86	3,10	1,24	94	81	88	81	81	81	8	19	15	14	10	27
	01-Ag	3,71	2,98	2,52	0	3,25	3,98	2,49	1,60	87	76	90	-	83	87	19	15	7	1	15	24
	06-Ag	3,42	2,66	2,98	1,00	2,22	3,29	2,46	1,34	86	60	90	100	79	71	16	22	10	2	7	25
	18-Ag	3,34	1,26	2,72	2,27	3,39	1,85	2,60	0,71	93	38	86	76	87	42	12	10	9	8	15	21
	31-Ag	2,72	3,02	2,32	2,26	3,10	3,30	2,68	1,23	91	87	70	71	98	81	8	11	10	9	9	17
	30-Sp	2,63	1,23	1,00	1,65	2,99	2,03	1,90	1,07	88	39	39	48	94	47	8	9	6	11	9	20
	02-Nv	2,65	1,23	1,71	1,89	2,10	1,76	1,92	0,92	88	36	61	57	59	42	8	11	7	10	12	18
	15-Dc	1,33	1,19	2,83	2,24	2,48	2,60	2,01	1,29	84	51	94	96	96	75	3	5	8	5	6	11
Total	4,16	3,00	2,80	2,98	3,77	<b>3,41</b>	<b>1,63</b>	<b>2,09</b>	78	54	52	55	67	58	40	46	41	43	49	57	

1: Punto 1 con *Myriophyllum*

2: Punto 2 sin macrófitos

3: Punto 3 sin macrófitos

4: Punto 4 con *Scirpus*5: Punto 5 con *Myriophyllum*

T: Total de las muestras

M: Media de los cinco puntos

T/M: Total entre la media



## Rotíferos litorales

Fecha		Diversidad				Equitatividad				Nº de especies			
		<i>Myr</i>	<i>Sci</i>	Con	Sin	<i>Myr</i>	<i>Sci</i>	Con	Sin	<i>Myr</i>	<i>Sci</i>	Con	Sin
1996	11-Jn	1,88	0,75	1,45	0,86	81	37	52	43	5	4	7	4
	11-Jl	1,95	0,90	1,99	1,47	69	90	71	63	7	2	7	5
	15-Sp	2,45	1,58	2,08	1,40	87	61	63	60	7	6	10	5
	07-Nv	1,04	0,99	1,02	1,05	66	63	64	66	3	3	3	3
	16-Dc	1,34	0,33	1,01	0,14	58	17	43	7	5	4	5	4
1997	06-Fb	0,83	1,14	1,04	0,70	52	57	52	44	3	4	4	3
	25-Mz	0	0	0	0,47	-	-	-	47	1	0	1	2
	08-My	1,51	0,72	1,87	1,92	58	72	62	96	6	2	8	4
	10-Jn	0,29	0,31	0,31	0,13	15	31	15	8	4	2	4	3
	10-Jl	0,95	0,38	0,67	0,60	95	24	33	30	2	3	4	4
	01-Ag	2,59	3,00	3,26	3,31	82	87	88	92	9	11	13	12
	05-Sp	1,30	0,48	1,07	2,11	30	14	24	54	20	11	21	15
	14-Oc	3,63	2,92	3,57	1,08	77	75	76	26	26	15	26	18
	12-Nv	2,85	2,65	2,99	2,13	64	66	64	46	22	16	26	24
15-Dc	2,31	2,52	2,45	1,80	77	90	74	50	8	7	10	12	
1998	20-En	1,32	0,42	1,03	0,58	35	13	26	15	14	9	16	14
	25-Fb	0,41	0,39	1,34	2,34	41	39	67	78	2	2	4	8
	01-Ab	2,52	1,92	2,69	1,96	80	96	81	84	9	4	10	5
	06-My	1,05	2,47	1,38	2,45	30	88	37	87	11	7	13	7
	09-Jn	2,58	0,42	2,05	1,50	66	15	52	43	15	7	15	11
	23-Jn	2,64	2,76	2,89	1,84	69	75	71	44	14	13	17	18
	07-Jl	2,15	3,02	3,03	2,87	76	77	76	70	7	15	16	17
	21-Jl	3,02	3,09	3,34	3,75	82	81	79	82	13	14	19	24
	01-Ag	3,87	0	3,87	3,08	88	-	88	77	21	1	21	16
	06-Ag	3,52	1,00	3,53	2,85	84	100	85	63	18	2	18	23
	18-Ag	3,61	2,27	3,58	1,31	88	76	84	35	17	8	19	13
	31-Ag	3,16	2,26	3,08	3,05	88	71	81	85	12	9	14	12
	30-Sp	3,32	1,65	2,96	1,20	90	48	71	33	13	11	18	12
	02-Nv	2,38	1,89	2,22	1,38	64	57	57	38	13	10	15	12
	15-Dc	2,25	2,24	2,51	2,12	87	96	84	67	6	5	8	9
Total	4,08	2,98	3,68	3,03	72	55	64	53	50	43	52	51	

*Myr*: Zonas con *Myriophyllum*

*Sci*: Zonas con *Scirpus*

Con: Zonas con macrófitos

Sin: Zonas sin macrófitos

## Crustáceos litorales

Fecha	Diversidad									Equitatividad					Nº especies						
	1	2	3	4	5	T	M	T/M	1	2	3	4	5	T	1	2	3	4	5	T	
1996	11-Jn	0,25	0,21	0,18	0,74	0,66	0,30	0,41	0,75	8	6	6	21	19	8	9	11	8	11	11	14
	11-Jl	0,20	0,14	-	1,66	0,98	0,36	0,75	0,49	8	6	-	83	33	11	6	5	-	4	8	9
	15-Sp	1,27	0,75	0,86	0,54	0,52	0,72	0,79	0,92	55	27	43	21	26	23	5	7	4	6	4	9
	07-Nv	1,14	1,46	1,00	0,62	1,36	1,17	1,12	1,04	49	52	43	21	45	34	5	7	5	8	8	11
	16-Dc	0,33	0,88	1,63	1,26	1,21	1,19	1,06	1,12	10	29	54	37	40	31	10	8	8	11	8	14
1997	06-Fb	1,53	1,57	1,67	1,61	2,21	2,16	1,72	1,26	51	49	59	57	70	63	8	9	7	7	9	11
	25-Mz	1,71	0,33	1,48	1,38	0,70	1,38	1,12	1,23	54	9	53	42	27	39	9	11	7	10	6	12
	08-My	0,72	0,35	1,97	1,39	2,11	1,27	1,31	0,97	23	11	57	42	61	35	9	9	11	10	11	12
	10-Jn	1,69	2,34	1,85	1,41	2,70	1,95	2,00	0,97	53	78	58	47	90	54	9	8	9	8	8	12
	10-Jl	0,97	0,63	0,59	0,32	0,19	0,45	0,54	0,84	42	21	25	12	8	14	5	8	5	6	5	9
	01-Ag	1,19	0,43	0,20	0,49	0,05	0,39	0,47	0,83	46	15	10	24	2	13	6	7	4	4	5	8
	05-Sp	0	0,18	1,68	2,16	1,75	0,77	1,16	0,67	-	6	72	93	88	24	1	9	5	5	4	9
	14-Oc	0,22	2,66	2,12	1,83	1,22	1,80	1,61	1,12	9	89	67	61	41	47	6	8	9	8	8	14
	12-Nv	1,54	1,71	1,16	2,14	1,54	2,02	1,62	1,25	44	45	41	64	51	50	11	14	7	10	8	16
	15-Dc	1,71	1,68	1,23	1,89	2,06	2,00	1,71	1,17	49	51	41	57	65	54	11	10	8	10	9	13
1998	20-En	1,31	1,37	2,03	2,12	2,10	1,82	1,79	1,02	38	49	59	64	63	51	11	7	11	10	10	12
	25-Fb	1,85	1,83	1,66	1,45	2,02	1,86	1,76	1,06	50	65	55	46	61	50	13	7	8	9	10	13
	01-Ab	1,62	1,39	1,70	2,16	1,35	1,65	1,65	1,00	47	60	51	68	38	42	11	5	10	9	12	15
	06-My	1,86	1,00	1,92	2,60	1,99	1,64	1,87	0,87	56	33	58	73	63	44	10	8	10	12	9	13
	09-Jn	2,35	1,67	1,39	2,47	2,07	2,24	1,99	1,13	71	56	44	71	65	61	10	8	9	11	9	13
	23-Jn	2,46	2,35	2,43	1,95	2,29	2,48	2,30	1,08	78	74	77	65	76	75	9	9	9	8	8	10
	07-Jl	1,85	2,46	2,24	2,08	2,36	2,74	2,20	1,25	79	95	71	74	84	83	5	6	9	7	7	10
	21-Jl	2,33	1,32	1,83	2,58	2,31	2,58	2,07	1,24	90	66	79	86	77	78	6	4	5	8	8	10
	01-Ag	2,13	0,76	1,99	1,57	1,91	2,00	1,67	1,20	76	38	77	78	68	60	7	4	6	4	7	10
	06-Ag	2,00	0,38	2,48	1,73	1,69	1,77	1,65	1,07	86	19	83	67	84	56	5	4	8	6	4	9
	18-Ag	1,84	0,77	1,56	1,89	1,86	1,78	1,58	1,13	92	38	60	67	72	50	4	4	6	7	6	12
	31-Ag	2,62	0,30	1,77	2,19	1,72	2,00	1,72	1,16	93	15	76	78	74	60	7	4	5	7	5	10
	30-Sp	1,77	1,32	1,86	2,43	2,41	2,54	1,96	1,30	63	66	72	86	86	71	7	4	6	7	7	12
	02-Nv	1,79	1,06	0,67	1,31	1,27	1,41	1,22	1,16	60	46	29	66	55	41	8	5	5	4	5	11
	15-Dc	1,63	1,26	1,31	1,11	1,09	1,32	1,28	1,03	54	49	51	37	36	38	8	6	6	8	8	11
Total	1,50	0,83	1,00	1,81	2,19	<b>1,46</b>	<b>1,47</b>	<b>0,99</b>	36	20	24	42	53	34	18	18	17	20	18	20	

- 1: Punto 1 con *Myriophyllum*  
2: Punto 2 sin macrófitos  
3: Punto 3 sin macrófitos  
4: Punto 4 con *Scirpus*  
5: Punto 5 con *Myriophyllum*  
T: Total de las muestras  
M: Media de los cinco puntos  
T/M: Total entre la media

## Crustáceos litorales

Fecha		Diversidad				Equitatividad				Nº de especies			
		<i>Myr</i>	<i>Sci</i>	Con	Sin	<i>Myr</i>	<i>Sci</i>	Con	Sin	<i>Myr</i>	<i>Sci</i>	Con	Sin
1996	11-Jn	0,31	0,74	0,42	0,20	9	21	12	6	12	11	12	11
	11-Jl	0,32	1,66	0,39	0,14	10	83	12	6	9	4	9	5
	15-Sp	0,76	0,54	0,63	0,84	30	21	22	30	6	6	7	7
	07-Nv	1,31	0,62	1,06	1,26	44	21	31	45	8	8	11	7
	16-Dc	0,66	1,26	0,91	1,50	21	37	25	47	9	11	12	9
1997	06-Fb	2,19	1,61	2,06	1,63	66	57	62	49	10	7	10	10
	25-Mz	1,53	1,38	1,50	0,39	48	42	45	11	9	10	10	11
	08-My	1,21	1,39	1,31	1,17	35	42	38	34	11	10	11	11
	10-Jn	2,10	1,41	1,76	2,17	61	47	51	65	11	8	11	10
	10-Jl	0,41	0,32	0,39	0,61	16	12	14	20	6	6	7	8
	01-Ag	0,40	0,49	0,43	0,28	15	24	17	10	6	4	6	7
	05-Sp	1,99	2,16	2,51	0,64	85	93	97	20	5	5	6	9
	14-Oc	0,87	1,83	1,37	2,42	27	61	40	73	9	8	11	10
	12-Nv	1,60	2,14	1,86	1,56	46	64	50	40	11	10	13	15
15-Dc	1,92	1,89	2,08	1,49	55	57	58	43	11	10	12	11	
1998	20-En	1,76	2,12	1,82	1,76	51	64	51	51	11	10	12	11
	25-Fb	1,90	1,45	1,86	1,79	51	46	50	56	13	9	13	9
	01-Ab	1,50	2,16	1,56	2,02	39	68	40	61	14	9	15	10
	06-My	1,94	2,60	2,09	1,27	58	73	57	37	10	12	13	11
	09-Jn	2,37	2,47	2,42	1,58	69	71	65	48	11	11	13	10
	23-Jn	2,39	1,95	2,34	2,46	76	65	74	74	9	8	9	10
	07-Jl	2,37	2,08	2,60	2,48	84	74	93	78	7	7	7	9
	21-Jl	2,42	2,58	2,59	1,70	81	86	78	66	8	8	10	6
	01-Ag	2,10	1,57	2,09	1,55	66	78	66	52	9	4	9	8
	06-Ag	1,83	1,73	1,89	1,38	79	67	67	46	5	6	7	8
	18-Ag	1,97	1,89	2,15	1,23	76	67	68	39	6	7	9	9
	31-Ag	2,69	2,19	2,84	1,01	90	78	90	39	8	7	9	6
	30-Sp	2,27	2,43	2,46	1,79	72	86	74	64	9	7	10	7
	02-Nv	1,66	1,31	1,68	0,98	52	66	51	35	9	4	10	7
	15-Dc	1,32	1,11	1,29	1,32	42	37	37	47	9	8	11	7
Total	1,75	1,81	1,77	0,92	41	42	41	22	19	20	20	19	

*Myr*: Zonas con *Myriophyllum*

*Sci*: Zonas con *Scirpus*

Con: Zonas con macrófitos

Sin: Zonas sin macrófitos



## Crustáceos y rotíferos litorales

Fecha	Diversidad									Equitatividad					Nº especies						
	1	2	3	4	5	T	M	T/M	1	2	3	4	5	T	1	2	3	4	5	T	
1996	11-Jn	0,25	0,50	0,22	1,03	0,86	0,45	0,57	0,78	8	13	7	26	22	10	9	15	9	15	16	22
	11-Jl	0,64	1,82	-	2,30	1,82	1,35	1,65	0,82	19	55	-	89	51	33	11	10	-	6	12	17
	15-Sp	2,11	1,51	1,77	1,90	1,77	2,03	1,81	1,12	75	44	59	53	53	48	7	11	8	12	10	19
	07-Nv	2,03	2,26	2,02	1,82	1,99	2,10	2,02	1,04	72	68	67	53	57	55	7	10	8	11	11	14
	16-Dc	0,34	1,09	1,60	1,67	1,69	1,80	1,28	1,41	10	30	45	43	47	42	11	12	12	15	12	20
1997	06-Fb	1,99	1,99	2,25	2,26	2,52	2,65	2,20	1,20	60	60	68	65	70	68	10	10	10	11	12	15
	25-Mz	1,79	0,34	1,83	1,38	0,86	1,44	1,24	1,16	54	9	58	42	31	38	10	12	9	10	7	14
	08-My	0,89	0,37	2,01	1,43	2,30	1,36	1,40	0,97	23	11	54	40	60	31	14	11	13	12	14	21
	10-Jn	1,81	0,50	0,97	1,89	1,07	1,55	1,25	1,24	49	14	27	57	31	39	13	11	12	10	11	16
	10-Jl	1,22	1,68	1,50	1,07	0,36	1,31	1,17	1,13	47	47	47	34	14	35	6	12	9	9	6	13
	01-Ag	1,63	1,05	0,55	1,35	0,18	0,88	0,95	0,92	49	26	16	34	5	19	10	17	11	15	13	24
	05-Sp	3,65	1,34	3,08	0,65	0,37	2,04	1,82	1,12	88	30	81	16	10	42	18	22	14	16	14	30
	14-Oc	2,41	1,23	1,52	3,47	3,54	2,89	2,44	1,18	55	28	35	77	70	53	21	22	21	23	34	43
	12-Nv	2,65	2,22	2,90	3,37	3,19	3,02	2,87	1,05	58	43	65	72	67	53	24	35	22	26	27	50
	15-Dc	2,24	2,30	2,33	2,42	2,93	3,00	2,44	1,23	56	52	58	59	72	62	16	21	16	17	17	28
1998	20-En	2,28	1,35	1,22	1,23	2,76	2,06	1,77	1,17	52	32	27	29	60	43	21	19	23	19	24	28
	25-Fb	1,94	2,26	2,28	1,68	2,05	2,11	2,04	1,03	50	63	60	49	59	47	15	12	14	11	11	22
	01-Ab	1,77	1,46	2,11	2,38	1,48	1,84	1,84	1,00	45	57	54	64	34	39	15	6	15	13	20	27
	06-My	2,40	1,04	2,91	3,52	2,71	2,44	2,52	0,97	55	30	71	83	71	52	21	11	17	19	14	26
	09-Jn	3,44	2,45	1,97	2,03	3,17	3,14	2,61	1,20	77	58	53	49	75	65	22	19	13	18	19	28
	23-Jn	3,29	2,25	3,85	3,31	3,28	3,47	3,20	1,09	79	54	82	75	75	71	18	18	26	21	21	29
	07-Jl	2,71	3,46	3,52	3,58	3,03	3,96	3,26	1,22	86	91	76	80	84	80	9	14	25	22	12	31
	21-Jl	3,48	3,74	3,81	3,76	3,46	4,36	3,65	1,19	91	83	88	84	83	84	14	23	20	22	18	37
	01-Ag	4,10	3,23	3,20	1,76	3,72	4,28	3,20	1,34	87	76	87	76	83	84	26	19	13	5	22	34
	06-Ag	3,88	2,93	3,73	1,94	2,79	3,70	3,05	1,21	88	62	90	65	81	73	21	26	18	8	11	34
	18-Ag	3,65	1,66	3,20	3,01	3,75	2,34	3,05	0,76	91	44	82	77	85	46	16	14	15	15	21	33
	31-Ag	3,66	2,53	3,07	3,19	3,25	3,65	3,14	1,16	94	65	79	80	85	77	15	15	15	16	14	27
	30-Sp	3,19	1,76	2,02	2,67	3,70	3,01	2,67	1,13	82	48	56	64	93	60	15	13	12	18	16	32
	02-Nv	2,91	1,75	2,27	2,30	2,72	2,40	2,39	1,00	73	44	63	60	66	49	16	16	12	14	17	29
	15-Dc	2,12	2,14	2,27	1,41	1,41	1,95	1,87	1,04	61	62	60	38	37	44	11	11	14	13	14	22
Total	2,32	2,69	2,26	3,13	3,37	<b>2,85</b>	<b>2,18</b>	<b>1,31</b>	40	45	39	52	56	45	58	64	58	63	67	77	

- 1: Punto 1 con *Myriophyllum*  
2: Punto 2 sin macrófitos  
3: Punto 3 sin macrófitos  
4: Punto 4 con *Scirpus*  
5: Punto 5 con *Myriophyllum*  
T: Total de las muestras  
M: Media de los cinco puntos  
T/M: Total entre la media

## Crustáceos y rotíferos

Fecha	Diversidad				Equitatividad				Nº de especies				
	<i>Myr</i>	<i>Sci</i>	Con	Sin	<i>Myr</i>	<i>Sci</i>	Con	Sin	<i>Myr</i>	<i>Sci</i>	Con	Sin	
1996	11-Jn	0,35	1,03	0,55	0,35	8	26	13	9	17	15	19	15
	11-Jl	0,89	2,30	1,02	1,82	22	89	25	55	16	6	16	10
	15-Sep	2,10	1,90	2,08	1,78	57	53	51	50	13	12	17	12
	07-Nov	2,16	1,82	2,04	2,15	62	53	54	65	11	11	14	10
	16-Dic	0,90	1,67	1,22	1,40	24	43	30	38	14	15	17	13
1997	06-Feb	2,58	2,26	2,55	2,23	70	65	67	60	13	11	14	13
	25-Mar	1,63	1,38	1,59	0,42	49	42	46	11	10	10	11	13
	08-May	1,39	1,43	1,45	1,20	34	40	34	31	17	12	19	15
	10-Jun	1,68	1,89	2,12	0,71	43	57	54	19	15	10	15	13
	10-Jul	0,63	1,07	0,91	1,61	21	34	26	45	8	9	11	12
	01-Ag	0,65	1,35	0,91	0,75	17	34	21	18	15	15	19	19
	05-Sep	1,39	0,65	1,20	2,09	30	16	25	46	25	16	27	24
	14-Oct	3,25	3,47	3,63	1,38	63	77	70	29	35	23	37	28
	12-Nov	3,00	3,37	3,44	2,45	59	72	65	46	33	26	39	39
15-Dic	2,66	2,42	2,75	2,50	63	59	62	55	19	17	22	23	
1998	20-Ene	2,56	1,23	2,39	1,32	55	29	50	28	25	19	28	25
	25-Feb	1,98	1,68	1,98	2,35	51	49	48	58	15	11	17	17
	01-Mar	1,65	2,38	1,72	2,30	36	64	37	59	23	13	25	15
	06-May	2,54	3,52	2,77	1,66	58	83	59	40	21	19	26	18
	09-Jun	3,45	2,03	3,23	2,42	73	49	67	55	26	18	28	21
	23-Jun	3,36	3,31	3,49	3,12	74	75	74	65	23	21	26	28
	07-Jul	3,16	3,58	3,82	3,68	83	80	84	78	14	22	23	26
	21-Jul	3,64	3,76	4,00	4,06	83	84	82	83	21	22	29	30
	01-Ag	4,24	1,76	4,23	3,50	86	76	86	76	30	5	30	24
	06-Ag	3,75	1,94	3,53	3,29	83	65	76	66	23	8	25	31
	18-Ag	3,94	3,01	3,98	1,77	87	77	83	40	23	15	28	22
	31-Ag	3,87	3,19	3,96	3,02	90	80	88	72	20	16	23	18
	30-Sep	3,79	2,67	3,73	2,00	85	64	78	47	22	18	28	19
	02-Nov	3,06	2,30	2,89	1,94	69	60	62	46	22	14	25	19
	15-Dic	1,72	1,41	1,68	2,34	44	38	40	59	15	13	19	16
Total	2,75	3,13	2,92	2,57	45	52	47	42	69	63	72	70	

*Myr*: Zonas con *Myriophyllum*

*Sci*: Zonas con *Scirpus*

Con: Zonas con macrófitos

Sin: Zonas sin macrófitos

## Todos los organismos litorales

Fecha	Diversidad								Equitatividad					Nº especies							
	1	2	3	4	5	T	M	T/M	1	2	3	4	5	T	1	2	3	4	5	T	
1996	11-Jn	0,30	0,55	0,26	1,33	1,27	0,56	0,74	0,75	8	13	7	32	30	12	14	18	12	18	19	27
	11-Jl	0,71	1,86	-	2,59	2,05	1,49	1,80	0,83	19	52	-	82	52	34	14	12	-	9	15	20
	15-Sep	2,35	1,84	1,90	2,08	1,99	2,23	2,03	1,09	74	50	57	55	56	51	9	13	10	14	12	21
	07-Nov	2,07	2,47	2,05	1,84	2,24	2,21	2,13	1,04	69	69	62	50	60	55	8	12	10	13	13	16
	16-Dic	0,59	1,20	1,78	1,95	1,69	1,98	1,44	1,37	16	32	47	47	47	44	13	14	14	18	12	22
1997	06-Feb	2,30	2,32	2,53	2,66	2,79	2,95	2,52	1,17	64	63	71	72	73	71	12	13	12	13	14	18
	25-Mar	2,18	0,41	2,17	1,74	1,24	1,71	1,55	1,11	61	11	63	49	39	43	12	14	11	12	9	16
	08-May	1,02	0,45	2,36	1,80	2,63	1,66	1,65	1,00	25	12	60	46	64	36	17	13	15	15	17	24
	10-Jun	2,33	0,55	1,09	2,21	1,19	1,86	1,47	1,26	57	15	28	57	31	42	17	13	15	15	14	22
	10-Jul	1,33	1,72	1,57	1,15	0,38	1,38	1,23	1,12	47	46	47	33	14	35	7	13	10	11	7	15
	01-Ag	1,80	1,12	0,57	1,45	0,18	0,95	1,02	0,93	49	26	16	34	5	19	13	19	12	19	13	31
	05-Sep	3,74	1,39	3,69	0,76	0,38	2,33	1,99	1,17	85	30	84	17	10	44	21	25	21	20	15	39
	14-Oct	2,03	1,87	2,16	2,91	2,91	3,21	2,38	1,35	41	39	45	59	55	56	30	28	28	31	40	53
	12-Nov	3,19	2,40	3,11	3,64	3,26	3,42	3,12	1,10	63	45	66	72	64	58	33	42	26	33	34	60
15-Dic	2,92	2,61	2,79	2,98	3,50	3,48	2,96	1,18	64	55	63	65	77	67	23	27	22	24	23	37	
1998	20-Ene	2,62	1,92	1,77	1,35	3,20	2,51	2,17	1,16	54	41	36	30	66	48	28	26	29	22	29	37
	25-Feb	1,94	2,68	2,70	2,03	2,38	2,72	2,35	1,16	50	69	63	52	63	57	15	15	20	15	14	28
	01-Mar	1,67	1,77	2,17	2,95	2,15	2,08	2,14	0,97	38	59	49	72	45	40	21	8	22	17	27	37
	06-May	2,58	1,66	3,17	2,92	2,31	2,66	2,53	1,05	54	41	67	62	54	51	27	16	26	26	20	36
	09-Jun	3,65	2,82	2,39	2,63	3,45	3,47	2,99	1,16	77	61	56	57	73	66	27	25	19	24	27	38
	23-Jun	3,56	2,88	4,24	3,87	3,74	3,95	3,66	1,08	79	63	84	80	78	76	23	24	33	29	28	37
	07-Jul	3,25	3,80	3,94	4,01	3,69	4,43	3,74	1,18	83	91	80	83	87	83	15	18	31	29	19	41
	21-Jul	3,47	4,09	3,96	4,10	3,88	4,61	3,90	1,18	82	85	86	84	87	84	19	28	24	30	22	45
	01-Ag	4,03	3,39	3,65	2,16	3,97	4,47	3,44	1,30	80	75	88	68	83	83	33	23	18	9	28	42
	06-Ag	4,13	3,02	3,99	2,78	3,30	4,10	3,45	1,19	86	62	91	77	85	76	28	29	21	12	15	42
	18-Ag	3,88	1,67	3,69	3,51	3,67	2,71	3,28	0,83	88	43	85	83	77	51	21	15	20	19	27	39
	31-Ag	3,86	2,90	3,61	3,83	2,81	4,07	3,40	1,20	88	68	84	85	66	80	21	19	20	23	19	34
	30-Sep	3,18	2,34	2,30	2,90	3,88	3,52	2,92	1,20	72	57	59	66	87	66	21	17	15	21	22	40
	02-Nov	3,25	2,23	2,69	2,83	3,18	2,98	2,84	1,05	72	50	67	68	72	58	23	22	16	18	21	36
	15-Dic	2,98	2,90	3,16	2,14	2,16	2,84	2,67	1,06	71	71	72	50	51	57	18	17	21	19	19	32
Total	2,84	2,96	2,65	3,64	3,77	<b>3,28</b>	<b>2,45</b>	1,34	46	48	43	58	60	50	72	75	71	77	78	93	

1: Punto 1 con *Myriophyllum*

2: Punto 2 sin macrófitos

3: Punto 3 sin macrófitos

4: Punto 4 con *Scirpus*5: Punto 5 con *Myriophyllum*

T: Total de las muestras

M: Media de los cinco puntos

T/M: Total entre la media

## Todos los organismos litorales

Fecha		Diversidad				Equitatividad				Nº de especies			
		Myr	Sci	Con	Sin	Myr	Sci	Con	Sin	Myr	Sci	Con	Sin
1996	11-Jn	0,47	1,33	0,72	0,40	10	32	16	10	22	18	24	18
	11-Jl	0,99	2,59	1,19	1,86	23	82	28	52	19	9	19	12
	15-Sp	2,32	2,08	2,28	1,98	59	55	54	52	15	14	19	14
	07-Nv	2,35	1,84	2,15	2,27	63	50	54	63	13	13	16	12
	16-Dc	1,07	1,95	1,43	1,55	27	47	33	40	16	18	20	15
1997	06-Fb	2,87	2,66	2,87	2,53	74	72	72	63	15	13	16	16
	25-Mz	2,02	1,74	1,97	0,59	56	49	53	15	12	12	13	15
	08-My	1,64	1,80	1,77	1,48	38	46	40	36	20	15	22	17
	10-Jn	2,18	2,21	2,54	0,79	51	57	58	20	19	15	21	16
	10-Jl	0,68	1,15	0,98	1,67	22	33	26	44	9	11	13	14
	01-Ag	0,70	1,45	0,98	0,78	17	34	21	18	18	19	25	21
	05-Sp	1,67	0,76	1,44	2,42	35	17	29	48	28	20	32	32
	14-Oc	2,52	2,91	2,83	2,10	46	59	51	41	44	31	47	36
	12-Nv	3,37	3,64	3,71	2,64	63	72	66	48	42	33	49	46
1998	15-Dc	3,29	2,98	3,37	2,85	70	65	69	58	26	24	30	30
	20-En	2,97	1,35	2,77	1,89	59	30	53	38	32	22	36	32
	25-Fb	2,11	2,03	2,43	2,81	51	52	54	62	18	15	23	23
	01-Ab	1,96	2,95	2,03	2,25	40	72	40	50	31	17	33	22
	06-My	2,54	2,92	2,70	2,18	53	62	53	46	27	26	35	27
	09-Jn	3,68	2,63	3,55	2,90	72	57	68	60	35	24	37	28
	23-Jn	3,76	3,87	3,95	3,65	77	80	78	71	30	29	34	35
	07-Jl	3,69	4,01	4,29	4,15	83	83	86	82	22	29	32	33
	21-Jl	3,94	4,10	4,30	4,37	84	84	83	85	26	30	37	36
	01-Ag	4,24	2,16	4,27	3,77	81	68	81	78	38	9	38	29
	06-Ag	4,14	2,78	4,04	3,44	84	77	81	67	30	12	32	35
	18-Ag	3,94	3,51	4,06	1,83	81	83	80	38	29	19	34	27
	31-Ag	3,62	3,83	3,95	3,49	76	85	80	76	27	23	30	24
	30-Sp	3,63	2,90	3,73	2,45	75	66	73	53	29	21	35	24
	02-Nv	3,55	2,83	3,39	2,42	73	68	68	52	29	18	32	26
15-Dc	2,69	2,14	2,61	3,16	60	50	58	69	22	19	22	24	
Total	3,23	3,64	3,41	2,88	51	58	53	45	83	77	88	82	

Myr: Zonas con *Myriophyllum*

Sci: Zonas con *Scirpus*

Con: Zonas con macrófitos

Sin: Zonas sin macrófitos

	<i>Tropocyclops prasinus</i>				<i>Cyclops abyssorum</i>				<i>Ceriodaphnia dubia</i>	<i>Daphnia longispina</i>	<i>Diaphanosoma brachyura</i>	<i>Anuraeopsis fissa</i>	<i>Ascomorpha ecaudis</i>	<i>Ascomorpha saltans</i>	<i>Asplanchna girodi</i>	<i>Colurella obtusa</i>	<i>Euchlanis lira</i>	<i>Filinia longisetata</i>	
	Hembras	Machos	Copepoditos	Nauplios	Hembras	Machos	Copepoditos	Nauplios											
1996	23-Mz	55	0,3	3,2	5,6	0,9	0,1	34	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	27-Ab	4,7	0,3	11	52	0,1	0	5,2	25	0,1	0,1	0,3	0	0	0	0	0	0,3	
	11-Jn	7	2,2	28	34	0,7	0	6,7	7,3	0,3	1	4	0	0	0	0	0	1,4	
	11-Jl	6,4	4,8	7	19	2,4	3,1	5,3	11	6,8	0	12	0	0	0	1,3	0	0	0,2
	07-Nv	1,2	0,1	2,9	2,4	0,6	0	5,5	3,4	0	3,2	0	0	0	0	1	0	0,1	6,1
	16-Dc	0,2	0,4	1,3	0,7	0,4	0,2	1,3	0,7	0	7,8	0	0	0	0	2	0	0	27
1997	06-Fb	4,8	0,9	2	3,7	4,1	3	4,3	3	2,2	23	0	0	0	0	5,2	0	0	41
	25-Mz	4,5	3,4	2,4	18	9,1	3,5	5,7	27	0,1	0	0	0	0	0,7	0	0	24	
	08-My	29	16	18	2,6	11	3,2	10	3,4	1,5	0,4	3,9	0	0	0	0	0	0,6	
	10-Jn	0,7	0,9	19	19	0,3	0,1	0,6	0,6	3,7	0,3	24	0	0	0	0,1	0	0	0,4
	10-Jl	3,5	6,2	1	18	0,1	0	7,2	0,9	0,6	0	11	0	0	4,9	1,3	0	0	16
	01-Ag	2	0	7,6	28	1,2	0,2	1,2	2	0	0,6	6,3	0	0	0,4	0,6	0	0	11
	05-Sp	2,1	0,7	7,1	20	2,6	0,7	4,9	9,3	0	0,3	21	0	0	0,1	1	0	0	14
	14-Oc	0,2	0	1,5	3,1	0,1	0	0,7	1,2	0,1	0,1	2,1	2,9	41	0	0	0	0	28
	12-Nv	0,1	0,5	0	0,1	0,3	0	0,2	0	0	0	0,3	75	4,5	0	1,3	0	0	7,3
15-Dc	0	0	0	0,6	0,2	0,2	0	0,4	0	0	0	94	2,8	0	2	0	0	0,2	
1998	20-En	0,2	0,2	0	0,9	0,5	0	0,6	1,4	0	0	0	80	15	0	0,5	0	0	0,2
	25-Fb	2	1	2,1	7,8	0,3	0,9	24	20	0	0	0	0,4	42	0	0	0	0	0
	01-Ab	2,2	0,7	9,1	18	0	0	46	24	0	0	0	0	0	0	0,2	0	0	0
	06-My	13	4,8	27	7,4	0	2,6	39	5,6	0	0	0,4	0	0	0	0	0	0	0
	09-Jn	7,5	3,6	17	17	0	0,2	12	33	0	0	5,4	0	0	0	0	0	0	0
	07-Jl	0,2	0,2	26	12	0	0	0,2	0	0,5	0	42	0,5	0	0,2	0,2	0,2	0	0
	06-Ag	5,5	1,5	44	8,8	0	0,2	0,9	2,3	2	0	8,8	0	3,2	0,2	0,5	0	0	0
	31-Ag	2,2	0,6	18	16	0	0,1	1,3	17	0,6	0	19	1,6	0,6	0,6	0,1	0	0	0
	29-Sp	2	1,4	12	11	0	0	1,9	2,8	0	0	4,7	45	1,3	0	0	0	0	0
	07-Nv	0	0	3	0,4	0	0	0,6	0	0	0	0,1	75	0	0	0,1	0	0	0,3
15-Dc	0	0,9	0,5	0,5	0	0	0,9	0	0	0	0	17	1,9	0	6,5	0	0	2,3	



		<i>Heterolepedella erhenbergi</i>	<i>Hexarthra mira</i>	<i>Keratella cochlearis</i>	<i>Keratella quadrata</i>	<i>Lecane closteroerca</i>	<i>Lecane flexilis</i>	<i>Lecane furcata</i>	<i>Lecane luna</i>	<i>Lecane lunaris</i>	<i>Lecane ohionensis</i>	<i>Lepadella patella</i>	<i>Lepadella triptera</i>	<i>Macrochaetus longipes</i>	<i>Polyarthra dolichoptera</i>	<i>Synchaeta pectinata</i>	<i>Testudinella patina</i>	<i>Trichocerca pusilla</i>	<i>Trichocerca similis</i>
1996	23-Mz	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	27-Ab	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0
	11-Jn	0	0	0	6,6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,6	0	0	0
	11-Jl	0	9,9	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,2
	07-Nv	0	20	0	49	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0	0	0	3,7
	16-Dc	0	0,2	0	56	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,9	0	0	0,4
1997	06-Fb	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4
	25-Mz	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0	0	0
	08-My	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	10-Jn	0	0,6	0	31	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	10-Jl	0	6,5	0	2,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,9	0	3,8	16
	01-Ag	0	4,1	0	0,8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6,1	28
	05-Sp	0	16	0	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,4
	14-Oc	0	13	0	0,7	0	0	0	0	0	0	0,2	0	0	2,7	0	0	1,1	1,1
	12-Nv	0	3,7	0	0,3	0	0	0	0	0	0,1	0	0	0	1,2	2,9	0	0	1,8
15-Dc	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,2	0	0	0	0	
1998	20-En	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0	0	0	0
	25-Fb	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	01-Ab	0	0	0	0	0	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0,2	0	0	0	0
	06-My	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	09-Jn	0	0,2	3,6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	07-Jl	0	3,5	0,2	0,2	0,2	0	0	0,2	0,2	0	0,2	0	0	0	0,2	0,2	2,4	10
	06-Ag	0,2	2,9	0,2	0,3	0,2	0	0	0	0,2	0	0	0	0,2	1,1	0	0	0,2	17
	31-Ag	0	3,1	0,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,1	0,1	0	0,6	17
	29-Sp	0	6,4	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0,1	0,1	1,4	0	0	2,1	5,4
	07-Nv	0	6,8	0	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,7	0	0	0	0,6
15-Dc	0	9,8	0	8,4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	51	0	0	0	

		Trozos de copepodos	Nauplios	Copepoditos	Furca harpacticoide	<i>Tropocyclops prasinus</i>	<i>Cyclops abyssorum</i>	<i>Acroperus neglectus</i>	<i>Glaptoleberis testudinaria</i>	<i>Pleuroxus laevis</i>	<i>Alona guttata</i>	<i>Alona affinis</i>	<i>Alona sp.</i>	<i>Alonella exigua</i>	<i>Chydorus sphaericus</i>	Caparazón de chidórido	<i>Diaphanosoma brachyura</i>	<i>Daphnia longispina</i>	<i>Ceriodaphnia dubia</i>	Patas filtradoras	Mandíbulas de cladóceros
		Trampa 1 con formol																			
1997	F-Mz	2,8	0,1	0	0	0	0	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0,1	0	0,2	0	0	0,6
	Mz-My	1,1	0,3	1,3	0	0	0	0,1	0	0	0	0,1	0	0	0	0	0,1	0,1	0	0	0,2
	My-Jn	1,1	0	3,3	0	0,5	0,9	0,3	0	0	0	0,2	0	0	0	0	1,2	0,6	0,2	1,7	9,0
	Jn-Jl	0,3	0	7,3	0	0	0	0,7	0	0	0	0	0	0	0	0	18	0,5	2,2	5,6	34
	Jl-Ag	0,5	0,2	1,8	0	0	0	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0	11	0,2	0	0	19
	Ag-Sp	0	0,6	1,3	0	0	0	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0	5,4	0	0	0	15
	Sp-Oc	1,0	0,4	0,4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,8	0,1	0,1	0,2	5,2
	Oc-Nv	0,8	0	0	0	0	0	0,3	0	0	0	0	0,2	0	0	0	0,2	0,04	0,04	0	2,0
	Nv-Dc	0	0,3	0,2	0	0	0	0,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0,3	0,9	0,1	0	0,8
1998	En-Fe	1,0	0,3	1,2	0	0	0,4	0,6	0,1	0	0	0,1	0	0	0	0	0,3	0	0	0,3	3,3
	Mz-Ab	0,3	0	1,8	0	0	0	0,3	0	0	0	0	0	0,3	0	0	0,3	0	0	0	0,8
	Ab-My	0,3	0	1,8	0,1	0	0	0,3	0	0	0	0	0,1	0	0	0	0	0,1	0	0	1,6
	My-Jn	0	0,1	2,8	0	0	0,7	0,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0,1	0	0	0	2,5
	Jn-Jn	1,1	0	4,6	0	0	0,7	0,4	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0,4	0	0	0	20
	Jn-Jl	0	0,5	6,5	0	0	0	0,2	0	0	0	0,2	0	0	0	0	9,0	0	0,2	0	44
	Jl-Jl	0	0	5,6	0	0,3	0	0,3	0	0	0	0	0	0	0	0	16	0	0,3	0	4,3
	Jl-Ag	0	0,6	0,6	0	0	0	2,6	0,3	0,3	0	0	0,3	0,6	0	0	3,8	0,3	0	0	25
	Ag-Sp	0,7	0	0,3	0	0	0	0,3	0	0	0	0,5	0	0	0	0	1,5	0	0,5	0	12
	Sp-Nv	0	0	0,4	0	0	0	0,3	0	0	0	0	0,2	0	0,2	0	1,8	0	0	0	5,9
Nv-Dc	0	0,1	0,1	0	0	0	0,7	0,2	0	0,1	0,2	0,1	0	0	0	0,1	0	0	0	3,4	
		Trampa 2 con formol																			
1997	Fe-Mz	0	0,1	0,2	0	0	0,3	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0,1	0,1	0	0,9	
	Mz-My	1	0,5	1,8	0	0	0,3	0,5	0	0,1	0,1	0	0	0	0	0	0,1	0,1	0	0,5	
	My-Jn	0	0,3	4,4	0	0,9	0,8	0,3	0	0	0	0	0	0	0	0	1,4	0,2	1,1	0	9
	Jn-Jl	0	0,2	6,9	0	0	0	0,7	0	0,2	0	0	0	0	0	0	23	0,7	3,8	0	28
		Trampa 3 con formol																			
1998	Mz-Ab	0	0,3	1,8	0	0,3	1,8	0,5	0	0	0,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,5
	Ab-My	0	0,1	1,7	0	0,1	0,9	0,3	0	0	0,1	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0,6
	My-Jn	0	0	0,7	0	0	0,6	0	0	0	0,1	0	0	0	0	0	0,1	0	0	0	0,4
	Jn-Jn	0	1	5,3	0	0,4	1,1	0	0	0,4	0	0	0	0	0	0	7,1	0	0	0	42
	Jn-Jl	0	0	4,5	0	0	0	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0	17	0	0,2	0	44
	Jl-Jl	0	0	1,0	0	0,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	0	0,3	0	50
		Trampa 0 sin formol																			
F 97-Ag 97	1	0	0	0	0	0,03	0,03	0	0	0	0	0	0,03	0	0	0	0	0	0	1,0	1,4
Ag 97-Ag 98	0,1	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0,1	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4,5

		Trozos copepodo	Nauplios	Copepoditos	Harpacticoides	<i>Tropocyclops prasinus</i>	<i>Cyclops abyssorum</i>	<i>Alonella nana</i>	<i>Acroperus neglectus</i>	<i>Glaptoleberis testudinaria</i>	<i>Pleuroxus laevis</i>	<i>Pleuroxus truncatus</i>	<i>Alona guttata</i>	<i>Alona affinis</i>	<i>Alona quadrangularis</i>	<i>Alona</i> sp.	<i>Chydorus sphaericus</i>	<i>Oxyurella</i>	<i>Diaphanosoma brachyura</i>	Trozo antena <i>D. brachyura</i>	<i>Daphnia longispina</i>	<i>Ceriodaphnia dubia</i>	Patas filtradoras	Mandibulas de cladóceros	
		Trampa 1 sin formol																							
1996	Mz-A	10	0	0,6	0	0	0,1	0	0,2	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0,3	0	0,3	0,1	4,3	0	
	A-Jn	6,6	0	0	0	0,7	0	0	0,2	0,1	0,1	0	0,1	0	0	0	0	0	0,4	0	0,7	0	0	0	
	Jn-Ag	0,6	0	0	0	0,1	0	0	0,1	0,3	0	0,1	0,1	0	0,1	0	0	0	0,3	0	0,2	0	3,1	0	
	S-N	0	0	0	0	0	0	0	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,2	0	3,4	0	8,6	0
N-D	0	0	0,3	0	0	0,3	0	0,3	0,5	0	0	0,1	0	0,1	0	0	0	0	0	0	1,9	0	9,1	0	
1997	D 96-F	0	0,1	0	0	0	0	0	0,3	0	0	0	0	0,1	0	0	0	0	0	0	1,0	0,2	4,5	0	
	F-Mz	0	0	0	0	0	0	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,2	0	
	Mz-My	8,6	0,1	0	0	0	0,1	0	0,1	0,1	0	0	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0	0,7	0
	My-Jn	5,7	0	0	0	0	0	0	0,2	0,2	0,4	0	0	0	0	0	0	0	0,6	1,9	0,3	0,2	2,3	0	
	Jn-Jl	1,2	0	0	0	0	0	0	0,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,7	2,1	0,3	0,2	8,6	1,8	
	Jl-Ag	2,3	0	0	0	0	0	0	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,4	0,8	0,5	0	4,3	1,3	
	Ag-S	1,1	0,3	0	0	0	0	0	0,2	0	0	0	0,1	0	0	0	0	0	1,5	0,9	0	0	3,8	1,3	
	S-O	11	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,2	1,3	0	0	3,1	0,6	
	O-N	1,7	0,2	0,2	0	0	0	0	0,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,6	0	0	0,2	2,7
	N-D	1,4	0	0,3	0	0	0	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0,2	0	0,2	0,3	0,8	0,3	0	0,5	4,1
1998	D 97-E	1,2	0	0	0	0	0,1	0	2,8	0,1	0,1	0	0,1	0	0	0,4	0,1	0	0,7	0,2	1,1	0	1,5	1,4	
	E-F	5,0	0	0	0	0	0	0	1,1	0,3	0	0	0,1	0	0	0,1	0,1	0,1	0,3	0	0,6	0	2,6	8,0	
	Mz-Ab	6,5	0	0	0	0	0	0	0,8	0	0	0	0,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,3	1,8	
	Ab-My	6,5	0	0	0	0	0,3	0	0,4	0	0	0	0	0	0	0,1	0	0	0	0	0	0,1	0	0,1	0,9
	My-Jn	10	0	0	0	0	0,1	0	0,1	0	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,9
	Jn-Jn	11	0	0	0	0,7	0,7	0	0,7	0	0,4	0	0	0	0	0	0	0	0,7	8,0	0	0	0	2,1	9,2
	Jn-Jl	2,5	0	0,2	0	0	0,2	0	0,7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5,2	1,4	0,1	0,1	3,7	4,2	
	Jl-Jl	1,0	0	0	0	0	0,3	0	1,0	0	0	0	0,3	0	0	0,3	0	0	4,0	10	0,3	0	12	2,8	
	Jl-Ag	0	1,5	0,7	0	0	0	0	5,1	0,7	0,7	0	0	1,5	0	0,7	0	0	5,9	3,7	0	0,7	0	5,1	
	Ag-Sp	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0,3	0	0	0,5	0,3	0	0	0	0	1,5	0	0	0,3	0	2,3	
	Sp-Nv	0,5	0	0,5	0	0	0	0	1,2	0,2	0,5	0	0,2	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3,9
	Nv-Dc	0	0	0,1	0	0	0	0	0,8	0	0,1	0	0,2	0,3	0	0	0	0	0,2	0	0	0,5	0	6,4	
		Trampa 2 sin formol																							
96	N-D	0,1	0	0	0	0	0,1	0	0,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,1	0	3,8	0	11	4,2	
1997	D 96-F	0,9	0	0	0	0	0	0	0,2	0	0,1	0	0	0	0	0,1	0	0	0	0	1,0	0	4,5	1,9	
	F-Mz	2,2	0	0	0	0	0,1	0	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,1	0	1,3	0,3	
	Mz-My	6,1	0	0,3	0	0	0,5	0	0,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,2	0	0,5	0,7	
	My-Jn	7,5	0	0,2	0	0,5	0,3	0	1,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,8	0	0	0	0,9	1,1	
Jn-Jl	2,7	0,5	1,8	0	0	0	0	0,5	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0	5,6	0	0,7	0,8	2,2	3,9		
		Trampa 3 sin formol																							
1998	Mz-Ab	10	0,3	0,5	0	0	0	0	0,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,8	
	Ab-My	6,1	0	1,1	0	0	0,3	0	0	0	0	0	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,6	
	My-Jn	11	0	0,4	0	0	0,3	0	0,1	0	0	0	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,3	
	Jn-Jn	10	0	1,4	0	0,4	0	0	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0	0	1,8	0	0	0,3	5,7	3,1	
	Jn-Jl	1,5	0	0	0,7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2,4	0	0	0	26,9	7,1	
Jl-Jl	3,6	0	0,3	0	0	0	0	0	0	0	0	1,0	0	0	0	0	0	1,3	0	0	0,4	2,2	4,3		



		<i>Diaphanosoma brachyura</i>		<i>Tropocyclops prasinus</i>				<i>Cyclops abyssorum</i>	Nauplios	<i>Anuraeopsis fissa</i>	<i>Ascomorpha minima</i>	<i>Asplanchna girodi</i>	<i>Ascomorpha saltans</i>	<i>Colurella obtusa</i>	<i>Heterolepadeella ehrenbergi</i>	<i>Hexarthra mira</i>	<i>Keratella quadrata</i>	<i>Lecane closteroerca</i>	<i>Lecane ohionensis</i>	<i>Macrochaetus longipes</i>	<i>Polyarthra dolichoptera</i>	<i>Synchaeta pectinata</i>	<i>Trichocerca pusilla</i>	<i>Trichocerca similis</i>
		<i>Ceriodaphnia dubia</i>	Hembras	Machos	Copepoditos	Nauplios																		
07/07/98	S <sub>1</sub>	19	1	0	0	14	2	0	0	0	1	0	3	0	38	1	0	1	1	0	0	35	234	
	S <sub>2</sub>	19	0	0	0	14	1	2	1	1	0	0	3	0	28	1	0	0	0	0	0	26	178	
	B <sub>1</sub>	39	2	0	0	248	19	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	3	17	
	B <sub>2</sub>	29	1	1	1	233	11	3	0	1	0	0	0	1	10	0	4	0	0	0	1	39	32	
	H <sub>1</sub>	9	0	0	0	16	3	0	0	0	0	0	0	0	6	1	0	0	0	0	0	10	19	
	H <sub>2</sub>	11	0	0	0	7	1	0	0	4	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	14	12	
	H <sub>3</sub>	12	0	0	1	8	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	3	8	
	H <sub>4</sub>	1	0	0	0	32	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	14	2	
01/08/98	S <sub>1</sub>	6	0	0	1	6	1	0	0	0	1	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	1	39	
	S <sub>2</sub>	3	0	0	0	2	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	
	B <sub>1</sub>	48	3	10	21	93	4	0	0	2	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	6	98	
	B <sub>2</sub>	41	5	10	11	95	4	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	48	
	H <sub>1</sub>	1	0	1	2	5	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	
	H <sub>2</sub>	0	0	0	3	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	
	H <sub>3</sub>	1	0	0	0	3	2	0	0	0	1	0	0	0	3	1	0	0	0	0	0	3	4	
	H <sub>4</sub>	3	0	0	1	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
06/08/98	S <sub>1</sub>	1	0	0	0	2	3	2	1	0	0	7	0	0	9	1	1	0	1	0	1	8	284	
	S <sub>2</sub>	1	1	0	0	7	7	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	0	4	6	213	
	B <sub>1</sub>	1	4	26	18	162	5	2	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	96	
	B <sub>2</sub>	0	4	57	36	235	12	8	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	62	
	H <sub>1</sub>	1	0	2	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	9	
	H <sub>2</sub>	1	0	1	2	5	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	8	5	
	H <sub>3</sub>	0	0	1	2	4	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	2	2	
	H <sub>4</sub>	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	
17/09/98	S <sub>1</sub>	0	0	0	1	1	6	6	106	19	0	61	4	5	41	1	0	0	2	1	6	19	70	
	S <sub>2</sub>	4	2	0	0	1	2	0	67	0	0	31	4	1	31	0	1	0	6	5	3	29	21	
	B <sub>1</sub>	5	1	17	11	278	4	7	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	6	
	B <sub>2</sub>	7	3	8	7	341	4	11	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	3	12	8	
	H <sub>1</sub>	0	0	2	1	18	1	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	4	1	
	H <sub>2</sub>	0	0	0	0	7	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	3	1	
	H <sub>3</sub>	0	0	0	2	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	1	
	H <sub>4</sub>	0	0	0	1	9	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	5	0	

S<sub>1</sub> y S<sub>2</sub>: Trampas que recogen organismos que ascienden.

B<sub>1</sub> y B<sub>2</sub>: Trampas que recogen organismos que descienden.

H<sub>1</sub>, H<sub>2</sub>, H<sub>3</sub> y H<sub>4</sub>: Trampas horizontales. H<sub>1</sub> y H<sub>2</sub> en un sentido. H<sub>3</sub> y H<sub>4</sub> en sentido contrario.

	Profundidad (m)	<i>Arctodiaptomus salinus</i>				<i>Tropocyclops prasinus</i>				<i>Cyclops abyssorum</i>				<i>Daphnia longispina</i>	<i>D. longispina</i> (machos)	<i>Bosmina longirostris</i>	<i>Ceriodaphnia dubia</i>	<i>Chaoborus</i> sp.
		nauplios	copepoditos	machos	hembras	nauplios	copepoditos	machos	hembras	nauplios	copepoditos	machos	hembras					
22-09-91 DÍA	0,5	10	8	2,6	3	0,8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,8	0	0
	3	2,6	11,3	7,4	4,5	0,7	0,2	0	1,3	0	0	0	0	19	0	6,5	2,2	0
	5	1,3	8	1,5	1,6	5,4	1,7	2	1,7	0	0	0	0	15	0	2,2	2,2	0
	7	0,7	8,5	0,9	0,6	15	0,7	3,1	0,8	0,4	0	0	0	5,7	0	0,2	0,4	0
	8	2,2	6,3	0,2	0,6	25	3,7	3,3	2,4	0	0	0	0	4,3	0	0,2	0,7	0
	9	1,5	1,7	0,4	2,4	36	7,8	5,4	2,6	0	0	0	0	4,3	0	0	0,7	0
	10	4,6	1,3	0,6	1,3	96	22	10	7,4	1,5	0,4	0	0	10	0,2	0,4	0,4	0
	11	5,6	20	0,4	4,1	64	92	17	18	3,7	0,9	0	0	9,9	0,7	0	0,2	0,4
12	0	0	0	0	2	0,4	0	0	0	0	0	0	0,2	0	0	0	1,3	
22-09-91 NOCHE	0,5	3	0,7	1,7	1,3	0,7	0	0	0	0	0	0	3,9	0	9,6	0,9	0	
	3	1,7	1,9	0,2	0,7	1,1	0,2	0,7	0,2	0,2	0	0	6,1	0	0,6	0,7	0,2	
	5	1,5	4,3	0,4	0,6	10	1,3	3,1	1,3	0	0	0	12	0,2	0	0,9	0,2	
	7	1,9	7,6	0,7	2,2	10	3,3	6,5	2	0	0	0	10	0	0	0,9	0,2	
	8	3,5	9,4	1,1	2	29	4,6	4,4	2,6	0	0	0	9,6	0,2	0	0,9	0,6	
	9	5,4	17	0,6	0,7	58	13	6,7	5,7	0	0	0	11	0	0	0,4	0	
	10	4,4	2,4	1,3	1,5	116	56	6,3	5,6	0	0	0	18	0,6	0	0,2	0,4	
	11	3,5	12	2,2	8,1	103	136	8	7,2	1,3	0,2	0	8,9	0	0	0	0	
12	0	0	0	0	3,1	2,2	0	0,2	0,6	0	0	0	0	0	0	0		
23-09-91 DÍA	0,5	1,9	0,6	0,9	2,0	0	0	0	0	0	0	0	0,2	0	0,2	0	0	
	3	3,9	3,7	2,2	5,4	0,4	0,2	0,2	0,2	0	0	0	2,6	0,2	2,4	0	0	
	5	2,4	16	0,6	2,4	8,1	0,9	2,8	1,9	0	0	0	13	0,6	0,2	1,5	0	
	7	0,7	3,9	0,6	0,4	16	4,4	2,6	1,1	0	0	0	13	0,6	0,2	0,4	0	
	8	1,7	3,7	0,2	0,7	28	5,9	4,1	1,7	0	0	0	11	0,4	0	0,4	0,2	
	9	3,5	3,9	0,6	0,7	76	10	2,0	3,1	0	0	0	10	0,7	0	0,2	0	
	10	5,4	3,0	0,2	0,6	152	35	6,5	6,5	0,9	0,2	0	17	0,7	0	0,6	0	
	11	7,8	14	0,6	8,9	104	101	7,4	1,7	1,7	0	0	12	0,6	0	0	0	
12	0	0,2	0	0	1,3	2,2	0	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0		

	Profundidad (m)	<i>Arctodiaptomus salinus</i>				<i>Tropocyclops prasinus</i>				<i>Cyclops abyssorum</i>				<i>Daphnia longispina</i>	<i>D. longispina</i> (machos)	<i>Bosmina longirostris</i>	<i>Ceriodaphnia dubia</i>	<i>Chaoborus flavicans</i>
		nauplios	copepoditos	machos	hembras	nauplios	copepoditos	machos	hembras	nauplios	copepoditos	machos	hembras					
19-11-91 DÍA	0,5	0,3	0,2	0,3	0,6	0	0	0,2	0,4	0	0	0	0	1,2	0	2,4	0,3	0
	2	0,2	0,2	0,2	0,8	0	0	0,2	0,4	0	0	0	0	5,5	0,04	11,1	1	0
	3	0,2	0,2	0,2	0,3	0	0	0,2	0,5	0	0	0	0	2,5	0,1	3,9	1	0
	4	0,3	0,2	0,8	0,9	0	0,2	0,1	0,1	0	0	0	0	3,2	0,1	2,9	0,6	0
	5	0,6	0,1	0,1	0,4	0	0	2,6	1	0	0	0	0	0,7	0	2,2	0,7	0
	6	0,6	0,04	0,8	0,6	0	0,6	1,2	0,8	0	0	0	0	0,6	0,04	1,6	0,6	0
	7	0,5	0,2	0,6	0,6	0	0,5	1,5	0,6	0	0	0	0	0,6	0	2,7	0,7	0
	8	1,4	0,5	1,2	1,1	0	0,6	1,6	1	0	0	0	0,04	0,5	0	3	0,7	0
	9	1,6	0,8	1,6	2,2	0	0,9	2	1,9	0	0	0	0	0,7	0	2,1	0,7	0
	10	1,4	2,2	4,2	4,7	0	2,1	4,8	2,9	0	0	0	0,1	0,2	0	0,4	0,6	0
	11	2	4,7	7,9	7,6	0	4,9	7,8	1,8	0	0	0	0	0,2	0	0,2	1	0
	12	1,2	1,3	1,3	2,3	0	1,5	4,8	4,8	0	0	0	0,04	0,2	0	0,4	0,3	0
19-11-91 NOCHE	0,5	0,4	0,1	0,2	0,3	0	0,1	0,8	0,5	0	0	0	0	1,0	0	0,4	0,6	0
	2	0,6	0,4	0,2	0,4	0	0,1	1,2	1,0	0	0	0	0	1,6	0	0,6	1,1	0
	3	0,3	0,3	0,2	0,3	0	0,4	0,5	0,9	0	0	0	0	1,0	0	0,4	1,0	0
	4	0,4	0,5	0,5	0,6	0	0,4	0,8	0,8	0	0	0	0	1,2	0,04	0,2	1,5	0
	5	0,4	0,3	0,4	0,8	0	0,4	1,0	0,8	0	0	0	0	1,6	0	0,7	0,5	0
	6	0,1	0,1	0,2	0,3	0	0,2	0,6	0,7	0	0	0	0	1,3	0	0,3	0,4	0
	7	0,5	0,2	0,3	0,6	0	0,2	0,6	0,9	0	0	0	0	1,2	0	0,3	0,8	0
	8	0,3	0,04	0,2	0,3	0	0,3	0,6	0,5	0	0	0	0,04	1,4	0	0,9	0,6	0
	9	0,3	0,4	0,6	0,3	0	0,5	0,8	1,0	0	0	0	0	1,9	0,04	1,1	0,3	0
	10	0,5	0,4	0,4	0,3	0	0,5	0,6	0,5	0	0	0	0,04	1,6	0	0,7	0,6	0
	11	1,6	2,3	4,4	7,0	0	3,3	7,8	3,8	0	0	0	0	1,3	0	0,5	1,3	0
	12	2,4	1,6	1,8	3,3	0	1,8	1,3	7,2	0	0	0	0,1	0,4	0	0,2	0,3	0
23-04-92 DÍA	0,5	0	0,2	0	0	0	0	0	1,3	0	0	0	0,2	0	2,2	0	0	
	2	0	0	0	0	0	0	0	1,3	0,2	0	0	1,1	0	3,0	0,2	0	
	3	0	0	0	0	0,6	0	0	0	1,7	0	0	3,3	1,3	4,1	0	0	
	4	0	0	0	0	0	0	0	0,6	0,2	0	0,2	5,9	0,6	4,4	0,6	0	
	5	0	0	0	0	0	0	0	1,3	0	0	0	3,1	0,2	0,9	0	0	
	6	0	0	0,2	0	1,1	0	0,2	0	0	0	0	0,4	0	0	0	0	
	7	0	0	0	0	0,6	0	0	0	0,2	0	0	0	0	0	0	0	
	8	0	0	0	0	0,4	0,2	0	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0	
	9	0,2	0,2	0,2	0,2	2,8	0	0	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	10	0,4	0,2	0,4	0,2	2,4	0,2	0,2	0,4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	11	16	17	8,0	3,3	64	1,7	2,2	4,3	0,6	0	0	0	0	0	0	0	0
	12	99	36	1,5	7,0	74	11	8,1	40	0	0	0	0	0	0	0	0	0,2



## **IX. LÁMINAS**



---

**IX. LÁMINAS**

<b>LÁMINA 1:</b> Lagunas permanentes de aguas dulces.....	397
<b>LÁMINA 2:</b> Lagunas temporales de aguas dulces.....	398
<b>LÁMINA 3:</b> Lagunas subsalinas permanentes y temporales .....	399
<b>LÁMINA 4:</b> Lagunas permanentes de aguas hiposalinas (< 6 g l <sup>-1</sup> ).....	400
<b>LÁMINA 5:</b> Lagunas temporales de aguas hiposalinas (< 6 g l <sup>-1</sup> ).....	401
<b>LÁMINA 6:</b> Lagunas temporales de aguas hiposalinas (> 6 g l <sup>-1</sup> ).....	401
<b>LÁMINA 7:</b> Lagunas temporales de aguas mesosalinas .....	403
<b>LÁMINA 8:</b> Lagunas temporales de aguas hipersalinas.....	404
<b>LÁMINA 9:</b> Lagunas de La Cruz y de El Tobar.....	405
<b>LÁMINA 10 - 12:</b> Cladóceros .....	406
<b>LÁMINA 13:</b> Cladóceros (Quidóridos) .....	409
<b>LÁMINA 14:</b> Copépodos (Ciclópidos).....	410
<b>LÁMINA 15:</b> Copépodos (Diaptómidos y Harpacticoides) .....	411
<b>LÁMINA 16:</b> Anostráceos .....	412





**LAGUNAS PERMANENTES DE AGUAS DULCES**



1. Somolinos



2. Marquesado



12. Arquillo

**LAGUNAS TEMPORALES DE AGUAS DULCES**



15. Beleña Grande



15. Detalle de la vegetación acuática de Beleña Grande



16. La Seca

**LAGUNAS PERMANENTES DE AGUAS SUBSALINAS**



17. Lagunillo de Cardenillas



18. Alboraj

**LAGUNA TEMPORAL DE AGUA SUBSALINA Y VOLCÁNICA**



22. Posadilla



**LAGUNAS PERMANENTES DE AGUAS HIPOSALINAS (< 6 g<sup>l</sup><sup>-1</sup>)**



19. Villafranca Chica



20. El Taray



21. Villafranca Grande

**LAGUNAS TEMPORALES DE AGUAS HIPOSALINAS (<6 gl<sup>-1</sup>)**



23. Cordovilla



24. Retamar

**LAGUNAS TEMPORALES DE AGUAS HIPOSALINAS (> 6 gl<sup>-1</sup>)**



28. Pedro Muñoz

**LAGUNAS TEMPORALES DE AGUAS HIPOSALINAS ( $> 6 \text{ g l}^{-1}$ )**



32. Sancho Gómez



35. Las Yeguas



38. Altillo I

---

**LAGUNAS TEMPORALES DE AGUAS MESOSALINAS**



39. Camino de Villafranca



40. Alcahozo



41. El Longar



**LAGUNAS TEMPORALES DE AGUAS HIPERSALINAS**



42. Salicor



43. Tirez



45. Quero

Fotografías cedidas por Juan Rueda.



**LAGUNA DE LA CRUZ**

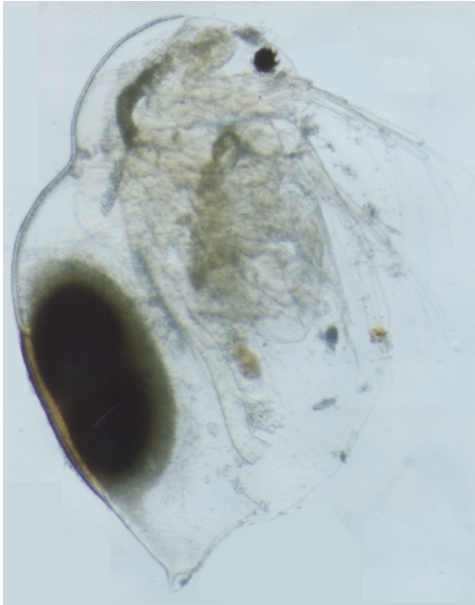


**LAGUNA DE EL TOBAR**

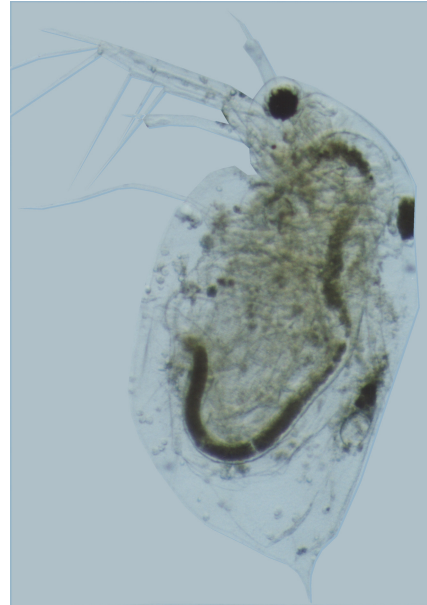


Fotografías cedidas por Eduardo Vicente.

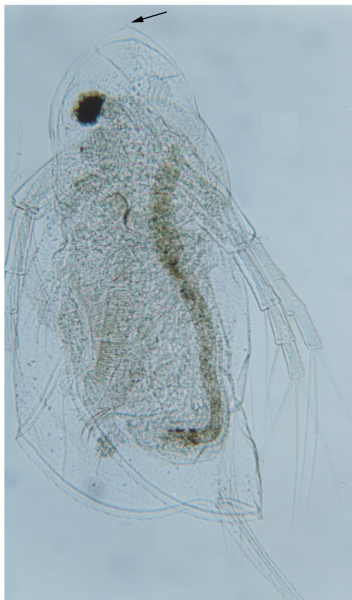
CLADÓCEROS



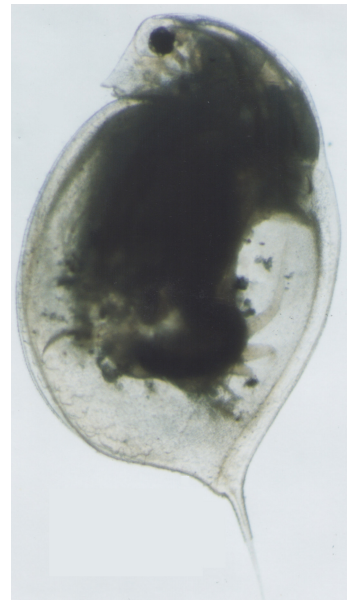
*Daphnia mediterranea* (♀)



*Daphnia mediterranea* (♂)



*Daphnia longispina*  
(juvenil con espina)



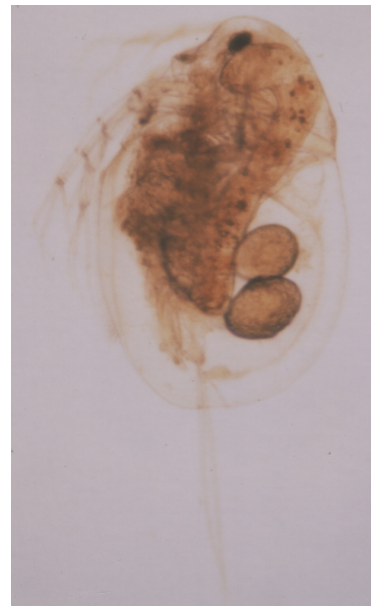
*Daphnia magna*



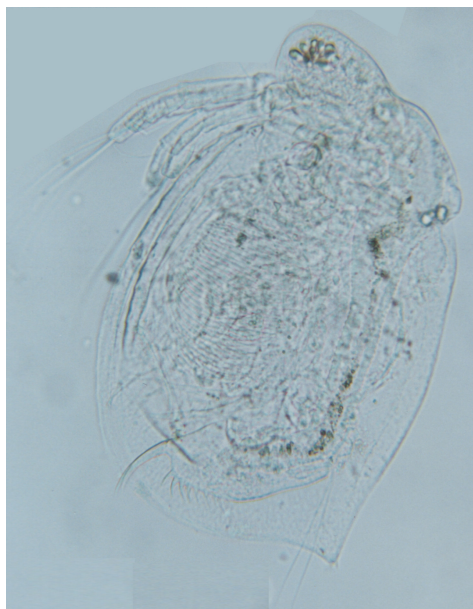
CLADÓCEROS



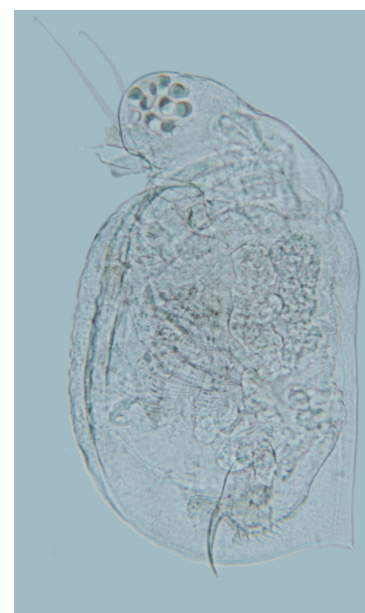
*Sida crystallina*



*Lathonura rectirostris*

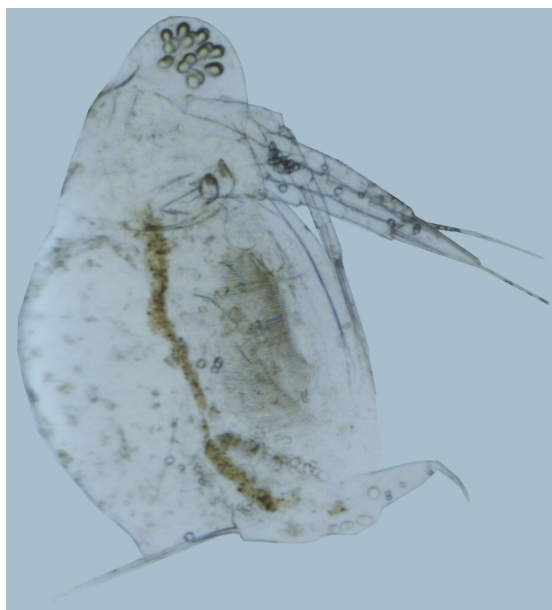


*Ceriodaphnia pulchella* (♀)

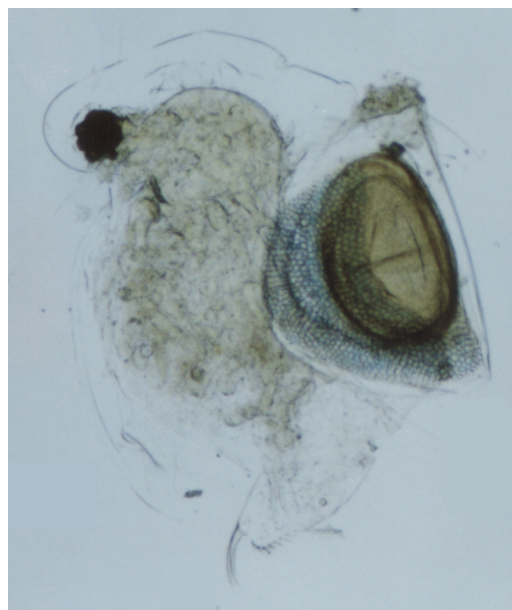


*Ceriodaphnia pulchella* (♂)

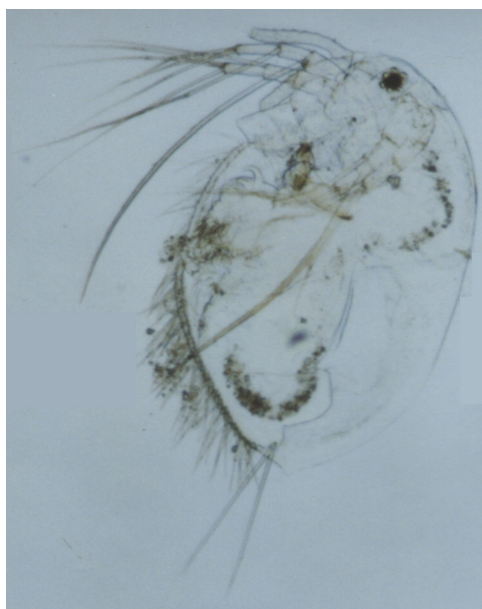
CLADÓCEROS



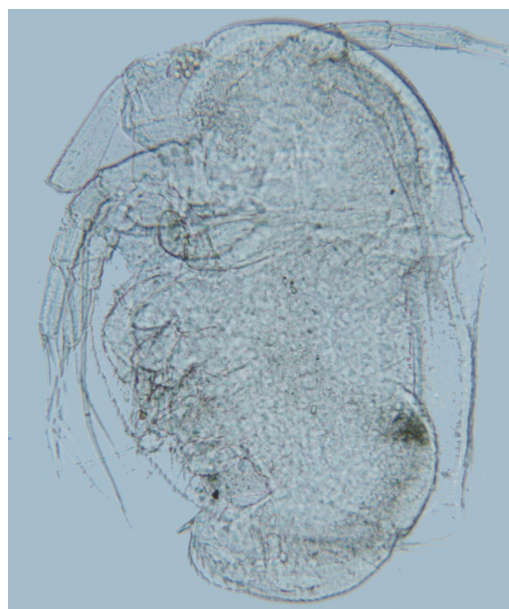
*Moina micrura*



*Ceriodaphnia dubia* (con efipio)

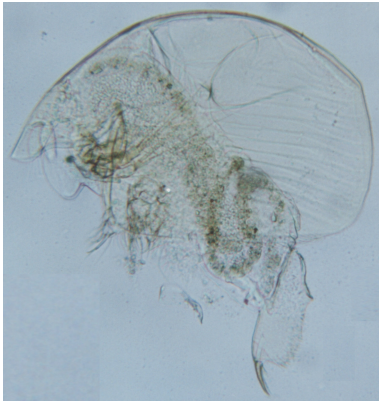


*Macrothrix rosea*

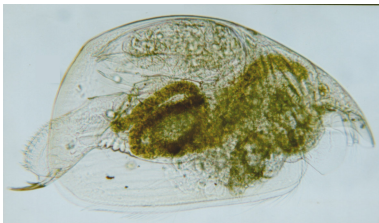


*Macrothrix hirsuticornis*

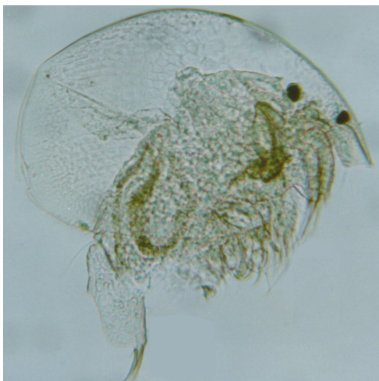
CLADÓCEROS (QUIDÓRIDOS)



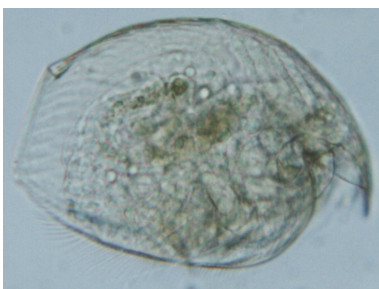
*Alona rectangularis*



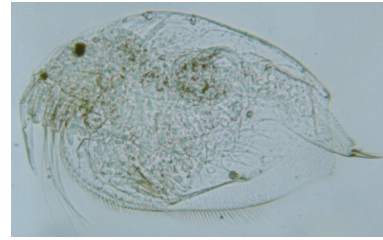
*Alona quadrangularis*



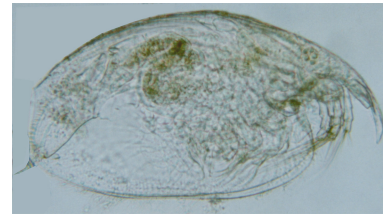
*Alona salina*



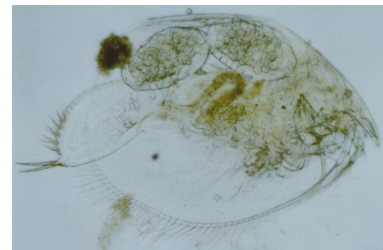
*Alonella exigua*



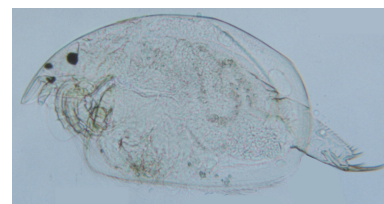
*Pleuroxus laevis*



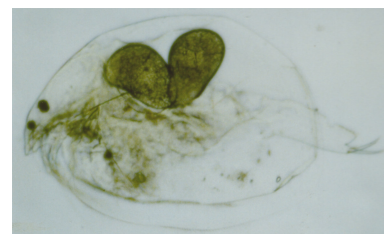
*Phrixura leei*



*Leydigia  
acanthocercoides*



*Oxyurella tenuicaudis*



*Tetrocephala ambigua*



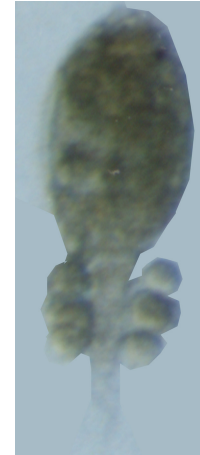
**COPÉPODOS (CICLÓPIDOS)**



*Macrocyclus albidus*



*Cyclops abyssorum*



*Tropocyclops prasinus*



*Ectocyclops phaleratus*

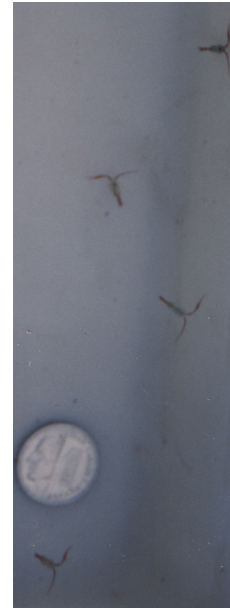


Comparación del tamaño de tres especies de ciclópodos: *M. albidus*, *C. abyssorum* y *T. prasinus* (De mayor a menor).

## COPEÉPODOS (DIAPTÓMIDOS Y HARPACTICOIDES)



*Hemidiaptomus roubaui lauterbourni*



En la parte inferior izquierda de la fotografía de la izquierda se observa una hembra de *Mixodiaptomus incrassatus*. En la fotografía de la derecha se puede observar el colorido de los machos (cuerpo verdoso y antenas y furcas rojas) de *H. roubaui lauterbourni* y comparar su tamaño con una moneda de una peseta.



*Mixodiaptomus ortizi*



*Cletocamptus retrogressus*

ANOSTRÁCEOS



*Branchinectella media*  
(♀) Superior. (♂) Inferior.



*Branchinecta orientalis*  
(♂) Superior. (♀) Inferior.



## IX. ARTICULOS PUBLICADOS

1. **Boronat, M. D.** & M. R. Miracle, 1997. Size distribution of *Daphnia longispina* in the vertical profile. *Hydrobiologia* 360: 187-196.....A1
2. **Boronat, L.**, M. R. Miracle & X. Armengol, 2001. Cladoceran assamblages in a mineralization gradient. *Hydrobiologia* 442: 75-88 .....A2
3. Mezquita, F., **M. D. Boronat** & M. R. Miracle, (2002). The life history of *Cyclocypris ovum* (Ostracoda) in a permanent karstic lake. *Arch. Hydrobiol.* 155: 687-704.....A3
4. **Boronat, L.** & M. R. Miracle. Current ecology and sedimentation of the littoral Cladocera in the meromictic lake La Cruz (Spain). Manuscrito sin publicar ....A4



*Hydrobiologia* 360: 187–196, 1997.

A. Brancelj, L. De Meester & P. Spaak (eds), *Cladocera: The Biology of Model Organisms*.

©1997 Kluwer Academic Publishers. Printed in Belgium.

187

## Size distribution of *Daphnia longispina* in the vertical profile

M. D. Boronat & M. R. Miracle

Department of Microbiology and Ecology, University of Valencia, 46100 Burjassot (Valencia), Spain

**Key words:** *Daphnia longispina*, toothed morph, size distribution, vertical migration, predation

### Abstract

*D. longispina* of the meromictic lake El Tobar is a round-headed form. It never has a helmet, but in summer a small proportion of immature individuals (0.9–1.2 mm females and males) have one or two neck teeth. The size structure of this *Daphnia* population, as well as the vertical distribution and migration of different size-classes, were studied in September and November of 1991 and April of 1992. The large variation in mean size and size at first reproduction, as well as the occurrence of different patterns of vertical migration are interpreted as responses to different predator situations. At the end of April, when *Daphnia* mortality by visually hunting predators is dominating, a typical nocturnal migration is adopted and size distribution is biased to smaller size classes. In November, when mortality is mainly attributed to the nocturnally migrating *Chaoborus*, *Daphnia* shows a reversed migration pattern. In September, when the population of *Daphnia* is responding to both visual (fish) and non-visual predators (*Chaoborus*), it adopts a pattern of twilight migration. The presence of neck teeth in vulnerable size classes in September might be an additional adaptative response to *Chaoborus* predation. In September, the size structure of the *Daphnia* population is shifted to larger classes and the vertical distribution of size classes shows a pronounced segregation between juveniles and adults. Juveniles are found closer to the surface, while adults dwell predominantly in the rich, deep waters near the oxicle. This suggests that an additional advantage of the ascent of the adult *Daphnia* exploiting those deep resources is the release of young in more oxygenated and warmer waters. The *Daphnia* population of lake El Tobar is known to be clonally diverse, and the changing frequency of genotypes could play an important part in the observed seasonal differences in behaviour and size.

### Introduction

In studies of planktonic cladocerans a succession of related species, hybrids, or 'forms' within a species has often been described. Such shifts in relative abundance of related morphs are to be expected in organisms whose life span is shorter than the periods of environmental change, and particularly when the species reproduce by ameiotic parthenogenesis. Moreover, cladocerans show differential depth distributions and vertical migrations, and the coexistence of genotypes with different vertical distributions and vertical migration patterns has been made evident in different ways (Weider, 1984; De Meester, 1993,1994a; Spaak & Hoekstra, 1993).

*Daphnia longispina* is a major species in the plankton of Lake El Tobar, a karstic lake in the Iberic moun-

tain ridge (Spain). Using electrophoretic analysis of isoenzymes, it has been shown that both allele and clone frequencies of this *Daphnia* population undergo substantial seasonal variation (King et al., 1995) and that a segregation of genotypes in the vertical profile occurred during stratification (King & Miracle, 1995). It was also made evident that these genotypes showed different patterns of vertical migration. The observation that the *Daphnia* population is genetically heterogeneous raises the question on how this genetic polymorphism is maintained. Is there any important morphometric variation associated with the genotypes that are segregated seasonally or in the vertical profile? Since body size seems to be a major adaptative factor in zooplankton populations (Hall et al., 1976), is there variation in size structure of the *Daphnia* population with season or depth? The meromictic condi-

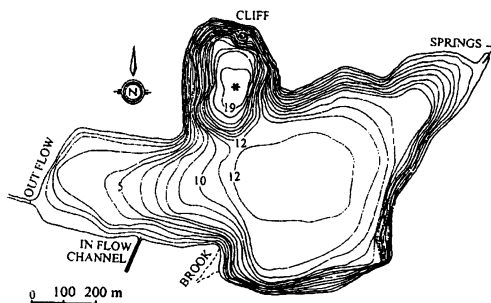


Figure 1. Bathymetric map of lake El Tobar. The sampling point located in the centre of the small meromictic basin is indicated by \*.

tion of Lake El Tobar provides the constant presence of an anoxic refuge for *Chaoborus* larvae, thus permitting the coexistence of both fish and *Chaoborus*, which are both potential predators of *Daphnia*. Diel vertical migrations are known to be behavioural adaptive responses to different types of predation (Ohman, 1990). Are there seasonal shifts in vertical migration patterns of *Daphnia* that could be associated with visual and/or non-visual predation pressure? The aim of the present study is to try to answer these questions. We studied the size structure of the *D. longispina* of Lake El Tobar in different seasons, and tried to interpret the differences in distribution and migration of the different size classes along the vertical profile. The variation in size distribution, albeit shaped by food concentration, is expected to be highly modulated by size-dependent mortality, which becomes heavier at opposite ends of the body length range depending on which type of predators dominates the system.

#### Study site and methods

El Tobar is a solution lake in the karstic Cuenca mountains (Spain, UTM 30TWK806888) at an altitude of 1250 m. The morphometry, hydrology and chemistry of this lake is described in Vicente et al. (1993). It consists of two main basins with a total surface area of 67 ha. Samples were taken in the smaller basin, which is quite isolated from the rest of the lake (Figure 1). It is a circular sink hole of 10 ha, deeper than the main basin, with a maximum depth of 19.5 m and with steep walls. Because it protrudes laterally, it is usually out of the main water flow along the elongated main basin and it is also more sheltered from wind action,

since it lies at the base of a steep cliff. This small limnocrone originated from the general limestone collapse which made the main basin, but also from the additional dissolution of a salt-rock stratum underlying the limestone in that area. For this reason, the small basin is subject to crenogenic meromixis. The vertical structure of the meromictic basin of lake El Tobar is thus marked by a stable salt water layer from a depth of 12 m to the bottom. This monimolimnion is anoxic, has a quite constant temperature around 13.5°C and differs in many other characteristics from the mixolimnion (see Vicente et al., 1993). The mixolimnion of this lake is oligotrophic. Information on the composition of the phytoplankton and zooplankton communities of this lake, based on samples taken on the same dates as those of the present study, can be found in Miracle et al. (1993).

The El Tobar *Daphnia* has been identified as *D. longispina* by its morphology (Pejler, 1973; Christie, 1983; Negrea, 1983; Margaritora, 1985; Flössner & Kraus, 1986; Glagolev, 1986; Hrbáček, 1987) and because of its resemblance to other Spanish populations referred to as *D. longispina* (Margalef, 1953; Miracle, 1978; Alonso, 1996). The El Tobar form is colourless, has a concave frons with a prolonged pointed rostrum and a long and flat 'antennule mound'. The highest point of the head is near the eye chamber. It is a round-headed form that never has a helmet, but it has a more or less conspicuous low keel which stretches along the dorsal side of the head and carapace. The abdominal processes are quite long, the first one being almost twice as long as the second.

All samples were taken in the centre of the meromictic basin as described in King et al. (1995). The position of the collecting boat was tightly fixed using ropes attached to three points on the shore. Vertical profiles of temperature, conductivity, oxygen and light penetration were measured *in situ* with the appropriate sensors (WTW and Li-Cor instruments). Vertical profiles of zooplankton (in general, at 1 m intervals) were taken both during the day (around midday) and night (around midnight) on November 19 of 1991 and April 22 of 1992. On September 21–23 of 1991, four profiles were made, two at midday on different days, one at midnight and another just before sunset. Zooplankton was filtered *in situ* from water samples taken with a transparent double Van Dorn bottle (5.4 l capacity and 35 µm mesh) in September, when densities were high, and a Patalas trap (25 l capacity and 100 µm mesh) in November and April. In April, samples were also taken with the Van Dorn bottle at midday. T-tests

Table 1. Some features of lake El Tobar environmental conditions and *Daphnia* populations at different times of the year. SD = Standard deviation

	SEP-91	NOV-91	APR-92
Secchi (m)	8	3.2	2
Irradiance			
10 $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (depth, m) <sup>1</sup>	11.7	9	6
1 $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (depth, m) <sup>1</sup>	12.8	12	9.3
Conductivity (mS $\text{cm}^{-1}$ )			
0-9 m	0.6	0.5	0.5
10 m	1.0	0.5	0.5
11 m	2.1	0.8	3.7
Mean density of <i>Daphnia</i> (ind $\text{l}^{-1}$ ) <sup>2</sup>	10 (0-11)	1.4 (0-11)	3 (0-6)
Mean size at first reproduction (mm)	1.48	1.35	1.35
% ovigerous ♀♀ / adult ♀♀	12	37	49
Mean size $\pm$ 1 SD			
Total population	1.29 $\pm$ 0.35	0.96 $\pm$ 0.33	0.93 $\pm$ 0.29
Ind. < 1.2 mm	1.05 $\pm$ 0.17	0.86 $\pm$ 0.18	0.86 $\pm$ 0.14
Ind. > 1.2 mm	1.66 $\pm$ 0.20	1.65 $\pm$ 0.22	1.55 $\pm$ 0.14
Mean brood size $\pm$ 1 SD	2.20 $\pm$ 0.40	3.60 $\pm$ 1.10	4.20 $\pm$ 1.60

<sup>1</sup> Measured on a cloudless day.

<sup>2</sup> Depth range (m) over which animals occur given in parentheses.

performed on the means of *Daphnia* densities obtained with the Van Dorn and Patalas trap yielded no significant differences, nor did t-tests for paired comparisons over the vertical profile (i.e. depth samples taken with Van Dorn and Patalas, arranged as paired observations).

Formalin preserved samples were counted under an inverted microscope. Body size, as indicated in Figure 2 and Table 1, was measured to the nearest 24.5  $\mu\text{m}$  in all *Daphnia* individuals. Mean size at first reproduction is determined following Lampert (1988), as the size class in which more than 50% of the maximum percentage of ovigerous females is reached.

## Results

The morphometric ratios shown in Figure 2 all lie within the range given for *D. longispina* (e.g. in Margaritora, 1985). Although we did not find evidence for cyclomorphosis in the relative length of the head, we did observe the occurrence of a morph with one or two neck teeth, which in other species of *Daphnia* has been related to a defense mechanism against *Chaoborus* predation (Havel & Dodson, 1984; Brancelj et al., 1996). The toothed specimens were found in very low proportions in September, and were restricted to specific size classes. In females, 2.5% of the individuals of the 1.1-

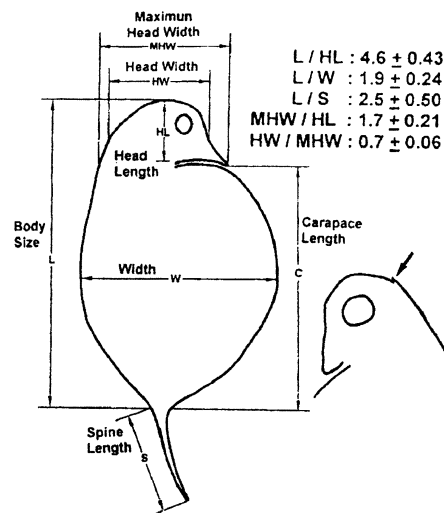


Figure 2. Schematic view of a *Daphnia longispina* adult with mean values of main biometric ratios (means of average values for adults on 11 sampling dates and their standard deviations, total number of measured individuals: 1000). The head of a toothed morph of *D. longispina* is also shown; the 'tooth' is only present in juveniles.

1.2 mm size class were toothed. Only very few toothed individuals were found in other size classes, and none

190

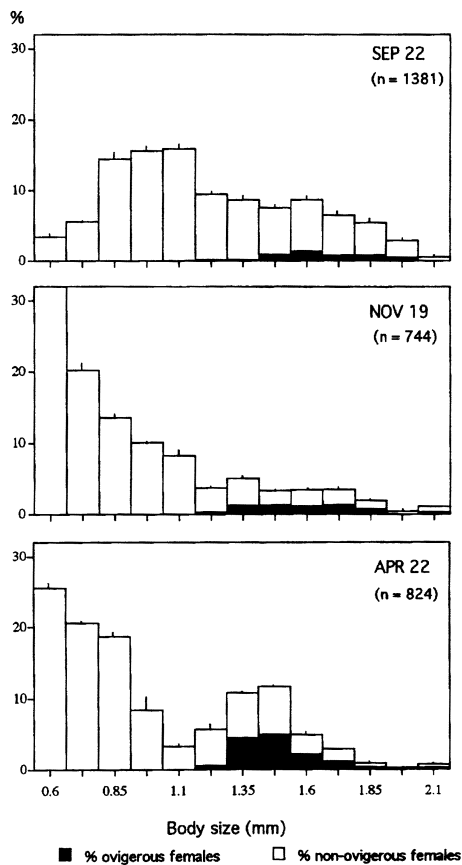


Figure 3. Frequency distributions of *D. longispina* body size for each sampling date.  $n$  = number of measured individuals; size-classes are indicated by the smallest size. Small vertical lines indicate 1 standard deviation expressing variation among the different vertical profiles (four in September and two in November and April).

outside the range of 0.9–1.3 mm. Among males, 5% of the individuals were toothed and they too had body sizes ranging from 1.0 to 1.2 mm. Males were not very frequent (at most 2% of the population) and their size, in our samples, ranged from 0.6 to 1.35 mm. The smallest size classes (0.6–0.7 mm) of both males and females showed sometimes another head shape with a scarcely noticeable dorsal angle, similar to the description given by Brancelj et al., 1996. This morph was, however, extremely rare (<0.1%). In the collections taken in November and April, no toothed specimens were found, but at the end of May, a small proportion

Table 2. Results of several one-way ANOVAs for each collection in the vertical profile. ANOVA table testing for the effect of sampling depth on body size in samples taken at different depths. Kendall's  $\tau$  correlation between mean size and depth is also indicated

Date, hour	Size			
	$F$	D.F.	$p$	$\tau$
21-Sep-91, 17 h.	12.03*	( 8, 435)	$0.2 \cdot 10^{-11}$	0.81*
22-Sep-91, 12 h.	14.65*	( 8, 322)	$0.2 \cdot 10^{-11}$	0.75*
22-Sep-91, 24 h.	22.93*	( 9, 347)	$0.1 \cdot 10^{-11}$	0.85*
23-Sep-91, 12 h.	26.35*	( 8, 393)	$0.2 \cdot 10^{-11}$	1.00*
19-Nov-91, 12 h.	3.22*	(11, 361)	$0.3 \cdot 10^{-4}$	-0.06
19-Nov-91, 24 h.	5.49*	(11, 357)	$0.4 \cdot 10^{-8}$	0.60*
22-Apr-92, 12 h.	6.96*	(10, 396)	$0.4 \cdot 10^{-10}$	0.45*
22-Apr-92, 24 h.	1.02	(10, 361)	0.4	-0.09

\* Significant at the 5% significance level after sequential Bonferroni correction.

of the smallest *Daphnia* individuals (0.6 mm) showed a dorsal angle or very tiny spines.

#### Size structure

The size structure of the population showed important differences among samples taken at different seasons (Figure 3; Table 1). At the end of summer (September), when the population density is high, the proportion of adults is very high but egg production is very low. The mean size at first reproduction (1.5 mm) as well as the mean size of the population are large. The proportion of the smallest size classes (0.6–0.7 mm) was very low. The more productive and less competitive conditions during the mixing periods gave rise to another size structure, with a high fecundity, a high proportion of juveniles and a smaller size at first reproduction. After the autumn overturn (November), the population was predominantly composed of young individuals, with a high proportion of small size classes, and the mean fecundity was higher than in September. Dominance by small individuals was also observed during early spring, but the relative abundance of ovigerous females and the mean brood size was much larger than in the September and November samples.

The vertical distribution of four different size classes are plotted in Figure 4. In all cases large females occurred in deeper waters than juveniles. However, during the day, all size classes clearly avoided the surface on all collection dates. In September, when the lake was stratified, the *Daphnia* population showed a bimodal distribution with peaks at 5 and 10 m of depth. In November and April the *Daphnia* were main-

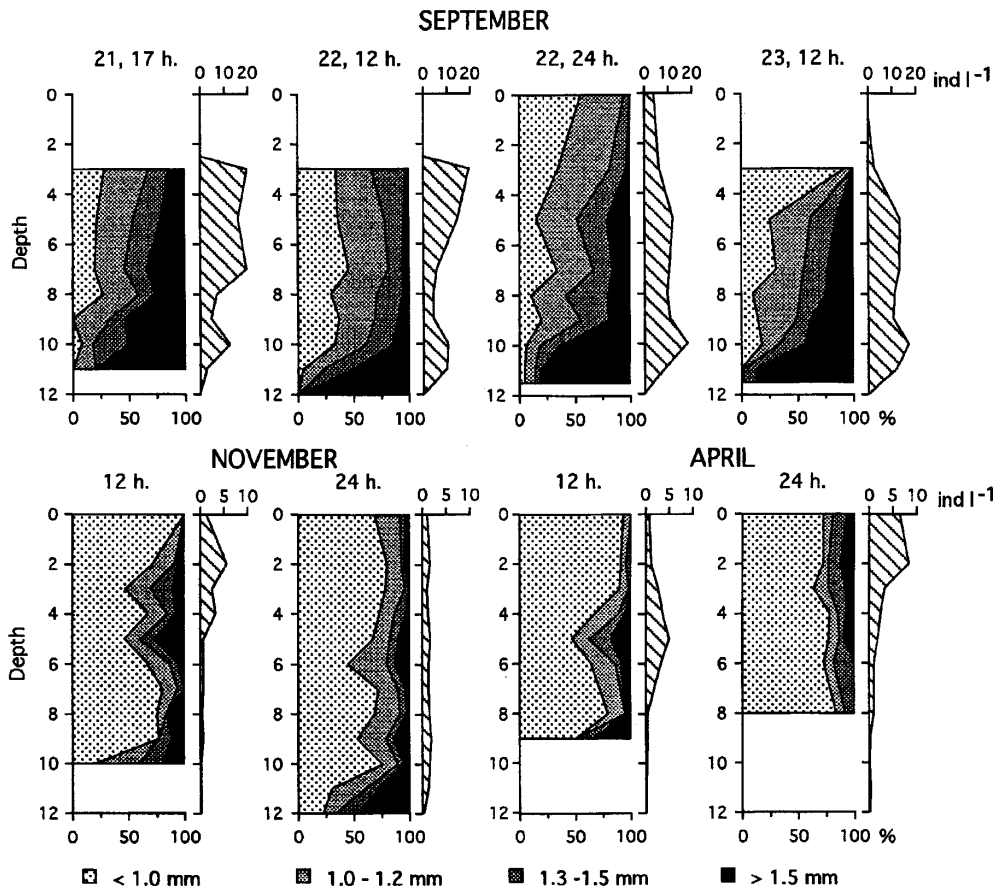


Figure 4. Vertical distribution of four size groups (two for juveniles and two for adults) as relative abundance (%) and of the whole *Daphnia longispina* population as  $\text{ind. l}^{-1}$ . The percentage distribution is not plotted when the total number of individuals was  $< 0.2 \text{ ind. l}^{-1}$ .

ly found in the upper waters. The vertical distribution of size classes showed a strong size gradient in which the larger individuals were found deepest, especially in September. ANOVA analyses (Table 2) revealed a significant effect of depth on the mean size in all collections except at midnight in April. Kendall's  $\tau$  correlations with the same data (Table 2) showed that mean size significantly increased with depth in September, in all vertical surveys. Weather conditions on the two September dates were very different: September 22 was very cloudy after a stormy break during the night and September 23 was very sunny and calm. The correlation between depth and body size was higher during the second day. In April at noon and in November

at night the correlation was also significant, although much smaller than in September.

Figure 5 shows that the gravity centres of the smaller size classes profiles are in general higher in the water column than those of the bigger ones in September samplings. In November and April, the average depth of the different size classes does not differ much, except in November at night. Standard deviations for mean depths (Table 3) are quite similar for all size classes and, as expected, usually higher at night than at noon, with the exception of the midday collection in the cloudy September 22. We have performed a contingency analysis comparing noon and midnight vertical distributions separately for each size class to answer the

Table 3. Results from  $\chi^2$  contingency tests (degrees of freedom in parentheses) testing for a difference in vertical distribution between samples at different times of day, for each size class and for the September 21, 22 and 23, November 19 and April 22 vertical migration surveys. For midday we show the results with the profile taken on a sunny day. The standard deviation (SD) for the depth distributions of individuals of each size class are also indicated. E=Evening, N=Night, D=Day

$\mu\text{m}$	September								November			April		
	$\chi^2$ (8)								$\chi^2$ (11)			$\chi^2$ (10)		
	21-E/22-N	21-E/23-D	22-N/23-D	SD					D	N	D	N		
615–737	11.29	6.03	10.18	2.28	2.09	2.19	2.19	66.76*	2.65	3.12	49.86*	1.97	2.05	
738–860	40.22*	45.10*	12.52	1.95	2.59	3.15	1.92	27.60	2.72	3.35	96.94*	1.89	2.08	
861–983	39.45*	46.49*	16.87	1.88	2.50	3.25	2.16	38.66*	2.38	2.98	81.06*	2.19	2.33	
984–1106	24.11*	36.14*	19.44	2.00	2.19	2.93	1.99	50.95*	2.24	2.88	43.16*	1.89	1.55	
1107–1229	15.58	19.62	-1.98	2.30	2.95	2.62	1.98	30.23*	2.05	3.44	16.56	0.95	2.33	
1230–1352	18.44	22.51	13.94	2.59	2.52	2.57	1.70	15.56	2.82	2.98	42.81*	1.72	2.96	
1353–1475	-38.01	27.87*	13.69	2.39	2.73	2.23	2.54	27.15	1.39	2.83	31.73*	0.86	3.14	
1476–1598	16.75	11.15	-0.32	2.64	3.16	2.09	2.67	15.01	0.71	4.23	34.34*	1.42	1.42	
1599–2152	50.85*	57.84*	44.12*	2.21	2.53	1.78	1.68	29.13*	2.37	2.67	33.62*	1.28	1.19	

\* Significant at the 5% significance level after sequential Bonferroni correction.

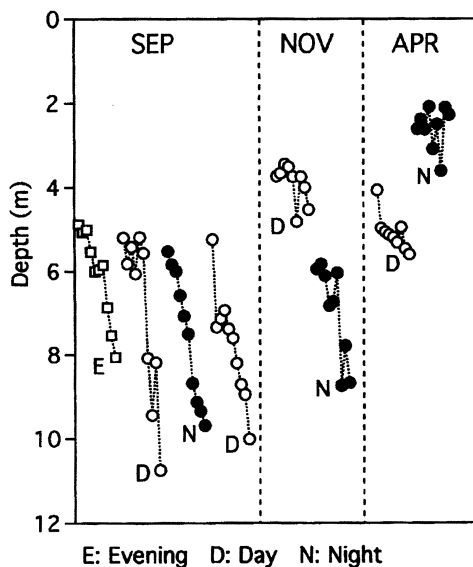


Figure 5. Mean vertical positions of the different size classes of *D. longispina* ordered for each diel collection from the smallest to the largest size-class. Size classes of 122  $\mu\text{m}$  intervals, beginning at 0.6 mm, with the last one grouping all individuals > 1.7 mm for September and > 1.6 mm for the other months. The standard deviations of the plotted means are indicated in Table 3.

question whether or not our data demonstrate vertical migration (Table 3). In September, the evening distribution was significantly different from that of noon and midnight for many size classes, whereas midday

and midnight distributions did not show significant differences except for the largest size class. The smallest size class never showed significant differences between day and night samples. In November many size classes showed significant differences between day and night profiles, including the smallest class; the only exceptions were in the size classes with a low number of individuals. In April all size classes showed significant differences, with the only exception being a size class of low density (Figure 3).

The pattern of vertical migration is clearly dissimilar on the different dates as shown by the mean vertical positions of the different size-classes plotted in Figure 6 and the total densities in Figure 4. On April 22 a typical nocturnal migration pattern was shown by all size classes, with the midday population located between 3–6 m of depth, and with the animals migrating to 0–2 m at midnight. The peak of the population at night was at 2 m, the depth showing the maximal temperature gradient. During the day the highest densities were found at 5 and 6 m. On the other dates, the range of the depths occupied by the population was larger. The pattern of migration corresponds to twilight migration in September and reversed migration (nocturnal descent) in November (Figure 5, Table 3). Figure 6 shows that the differences in migration patterns are even more clear when only ovigerous females are considered. These patterns may of course be the result of a mixed assemblage of individuals with different migratory behaviours. The September pattern is the most difficult to interpret since the population showed a bimodal distribution (Figure 4). Added variation due



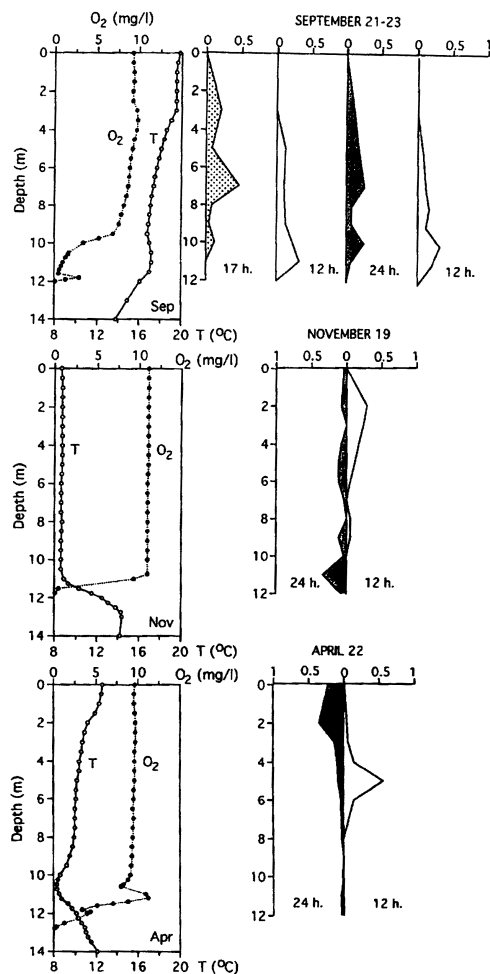


Figure 6. Depth distribution of ovigerous females (relative abundance, %) on the different sampling dates and times. For each date, the vertical distribution of temperature (T) and oxygen ( $O_2$ ) is also shown in the left side.

to weather conditions must also be considered: on the cloudy and stormy September 22 most size classes had mean depths around 5–6 m, whereas on September 23 only the smallest individuals remained in these layers and the other size classes migrated to deeper water (Figures 4 and 5). Likewise, when the depth distribution during daytime on the different collection dates are compared, we can observe that in September, when light penetration was high (see Table 1), the mean depth of the population (see Figure 5) was much deeper than

in November and April, when light penetration was low.

### Discussion

Our results show that in the *D. longispina* population of El Tobar, there is a considerable among-date and among-depth variation in size structure, fecundity and migration behavior, but that morphology does not vary much. The same *Daphnia* population was analyzed genetically by using electrophoretic analysis of isoenzymes and it was shown that 'clonal' frequencies (composite electromorphs of alleles at the AO, PGM and PGI loci) were very variable. Although only three loci were studied, allele frequencies at non selective loci may remain associated with alleles at loci that are more related to clonal fitness, because recombination between clones is infrequent in this parthenogenetic population. As a result those allozyme loci can be used as markers. Although we are unable to differentiate morphologically between animals that belong to different clonal groups, the data presented here are from field collections taken simultaneously with those analysed in King et al. (1995) and King & Miracle (1995). In September there were two dominant and equally abundant 'clones' (we will use clone to designate the above mentioned composite electromorph) that together made up about 55% of the population. These clones were segregated vertically, with one clone occurring in the upper waters (density peak at about 5 m) and the other in deeper waters (density peak at about 10 m) showing different diel migration patterns. After autumn overturn, in November, the deep clone almost disappeared and the superficial clone became dominant, constituting 53% of the population. In April 1992, clonal diversity had increased considerably and the population was dominated by different clones than those found in September and November 1991. The higher genetic distance between the April population and the September and November populations is in agreement with differences in population characteristics (Table 1) and in migration patterns. In an experimental study, De Meester (1995) showed that in *D. magna*, genotypes with different phototactic behaviour also differed in life history traits.

From Figures 3 and 6 and Table 1, it is evident that changes in median size and size at maturity do not conform with inverse relations of body size with temperature. Other factors such as size-selective predation must therefore be involved. It has been experimentally

demonstrated that invertebrate and fish predation pressure (Cerny & Bytel, 1991; Macháček, 1991; Mumm, 1997) are important factors controlling the size structure of *Daphnia* populations. This is not only due to the removal of selected size classes, but also because the presence of predators induces a phenotypic shift in body size. This has also been reported from field studies comparing lakes with different predator pressures (Gliwicz & Boavida, 1996). Unfortunately, we have only indirect information on fish and invertebrate predation on *Daphnia* in lake El Tobar. *Chaoborus* larvae are abundant in the lake in September and November, and they were caught in net samples as well as in Van Dorn and Patalas samples. It is also known that the lake contains a considerable population of young-of-the-year fish (from several cyprinid species and trout) at certain times of the year (Elvira, B., pers. com.).

The toothed summer form observed in lake El Tobar indicates that the *D. longispina* may be responding to *Chaoborus* predation, since neck teeth have been experimentally induced in other species (*D. pulex*, Havel, 1985; *D. hyalina* Brancelj et al., 1996). A form very similar to that of El Tobar was reported and drawn by Smyly (1955), who named it a 'minnehaha' form of *D. longispina*, since this was the name given to the toothed form of *D. pulex* (*D. pulex minnehaha*, Herrik). However, the neck teeth of *D. pulex* (see Havel, 1985) and *D. rosea* (Negrea, 1983) are somewhat differently located, more in the neck than in the dorsal side of the head as is the case in *D. longispina* (Figure 2) and *D. hyalina* (Brancelj et al., 1996). In the past, spined morphs were not known to be induced by the presence of *Chaoborus* and were described as different varieties (Gurney, 1923; Johnson, 1952), i.e. *D. hyalina var jurassica* and *D. lacustris var vicinia*, the latter probably being a synonym of *D. longispina*. Smyly (1955) commented that the toothed form of *D. longispina* was only found in young individuals and during summer. Christie (1983) obtained clones from toothed as well as round headed forms, and mentioned that they were 'similar to *D. longispina*'. He concluded that they should be genetically different because neonates of toothed forms maintained distinct head shapes and differed in other characteristics (e. g. body size) compared to round headed forms. Our results showed that in September, when toothed forms were found, most neonates were large and the overall size distribution showed a clear trend toward a larger body size compared with the other sampling dates (Figure 3). The relatively high percentage of adults and low fecundity in September (Table 1) can be explained by a reduction

of food availability in the crowded late summer waters. At this time, large eggs and large neonates are expected, since fitness increases with size at birth under food stress (Tessier & Consolatti, 1989). However, experimental results from these and other authors (Tillmann & Lampert, 1984) have shown that for some species of *Daphnia*, size at maturity may become smaller under low food conditions. The observed larger size at maturity in September is therefore likely to be an induced response to *Chaoborus* predation. The data in Lake El Tobar agree with the conclusions of models for optimal resource allocation to growth and reproduction in *Daphnia* (Gabriel & Taylor, 1991) predicting that invertebrate predation selection leads to a delayed age at first reproduction, and that this delay is increased when food is limiting.

Although the larger body size in September and the presence of toothed individuals may reflect a response to *Chaoborus* predation, the animals may at the same time be responding to visual predation of young-of-the-year fish. At this time there is a consistent and strong tendency for an increase in body size with increasing depth (Figure 4). A similar size structure of *Daphnia* populations along the vertical profile has been observed in other lakes (e.g. Wright et al., 1980; Salonen & Lehtovaara, 1992; Brancelj & Blejec, 1994) and is attributed to fish predation.

In lake El Tobar, thermal stratification is very strong in summer and light penetrates deep into the water column. Food resources for *Daphnia* are also stratified, with food concentrations being highest at the thermocline and especially near the oxicle. At the oxicle at the end of summer, there is a slight conductivity increase and a small temperature inversion, thus temperature remains quite high (Figure 6). In September, *Daphnia* showed a peak near the oxicle, consisting mainly of adults (Figure 4). This may suggest that this water layer does not meet juvenile requirements most probably because of the low oxygen concentrations (Figure 6). Vertical migration could be additionally selected in this case to have the offspring born in more oxygenated waters. Keen (1981) reported that the vertical migration of females bearing eggs in late stages of development into warmer waters at night causes a marked periodicity in the release of neonates in these warmer surface waters. In El Tobar also, neonate release might be stimulated when migrating to slightly warmer, but considerably more oxygenated water. The pattern of vertical migration in September is difficult to interpret because it shows a bimodal distribution involving a vertical segregation of at least

two main genotypes, one migrating mainly in the epilimnion and the other migrating from the oxycline to the metalimnion (King & Miracle, 1995). Our results suggest an asynchronous migration, but with a fraction of the populations in the different strata exhibiting twilight migration (Figures 5 and 6, Table 3). In late summer, when nights become longer, twilight migration seems to be the optimum behaviour to minimize overlap with both *Chaoborus* and visual predators (Salonen & Lehtovaara, 1992).

After autumn overturn, gradients of temperature and oxygen were deeper and sharper, and the lake was isothermal and saturated with oxygen in the upper 12 m. The November *Daphnia* population is genetically less diverse and much reduced in density compared to the situation in September. The diel vertical distribution suggests a reverse migration that could be attributed to non-visual predation (Ohman, 1990). *Chaoborus* larvae were still found in the plankton samples, whereas light penetration had substantially decreased (Table 1), and predation pressure by visual predators is expected to have been reduced because of high mortality rates among young-of-the-year-fish and changes on their feeding habits. Although toothed morphs were not found, this could be due to the fact that the induction may be temperature dependent or because the spine-inducible genotypes have been replaced. *D. pulex* requires temperatures above 10 °C to form spined morphs (Havel, 1985) and in El Tobar November temperatures were below this value in the mixolimnion (i.e. 8.6 °C, Figure 6). If predation pressure by visual predators is reduced for *Daphnia*, but not for *Chaoborus*, *Daphnia* could avoid *Chaoborus* by reverse migration, as *Chaoborus* maintains its nocturnal migration. Morphological or size-related characters to *Chaoborus* predation are then not so important since the behavioural predator avoidance by reverse migration is not constrained.

At the end of April, an incipient thermocline is already established around 2 m and transparency is low. Food availability is concentrated in the upper layers, and so is the *Daphnia* population. We did not observe predacious *Chaoborus* instars in the plankton samples. At this time a typical nocturnal vertical migration is displayed by all size classes. The amplitude of this migration is small (Figures 4, 5 and 6), which may be the result of a compromise involving the avoidance of fish fry while trying to maximize the intake of resources. The downward ordination of the daytime mean depth according to size (Figure 5) agrees with this interpretation.

The pattern of migration is more pronounced in ovigerous females than in non-ovigerous females (Figure 6). This has also been reported by Brancelj & Blejec (1994) who observed greater migrating amplitudes in ovigerous females when compared to immature and to females without ova.

Although we have interpreted our observations as indicating a twilight migration, inverse migration or nocturnal migration depending on sampling date, in all cases part of the population may exhibit a different behaviour. This is especially evident in September. Also on the other dates, however; some individuals apparently migrated in a different pattern from the bulk of the population. The persistence of this variability may be important in allowing this *D. longispina* to cope with seasonal changes. The hypothesis put forward by De Meester (1994a) that *Daphnia* genotypes with different vertical behaviour and/or migration behaviour may coexist in natural populations, agrees with our results on the *Daphnia* population of Lake El Tobar, known to be clonally diverse.

#### Acknowledgements

We are very grateful to Luc De Meester and an anonymous reviewer for critically reading the manuscript and making valuable comments and language corrections. This study was supported by DGICYT grant NT89-1124.

#### References

- Alonso, M., 1996. Crustacea, Branchiopoda. In Fauna Ibérica, vol. 7. Ramos, M. A. (ed.), Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid. 486 pp.
- Brancelj, A. & A. Blejec, 1994. Diurnal vertical migration of *Daphnia hyalina* Leydig, 1860 (Crustacea: Cladocera) in lake Bled (Slovenia) in relation to temperature and predation. *Hydrobiologia* 284: 125–136.
- Brancelj, A., T. Celhar & M. Sisko, 1996. Four different head shapes in *Daphnia hyalina* (Leydig) induced by the presence of larvae of *Chaoborus flavicans* (Meigen). *Hydrobiologia* 339: 37–45.
- Cerny, M. & J. Bytel, 1991. Density and size distribution of *Daphnia* populations at different fish predation levels. *Hydrobiologia* 225: 199–208.
- Christie, P., 1983. A taxonomic reappraisal of the *Daphnia hyalina* complex (Crustacea, Cladocera): An experimental and ecological approach. *J. Zool.* 199: 75–100.
- De Meester, L., 1993. The vertical distribution of *Daphnia magna* genotypes selected for different phototactic behaviour: Outdoor experiments. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 39: 137–155.

- De Meester, L., 1994a. Habitat partitioning in *Daphnia*: Coexistence of *Daphnia magna* clones differing in phototactic behaviour. In Beaumont, A. R. (ed.), Genetics and Evolution of Aquatic Organisms. Chapman & Hall. London.: 323–335.
- De Meester, L., 1994b. Life histories and habitat selection in *Daphnia*: Divergent lifehistories in *Daphnia magna* clones differing in phototactic behaviour. *Oecologia* 97: 333–341.
- De Meester, L., 1995. Life history characteristics of *Daphnia magna* clones differing in phototactic behaviour. *Hydrobiologia* 307: 167–175.
- DeMott, W. R., 1995. The influence of prey hardness on *Daphnia*'s selectivity for large prey. *Hydrobiologia* 307: 127–138.
- Flösser, D. & K. Kraus, 1986. On the taxonomy of the *Daphnia hyalina-galeata* complex (Crustacea; Cladocera). *Hydrobiologia* 137: 97–115.
- Gabriel, W. & E. Taylor. 1991. Optimal resource allocation in cladocerans. *Verh. int. Limnol.* 24: 2784–2787.
- Glagolev, S. M., 1986. Species composition of *Daphnia* in Lake Glubokoe with notes on the taxonomy and geographical distribution of some species. *Hydrobiologia* 141: 55–82.
- Gliwicz, Z. M. & J. M. Boavida, 1996. Clutch size and body size at first reproduction in *Daphnia pulicaria* at different levels of food and predation. *J. Plankton Res.* 18: 863–880.
- Gumey, R., 1923. The Crustacean plankton of the English Lake District. *J. Linn. Soc. Zool.* 35: 411–447.
- Hall, D. J., S. T. Threlkeld, C. W. Burns & P. H. Crowley, 1976. The size-efficiency hypothesis and the size structure of zooplankton communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7: 177–208.
- Havel, J. E., 1985. Cyclomorphosis of *Daphnia pulex* spined morphs. *Limnol. Oceanogr.* 30: 853–861.
- Havel, J. E. & S. I. Dodson, 1984. *Chaoborus* predation on typical and spined morphs of *Daphnia pulex*; Behavioral observations. *Limnol. Oceanogr.* 29: 487–494.
- Hrbáček, J., 1987. Systematics and biogeography of *Daphnia* species in the northern temperate regions. In Peters, R. H. & R. de Bernardi (eds), *Daphnia*. Mem. Ist. ital. Idrobiol. 45: 37–76.
- Johnson, D. S., 1952. The British species of the genus *Daphnia* (Crustacea, Cladocera). *Proc. zool. Soc. Lond.* 122: 435–462.
- Keen, R., 1981. Vertical migration, hatching rates, and distribution of eggs stages in freshwater zooplankton. *J. Therm. Biol.* 6: 349–351.
- King, C. E. & M. R. Miracle, 1995. Diel vertical migration by *Daphnia longispina* in a Spanish lake: Genetic sources of distributional variation. *Limnol. Oceanogr.* 40: 226–231.
- King, C. E., M. R. Miracle & E. Vicente, 1995. Large Hardy-Weinberg equilibrium deviations in the *Daphnia longispina* of Lake El Tobar. *Hydrobiologia* 307: 15–23.
- Lampert, W., 1988. The relative importance of food limitation and predation in the seasonal cycle of two *Daphnia* species. *Verh. int. Ver. Limnol.* 23: 713–718.
- Macháček, J., 1991. Indirect effect of planktivorous fish on the growth and reproduction of *Daphnia galeata*. *Hydrobiologia* 225: 193–197.
- Margalef, R., 1953. Los crustáceos de las aguas continentales ibéricas. Inst. Forestal de Investigaciones y Experiencias, Madrid, 243 pp.
- Margaritora, F., 1985. Cladocera. In Fauna de Italia. Edizioni Calderini, Bologna, 399 pp.
- Miracle, M. R., 1978. Composición específica de las comunidades zooplantónicas de 153 lagos de los Pirineos y su interés biogeográfico. *Oecol. Aquat.* 3: 167–191.
- Miracle, M. R., J. Armengol-Díaz & M. J. Dasí, 1993. Extreme meromixis determines strong differential planktonic vertical distributions. *Verh. int. Ver. Limnol.* 25: 705–710.
- Mumm, H., 1997. Effects of competitors and *Chaoborus* predation on the cladocerans of a eutrophic lake: an enclosure study. *Hydrobiologia* 360: 253–264.
- Negrea, S., 1983. Sur les populations de *Daphnia galeata* sars, 1864 et *Daphnia rosea* sars, 1862 (Cladocera, Daphniidae) de Roumanie. *Hydrobiologia* 18: 77–92.
- Ohman, D. M., 1990. The demographic benefits of diel vertical migration by zooplankton. *Ecol. Monogr.* 60: 257–281.
- Pejler, B., 1973. On the taxonomy of limnoplanktic *Daphnia* species in Northern Sweden. *Zoon.* 1: 23–27.
- Salonen, K. & A. Lehtovaara, 1992. Migrations of haemoglobin-rich *Daphnia longispina* in a small, steeply stratified, humid lake with an anoxic hypolimnion. *Hydrobiologia* 229: 271–288.
- Smyly, W. J. P., 1955. A 'minnehaha' form of *Daphnia longispina* O. F. Müller. *J. Quekett Micr. Cl.*, ser. 4, 4: 217.
- Spaak, P. & J. R. Hoekstra, 1993. Clonal structure of the *Daphnia* population in lake Maarsseveen: Its implications for diel vertical migration. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 39: 157–165.
- Tessier, A. J. & N. L. Consolatti, 1989. Variation in offspring size in *Daphnia* and consequences for individual fitness. *Oikos* 56: 269–276.
- Tillmann, U. & W. Lampert, 1984. Competitive ability of differently sized *Daphnia* species: An experimental test. *Freshwat. Ecol.* 2: 311–323.
- Vicente, E., A. Camacho & M. A. Rodrigo, 1993. Morphometry and physicochemistry of the crenogenic meromictic lake El Tobar (Spain). *Verh. int. Ver. Limnol.* 25: 698–704.
- Weider, L. J., 1984. Spatial heterogeneity of *Daphnia* genotypes: Vertical migration and habitat partitioning. *Limnol. Oceanogr.* 29: 225–235.
- Wright, D., W. J. O'Brien & G. L. Vinyard, 1980. Adaptive value of vertical migration: A simulation model argument for the predation hypothesis. In W. C. Kerfoot (ed.), Evolution and Ecology of Zooplankton Communities. The University Press of New England, Hanover (N.H.): 111–121.



## Cladoceran assemblages in a mineralization gradient

Loles Boronat, Maria R. Miracle & Xavier Armengol

Departament de Microbiologia i Ecologia, Universitat de València, 46100 Burjassot, Valencia, Spain

E-mail: dboronat@uv.es miracle@uv.es armengol@uv.es

**Key words:** littoral cladocera, temporary waters, salinity, hardness, diversity, multivariate analyses

### Abstract

Cladoceran assemblages were studied in littoral samples from 44 water bodies in Central Spain, showing great differences in salinity and permanence of water. Principal component analyses (PCA) were performed with data on cladoceran relative abundances to identify the main groups of species. Five main groups of species were found, defining the following types of environments: (I) Small but deep hard water lakes (II) permanent but shallow hard water lakes fed by surface springs, rich in macrophytes (III) ephemeral and shallow soft waters lakes (IV) subsaline and hyposaline lakes in their lower range, specially the permanent ones and (V) saline lakes (salinities  $>6$  mg l<sup>-1</sup>) subject to short or long periods of dryness. The main species constituting these groups were: Group (I): *Acroperus neglectus*, *Alona guttata*, *Pleuroxus truncatus*, *Daphnia longispina*; group II: *Phrixura leei*, *Latonura rectirostris*, *Eurycercus lamellatus*; *Alonella excisa*, *Daphnia pulicaria*; group III: *Ephemeroporus phintonicus*, *Macrothrix rosea*, *Moina micrura*; group IV: *Alona rectangula*, *Ceriodaphnia reticulata*, *Tetrocephala ambigua*, *Diaphanosoma mongolianum*; group V: *Alona salina*, *Pleuroxus letourneuxi*, *Dunhevedia crassa*, *Moina brachiata*, *Daphnia magna* and *Daphnia mediterranea*. Sample scores from PCA extracted from the correlation matrix of cladoceran proportions were correlated with limnological measurements. Significant correlations with salinity, alkalinity anions and cations indicate that salinity is an important factor in the distribution of the species. However, species assemblages also reflect other factors, such as temporality and littoral development.

### Introduction

Cladocerans constitute a diverse group that can be found in very different environmental conditions and they have been considered good indicators of these conditions. Moreover identifiable remains, especially of littoral cladocerans, are preserved in sediments, and considerable effort has been devoted to use species assemblages of these organisms as proxy data to infer past environmental conditions (Frey, 1960; Hann, 1989). Many studies have been carried out to try and correlate recent cladoceran assemblages to lake types and to provide further confirmation of the value of Cladocera as indicators of a variety of environmental conditions, including anthropogenic impacts (e.g. Whitesite, 1970; Lim et al., 1984; Duigan & Kovach, 1994). The idea is that this can then be used to assess water quality, conservation state or to infer past lake environments.

The aim of the present paper is to contribute to the studies on the relationships between physical and

chemical factors and cladoceran species composition, in order to identify the most important environmental variables that can be highlighted through the analysis of the cladoceran associations. In a limnological survey studying 44 water bodies from Castilla-La Mancha (central Spain), relative abundances of cladoceran species together with an important array of environmental factors were examined from littoral samples. In this area, we found water bodies with very heterogeneous characteristics, ranging from ephemeral to permanent and from fresh to saline waters. This work is centred in the typification of cladoceran assemblages in these lakes using multivariate statistical methods. Since the major gradient of abiotic heterogeneity in the study lakes is salinity, the present paper provides mainly information on the relationship between salinity and the cladoceran fauna. It also assesses the possible existence of ubiquitous species and determines the range of their occurrence in the salinity gradient. In addition, our results suggest that cladoceran abundance patterns are useful in

Table 1. Limnological variables taken in spring and autumn samples. (–) Indicates a dry water body at the sampling date, (\*) indicates missing data, (\*\*) indicates lakes receiving sewage and data within parenthesis indicate samples without cladocerans. Names in bold indicate permanent water. Data from Vicente et al. (1998)

Water body	Altitude depth		Spring					Autumn				
	(m)	(m)	T (°C)	O <sub>2</sub> mg/l	Cond. mS/cm	Salin g/l	pH	T (°C)	O <sub>2</sub> mg/l	Cond. mS/cm	Salin g/l	pH
<b>1 Somolinos</b>	1250	7.8	12.7	11.1	0.4	0.4	8.3	11.4	9.8	0.4	0.4	8.3
<b>2 Marquesado</b>	1360	5.1	11.9	11.5	0.5	0.5	8.2	13.1	11.0	0.4	0.4	8.3
<b>3 La Llana</b>	1000	6.0	17.1	10.6	0.5	0.5	8.4	*	*	*	*	*
<b>4 Cardenillas</b>	1000	11.0	17.8	14.9	0.5	0.5	8.5	19.3	6.4	0.4	0.4	8.7
<b>5 La Parra</b>	1000	16.0	16.4	9.0	0.5	0.5	8.4	18.5	8.9	0.4	0.4	8.4
<b>6 El Tejo</b>	1000	27.0	14.0	10.6	0.5	0.5	8.9	12.5	8.8	0.5	0.5	8.9
<b>7 La Cruz</b>	1000	22.0	16.3	10.9	0.5	0.5	9.1	12.1	8.6	0.5	0.5	8.9
<b>8 Taravilla</b>	1140	11.1	13.5	10.9	0.6	0.5	8.1	16.2	7.7	0.5	0.5	8.2
<b>9 El Tobar</b>	1170	19.5	13.4	10.3	0.5	0.4	8.2	14.0	8.2	0.6	0.5	8.4
<b>10 Tobar Chico</b>	1165	2.0	12.7	10.5	0.6	0.4	8.1	*	*	*	*	*
<b>11 Lagunillo del Tejo</b>	1000	11.0	12.8	9.7	0.6	0.5	9.4	19.4	4.9	0.6	0.5	9.3
<b>12 Arquillo</b>	1000	6.8	16.6	10.9	0.6	0.5	8.1	14.3	8.1	0.5	0.5	8.1
<b>13 Ojos de Villaverde</b>	980	0.8	18.4	5.5	0.7	0.5	7.9	15.4	15.2	0.6	0.6	8.2
14 Beleña Chica	950	0.9	19.0	6.9	0.1	0.1	7.5	–	–	–	–	–
15 Beleña Grande	950	0.8	17.6	6.3	0.1	0.1	6.9	17.6	13.1	0.1	0.1	10.1
16 La Seca	1000	2.5	13.9	12.0	0.6	–	8.2	–	–	–	–	–
<b>17 Lagunillo Cardenillas</b>	1000	5.0	19.7	9.1	1.6	1.2	8.6	*	*	*	*	*
<b>18 Alboraj</b>	590	3.2	24.1	11.7	3.1	2.5	7.8	17.3	3.8	3.4	2.7	7.5
<b>19 Villafranca Chica</b>	645	1.8	22.7	17.0	4.1	4.2	9.8	13.6	8.0	4.3	4.0	7.7
<b>20 El Taray</b>	649	1.6	19.9	11.8	4.7	3.8	7.7	11.1	8.6	5.1	5.6	8.0
<b>21 Villafranca Grande</b>	645	2.3	22.3	12.0	5.8	5.7	9.4	14.1	7.5	8.3	8.1	7.6
22 Posadilla	640	0.9	21.4	3.0	0.9	0.8	8.4	9.8	13.1	3.1	2.7	9.8
23 Cordovilla	530	0.2	18.5	11.4	4.4	3.3	7.6	16.7	9.2	4.3	3.3	7.7
24 Retamar	657	1.3	20.3	9.7	3.4	2.7	9.1	9.2	10.8	7.1	5.9	9.4
25 Alcahozo Chico	665	0.3	14.5	*	3.7	–	–	–	–	–	–	–
26 El Hito	830	0.6	15.6	12.8	5.0	6.1	9.8	(17.6	12.9	11.2	9.1	8.9)
27 La Sal	645	1.2	15.2	10.8	5.6	6.8	9.1	14.2	7.7	13.8	11.9	7.8
28 Pedro Muñoz (**)	638	1.0	22.9	7.1	6.9	6.9	8.2	10.5	16.4	9.5	8.0	8.9
29 Manjavacas (**)	680	0.6	17.4	9.1	5.9	5.4	8.3	9.9	9.4	9.7	9.5	8.3
30 Navalafuente	666	0.1	28.4	13.7	7.1	6.6	9.2	–	–	–	–	–
31 Dehesilla	690	0.2	23.4	17.1	9.3	9.1	9.8	15.1	13.4	7.2	5.5	8.6
32 Sancho Gómez	690	0.4	22.9	13.3	10.0	9.4	9.9	15.0	10.6	11.0	9.7	8.4
33 Petrola (**)	860	0.7	23.1	13.0	11.8	11.1	9.3	15.2	9.0	10.0	9.8	8.7
34 Inesperada (**)	620	0.5	20.0	10.3	11.6	10.3	10.0	8.2	7.8	13.8	13.2	8.7
35 Las Yeguas	638	1.1	23.9	22.8	15.4	15.5	9.2	(11.1	5.9	45.6	46.9	8.7)
36 Altillo II	680	0.1	17.7	10.7	15.8	13.1	9.3	–	–	–	–	–
37 Albardiosa	660	0.3	20.4	11.3	18.8	13.5	10.2	–	–	–	–	–
38 Cno. de Villafranca (**)	638	0.4	24.7	7.5	23.3	32.7	8.4	(11.7	0.2	69.6	107.6	8.7)
39 Altillo I	680	0.1	18.8	12.8	26.8	18.4	9.6	–	–	–	–	–
40 Alcahozo	665	0.4	13.8	11.0	27.5	31.1	9.5	10.8	12.6	44.4	60.2	9.1
41 El Longar (**)	680	0.5	15.5	11.8	35.7	38.2	9.1	(15.5	5.2	28.3	23.0	8.6)
42 Salicor	668	0.2	14.9	8.2	39.6	41.8	9.4	(9.5	5.9	57.5	98.9	8.3)
43 Tirez	650	0.4	19.6	9.5	72.3	100.5	8.7	(14.3	8.3	72.9	132.3	8.4)
44 Peñahueca	650	0.7	(12.8	8.7	63.0	76.6	7.6)	16.5	5.4	104.4	207.7	7.7

the characterisation of other features, such as water temporality and macrophyte development.

### Study site

The study water bodies are distributed throughout the region of Castilla-La Mancha, in the southern half of the Spanish central plateau and a small portion of the Iberian mountain ranges, adjacent to the eastern boundary of this tableland, with the watershed to the tableland side. There are two main types of lakes in this study: (1) Freshwater lakes of karstic origin in the calcareous mountain ranges of the Iberian System, most of them around 1000 m of altitude and with a subhumid climate, usually relatively small and deep, and (2) saline lakes in the endorheic tableland, around 650 m of altitude and with a semiarid climate, usually larger and very shallow (Table 1). Among both types of lakes, permanent as well as ephemeral waters are found. A total of 44 water bodies belonging to 26 different wetlands were studied covering different environmental conditions, which are recorded in Vicente et al. (1998). Freshwater lakes are all bicarbonated hard waters (alkalinity  $\gg$   $\text{Cl}^- > \text{SO}_4^{2-}$ , with  $\text{Ca}^{2+}$ , or  $\text{Mg}^{2+}$ , the major cation) of karstic origin, except for two ephemeral sites (big and small Beleña, sites 14 and 15) which are soft waters in a siliceous sandy substrate and originated through lack of drainage of flat land. Subsaline lakes form a heterogeneous group: Lagunillo Cardenillas (site 17) is a karstic doline in a dolomitic substrate, with bicarbonated magnesian waters, Alboraj (site 18) also is of karstic origin, but in a gypsum rich substrate, its major ions are sulphate and  $\text{Ca}^{2+}$  and the ephemeral Posadilla (site 22) is of volcanic origin and has bicarbonated sodic water. Hyposaline lakes have sulphated chlorurated waters with the main cation  $\text{Mg}^{2+}$ , and less frequently  $\text{Ca}^{2+}$ , but with a higher proportion of alkaline earth cations. In half of the meso-hypersaline lakes,  $\text{Mg}^{2+}$  is still the most important cation, whereas in the other half,  $\text{Na}^+$  and  $\text{K}^+$  are the main cations and in most of them  $\text{Cl}^-$  is more important than  $\text{SO}_4^{2-}$ , especially in autumn.

Most of the endorheic water bodies in the high plateau are subject to severe anthropogenic impacts, such as sewage water discharges and increased dryness due to water table over-exploitation.

### Material and methods

Cladoceran samples were collected from representative environments in the littoral of each water body in spring (April–May 1997) and autumn (October–November 1997), using a hand net with a 75  $\mu\text{m}$  mesh. On each sampling date, at least two samples were taken in the most homogeneous lakes, and a higher number in more heterogeneous lakes. The net was moved over the substrate and throughout the vegetation for three minutes, approximately. Samples were fixed with 4% formaldehyde solution. All the cladocerans and other crustaceans were identified and counted in the laboratory using an inverted microscope. The results of the collections from different zones of the lakes were pooled together. Data, expressed as the proportion of the different cladoceran species from the total cladoceran densities, were transformed (arcsine of square root of the proportion), and Principal Component Analyses (standardised PCA without rotation) were performed with SPSS for windows (version 6.1.3). Detrended correspondence analyses (DCA) using MVSP (Kovach, 1993) were also carried out with the same data. However, the results of this analysis are not given since PCA was more ecologically informative.

The study was part of a survey performed to provide scientific support to a Natural Resources Management Plan (P.O.R.N.). At every sampling site, some physical and chemical parameters (Temperature, Oxygen, Conductivity, pH, Eh and Secchi depth) were measured. Water samples were also collected for chemical and biological analysis, including mineralisation (alkalinity, hardness,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$  and silica), nutrients ( $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{NH}_3$ ,  $\text{NO}_2^-$ ,  $\text{NO}_3^-$ , SRP and TP), organic matter, suspended solids, BDO, total aerobic bacterial counts and chlorophyll *a*. These data can be found in Vicente et al. (1998) and were used here in a Linear Correlation Analysis with the sample scores obtained from the above mentioned PCA.

### Results

#### Environmental parameters

Salinity, conductivity and other *in situ* measurements taken in the different water bodies during the spring and autumn samplings are detailed in Table 1. The water bodies ranged in conductivity from 0.1 to 104 mS

$\text{cm}^{-1}$  and are ordered according to water permanency and increasing conductivity. The saline lakes tend to increase in conductivity from spring to autumn, particularly the ones not receiving domestic sewage. Those lakes receiving sewage are indicated in Table 1 and in a few cases this is also evident from the low oxygen concentration. However, since all measurements were done during late morning–afternoon, oxygen is generally high due to photosynthetic activity of dense phytoplankton populations.

The lakes have been grouped (Table 2) according to Hammer et al. (1983) as freshwater ( $<0.5 \text{ g l}^{-1}$ ), subsaline ( $0.5\text{--}3 \text{ g l}^{-1}$ ), hyposaline ( $3\text{--}20 \text{ g l}^{-1}$ ), mesosaline ( $20\text{--}50 \text{ g l}^{-1}$ ) and hypersaline ( $>50 \text{ g l}^{-1}$ ). Salinity values are the sum of the ionic composition of the eight major ions. In order to match our results on species distributions, hyposaline waters have been further subdivided in two types: low-level ( $3\text{--}6 \text{ g l}^{-1}$ ) and high level ( $6\text{--}20 \text{ g l}^{-1}$ ) hyposaline. The classification is based on the spring values as advised by saline lake experts (Hammer, 1986; Hammer et al., 1990), but we took the autumn concentrations into account in those lakes with high saline fluctuations.

#### *Species richness*

In this study, 45 cladoceran species were found, including both littoral and pelagic taxa. Their relative abundance in littoral samples from the different water bodies, grouped as permanent and ephemeral and ordered by increasing conductivity, are shown in Table 2.

Our results show a significant negative relationship between species richness and salinity (Fig. 2), as described in several works (Hammer, 1986; Metz and Forró, 1989). However our data, considered as a single faunal group, does not conform well to Hammer's model and agree more closely with Williams et al. (1990) findings, which stresses the importance of the scale or the salinity range over which observations are considered. In Fig. 2 we recognise this trend in the high salinity range, but it can also be seen that there was a high variability in the number of species in fresh water bodies of similar conductivities, as well as lower species richness in subsaline water bodies in comparison to hyposaline ones, especially if they were permanent. Species richness was generally higher in spring than autumn, since most lakes were sampled after the very dry weather prevailing throughout the summer and early autumn. Species composition strongly reflected salinity (Table 2), al-

though some taxa showed a broad tolerance to salinity, especially at its lower ranges. This fact is responsible for obscuring the relationships of species richness and composition with conductivity over the intermediate ranges of conductivity (Fig. 2).

In most saline lakes (sub, hypo and mesosaline), cladocerans were the dominant crustacean group in spring, whereas copepods were dominant in autumn, when most of these lakes had very low water levels (Table 3). In hypersaline lakes, we found that copepods were always dominant. Although in autumn, copepods were also dominant in most freshwater lakes, no trend was observed. Since most of them are deep basins, the composition is probably influenced by littoral invasion of pelagic species of both groups, which could confound the results.

#### *Cladoceran assemblages*

From Table 2, a clear distribution of the species with conductivity is shown, although there are some freshwater species with broad tolerances (*Alona affinis*, *Chydorus sphaericus*, *Simocephalus vetulus*) which can inhabit soft, hard, subsaline and hyposaline waters at their lower range (conductivities  $<6 \text{ mS cm}^{-1}$ ). From this table and from the results of principal components analyses (Figs 3, 4 and 5), five main groups of species can be recognised, corresponding to: (I) Small but deep hard water lakes (sites 1, 3–7, 11, 12 and 2 only spring sample). (II) Permanent but shallow hard water lakes fed by surface springs rich in macrophytes (sites 8–10, 13 and 2 after autumn rains), (III) ephemeral and shallow soft waters lakes (sites 14–16), (IV) subsaline and hyposaline lakes in their lower range, specially the permanent ones (sites 17–27) and (V) saline lakes subject to short or long periods of dryness (28–44).

The results of a Principal Components Analysis (PCA-1) with the data from spring and autumn samplings are plotted in Figures 3 and 4, showing site ordinations and correlation coefficients of species and principal components. The first component, accounting for 11% of the total variance, separates the assemblage (group III) corresponding to ephemeral freshwaters (sites 14–16), especially the soft water sites in spring; in the autumn sampling these water bodies were either dry or with very low water level. Ephemeral saline lakes were also placed in the positive part of this axis, but very near its origin. This component seems closely related to water temporality, as well as to soft waters. The second component, ac-





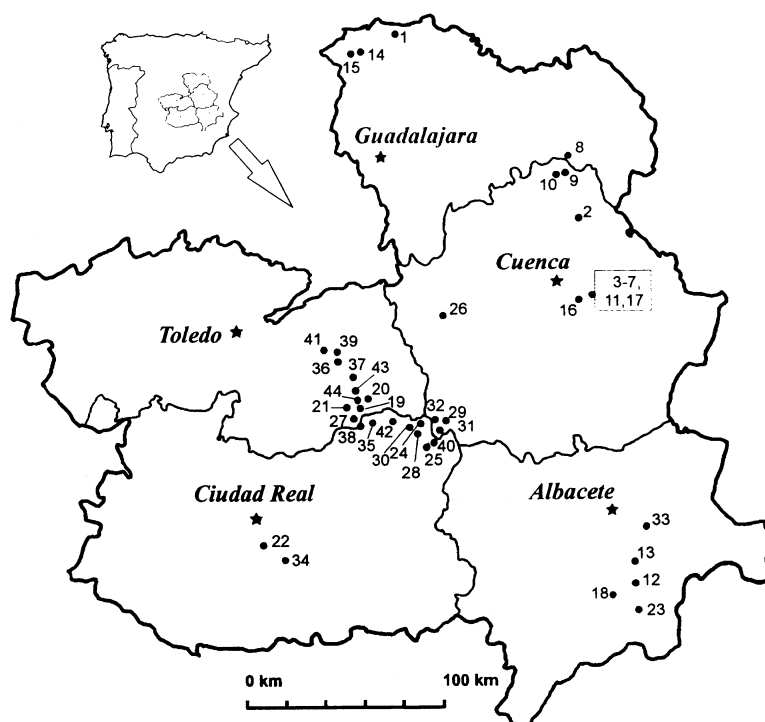


Figure 1. Study site. The numbers corresponding with the water bodies showed in Table 1.

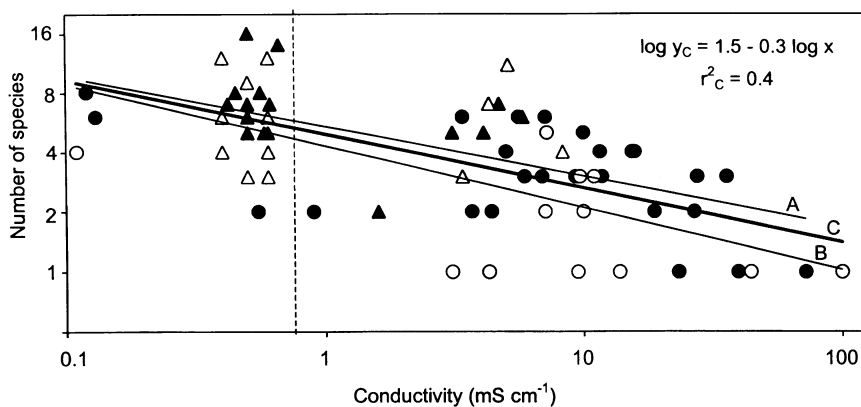


Figure 2. The relationships between the species richness and conductivity. The triangles indicate permanent water and the circles, ephemeral water. The black ones indicate spring samples and the white ones, autumn samples. Regression line, (A) spring, (B) autumn and (C) all samples (the regression equation given for the C line). Dashed line separates freshwaters from saline waters according to Hammer et al. (1983).

Table 3. Proportions of cladocerans, copepods and anostraca in the different water bodies in spring and autumn samplings, with the dominant group in bold. The averaged proportions for fresh and saline water bodies are indicated at the bottom. (–) Dry water body at the sampling date; and (\*) missing data

Water body	Spring			Autumn		
	% Clado	% Cope	% Anost	% Clado	% Cope	% Anost
1 Somolinos	18.2	<b>81.8</b>	0	<b>63.4</b>	36.6	0
2 Marquesado	19.5	<b>80.5</b>	0	27.8	<b>72.2</b>	0
3 La Llana	10.6	<b>89.5</b>	0	*	*	*
4 Cardenillas	6.3	<b>93.7</b>	0	48.4	<b>51.6</b>	0
5 La Parra	<b>73.9</b>	26.1	0	23.1	<b>76.9</b>	0
6 El Tejo	44.1	<b>55.9</b>	0	48.1	<b>51.9</b>	0
7 La Cruz	<b>96.6</b>	3.4	0	<b>56.8</b>	43.2	0
8 Taravilla	<b>61.1</b>	38.9	0	42.3	<b>57.8</b>	0
9 El Tobar	<b>61.1</b>	39.0	0	*	*	*
10 Tobar Chico	41.3	<b>58.7</b>	0	*	*	*
11 Lag. del Tejo	<b>51.4</b>	48.6	0	9.0	<b>91.0</b>	0
12 Arquillo	<b>70.6</b>	29.4	0	0.8	<b>99.2</b>	0
13 Ojos de Villaverde	<b>64.9</b>	35.1	0	<b>70.5</b>	29.5	0
14 Beleña Chica	34.2	<b>65.9</b>	0	–	–	–
15 Beleña Grande	<b>59.6</b>	40.4	0	<b>91.4</b>	8.6	0
16 La Seca	2.7	<b>97.3</b>	0.01	–	–	–
17 Lag. Cardenillas	48	<b>52</b>	0	*	*	*
18 Alboraj	<b>59.1</b>	40.9	0	4.2	<b>95.8</b>	0
19 Villafranca Chica	<b>93.3</b>	1.7	0	3.4	<b>96.6</b>	0
20 Taray	<b>93.1</b>	6.9	0	21.6	<b>78.4</b>	0
21 Villafranca Grande	1.2	<b>98.8</b>	0	8.2	<b>91.8</b>	0
22 Posadilla	<b>97.7</b>	2.3	0	36.7	<b>63.3</b>	0
23 Cordovilla	14.3	<b>85.7</b>	0	3.3	<b>96.7</b>	0
24 El Retamar	<b>70.8</b>	29.2	0	50.0	50.0	0
25 Alcahozo Chico	<b>99.7</b>	0	0.33	–	–	–
26 El Hito	<b>96.8</b>	3.2	0.01	–	–	–
27 La Sal	<b>74.0</b>	26.0	0	4.0	96.0	0
28 Pedro Muñoz	<b>50.1</b>	50.0	0	0.1	<b>99.9</b>	0
29 Manjavacas	<b>66.0</b>	33.6	0.39	2.2	<b>97.8</b>	0
30 Navalafuente	<b>83.1</b>	16.9	0	–	–	–
31 Dehesilla	<b>99.4</b>	0.6	0	15.9	24.2	<b>59.9</b>
32 Sancho Gómez	<b>99.2</b>	0.6	0.16	19.9	29.7	<b>50.4</b>
33 Petrola	1.0	<b>99.0</b>	0.01	2.3	<b>97.7</b>	0
34 Inesperada	<b>96.1</b>	3.9	0	50.0	50.0	0
35 Las Yéguas	5.8	<b>94.2</b>	0	0	<b>100</b>	0
36 Altillo II	41.7	<b>58.3</b>	0.01	–	–	–
37 Albardiosa	1.0	<b>99.0</b>	0	–	–	–
38 Cno. Villafranca	<b>86.5</b>	13.5	0	0	<b>100</b>	0
39 Altillo I	0.1	0	<b>99.9</b>	–	–	–
40 Alcahozo	<b>92.7</b>	1.5	5.88	25.0	25.0	<b>50.0</b>
41 El Longar	<b>100</b>	0	0	0	0	0
42 Salicor	0.5	<b>99.5</b>	0	0	<b>100</b>	0
43 Tirez	0.5	<b>99.5</b>	0	0	0	0
44 Peñahueca	0	0	0	10.8	<b>89.3</b>	0
Fresh water	44.75	<b>55.25</b>	0.00	<b>43.79</b>	56.22	0.00
Saline water	<b>56.12</b>	36.32	<b>3.81</b>	12.27	<b>70.58</b>	<b>7.63</b>

82

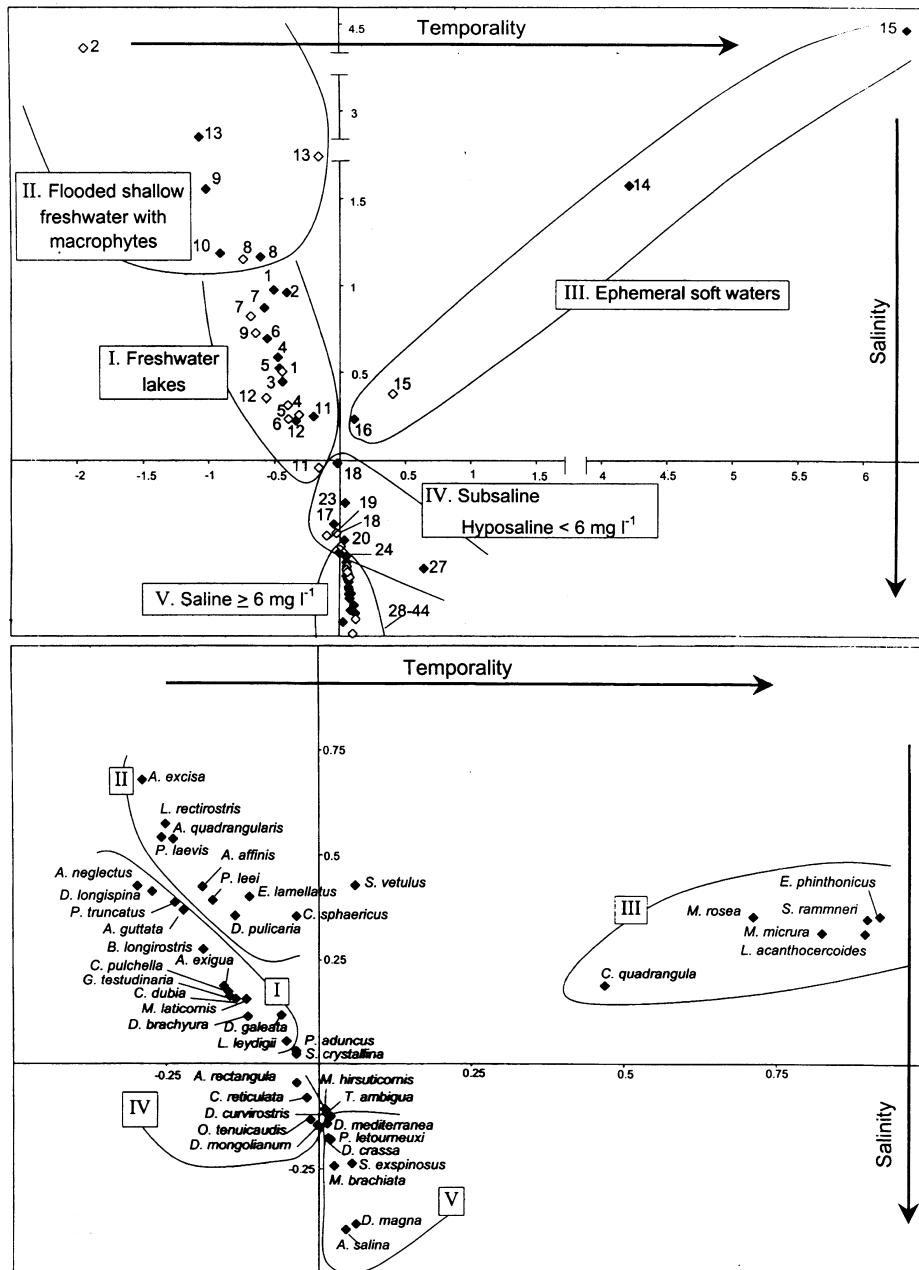


Figure 3. **Upper:** Relative position of each lake in spring (◆) and autumn (◇) in the plane determined by the first and second principal components extracted by PCA-1. The first component is related to temporality and second to salinity. **Lower:** Relative position of each cladoceran species in the plane determined by the first and second principal components extracted by PCA-1.

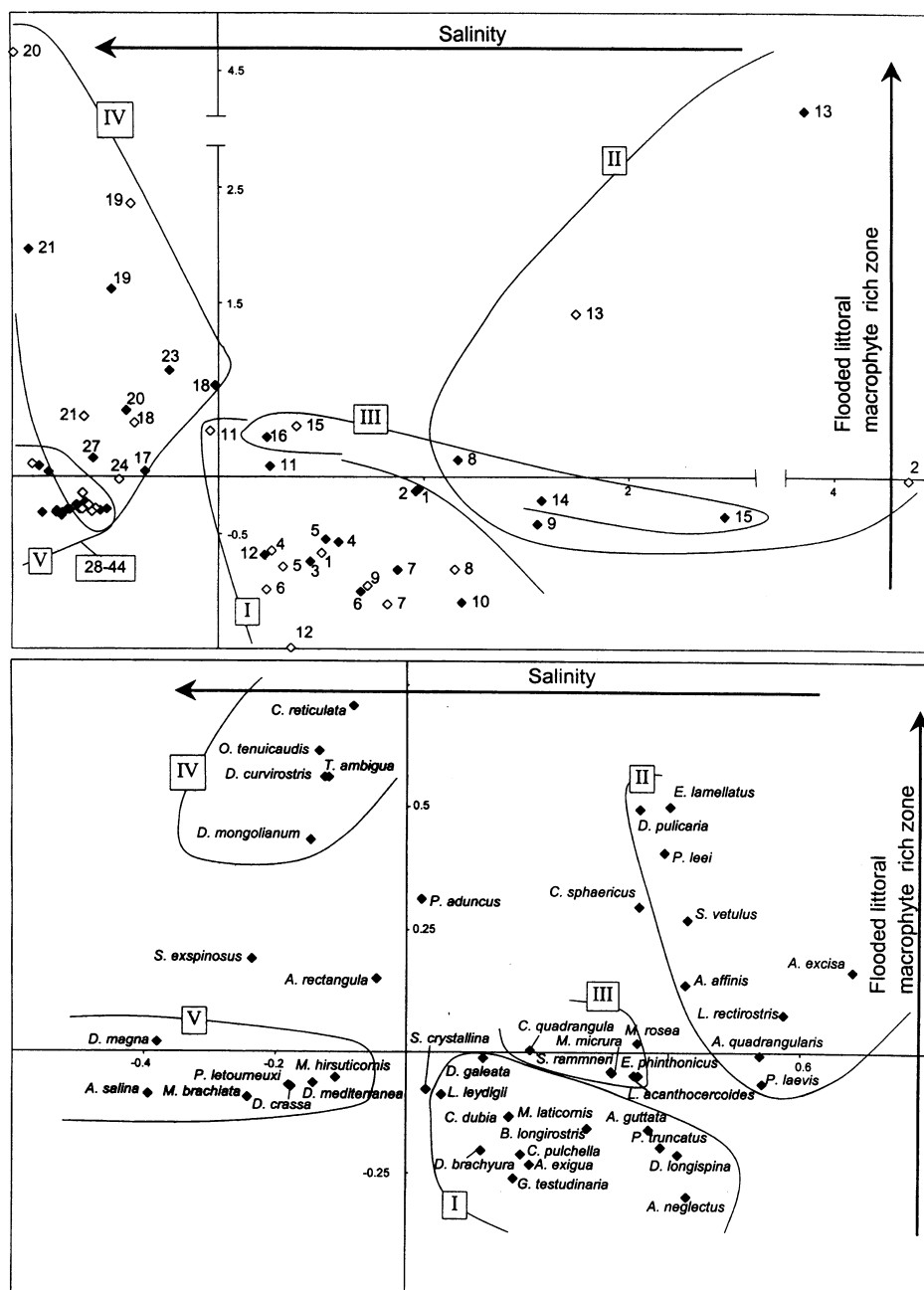


Figure 4. **Upper:** Relative position of each lake in spring (♦) and autumn (◇) in the plane determined by the second and third principal components extracted by PCA-1. The second component is related to salinity and the third to the flooded littoral macrophyte rich zone. **Lower:** Relative position of each cladoceran species in the plane determined by the second and third principal components extracted by PCA-1.

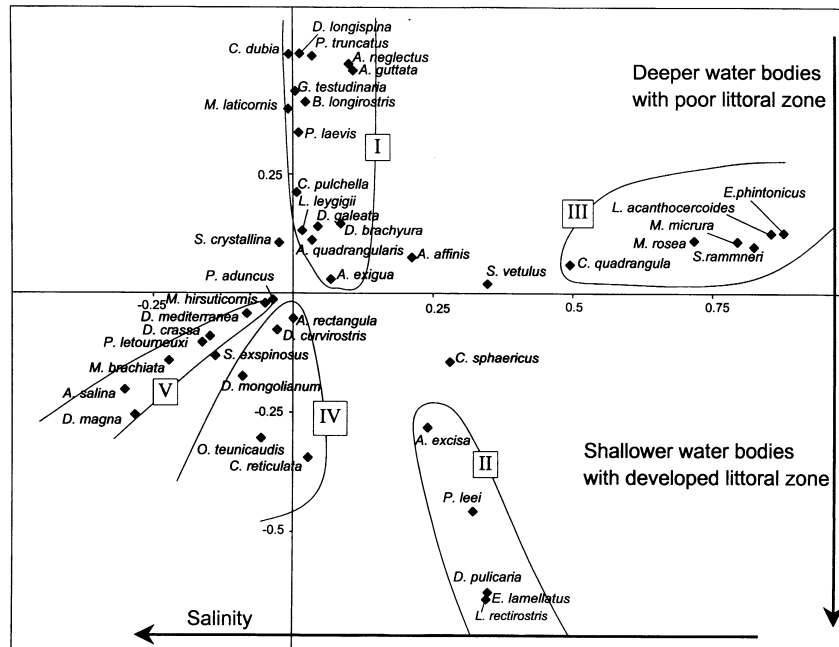


Figure 5. Relative position of each cladoceran species in spring in the plane determined by the second and third principal components extracted by PCA-2. Second component is related to salinity and third to the presence of a developed littoral zone with abundant macrophytes.

counting for 10% of the total variance, arranges the species with salinity, freshwater species in the positive part *versus* saline species in the negative part, with the species distributed in the low hyposaline range (group IV) having weak negative correlations with this axis, and those found in the more saline waters (group V) with higher negative correlations. Furthermore, this component separates out the species assemblage corresponding to the freshwater basins fed by clean water springs and rich in macrophytes (group II) at the positive end of the axis *versus* the species characteristic from saline lakes (group V) at the other end. Permanent and deeper freshwater lakes (group I) appear at the intermediate more neutral positions. Thus, this component has also some relation with trophic level. The third component, accounting for 7% of the total variance, separates mainly the assemblage corresponding to subsaline and low level hyposaline permanent lakes (group IV) from the saline species group (group V), as well as the freshwater species belonging to macrophyte rich sites fed by water springs (group II), from those found in lakes without a developed littoral zone and without water flux.

For many of the lakes, the autumn samples tended to be more centred than the spring ones (Figs 3 and 4) in all three components except the negative part of component 2 and 3 indicating higher salinity and dryer conditions, respectively. This is because in spring, most lakes were full of water, whereas autumn was dry and many of the lakes had low water levels and thus higher salinity and lower diversity. However, there were several exceptions, specially sites 2, 19 and 20, that were sampled when they were flooded over a wide littoral zone, after local autumn rains. Samples from these sites in autumn became higher markers related to principal components than their spring samples.

We performed a second Principal Components Analysis (PCA-2) with only the samples taken in the spring because: (1) most lakes were in a better state in spring, and some lakes could not be sampled in autumn because of drought, and (2) cladocerans were the dominant crustaceans in most of the spring samples, whereas in autumn copepods were the dominant, specially in saline waters (Table 3). This PCA-2 yields the same groups as PCA-1, but here the first three components were not independent, they are all related

to the salinity gradient, especially the first and second ones. The first component is not plotted because does not contribute with any complementary information. Figure 5 shows the position of the species in relation to the second and third principal components of PCA-2, revealing the same five groups of species (I–V) described above. The second factor, accounting for the 11% of total variance shows a close relationship with salinity and separates out the ephemeral soft waters in particular, from the rest. The third component of the analysis, explaining 9% of the total variance, was related to differential species between the shallow fluctuating freshwater bodies with macrophytes (II) and the deeper lakes without a good littoral zone (I), which are at both ends of the axis. The main difference between the groups resulting from the PCAs is the position of two species of group II from PCA 1 that come together with group I in PCA 2.

In order to reinforce our interpretation of the Principal Components Analyses, we calculated the Pearson correlation coefficient between PCA sample scores and the measured environmental factors (Table 4). The first principal component of PCA-1 had significant negative correlations with depth, nitrates alkalinity and pH. This explains why the ephemeral (shallow) and soft freshwaters (lower alkalinity and pH), linked to species assemblage III, were highly positively associated with component 1. Obviously correlations were weak, implying that in the distribution of these species other, not quantified, factors are involved, especially those related to water temporality. The relationship between salinity and the second principal component of PCA-1 is clear from Table 4, showing the high negative correlations with all the parameters related to salinity and water mineralisation, ( $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ , Conductivity, Hardness, the ratio: sulfate+chloride/alkalinity). The second component also shows high correlations with other parameters related to the trophic state, because the endorheic saline lakes are quite polluted (negative with PT, ammonia, BOD and suspended solids, positive with Eh). The third principal component was correlated negatively with depth and positively with silica,  $\text{Ca}^{2+}$ , hardness and the ratio divalent/monovalent cations, which may be factors indicating intermediate salinity conditions, whose water chemistry differs from both more saline waters and deep lakes in dolomitic substrate. Again, correlations were weak, thus other, not quantified, factors are involved in the distribution of the species of assemblages II and IV, such as water flow or macrophyte development

(some correlations such as nitrite and aerobic bacteria abundance may be related to fluctuating shallow waters).

Correlations with the principal components extracted from PCA-2 are also indicated in Table 4. The first two principal components reflected both strong relationships with salinity. The second principal component from PCA-2 was highly related to mineralisation and salinity variations and had a correlation coefficient of 0.81 with the second factor extracted from PCA-1. The third factor from PCA-2 was weakly related to water chemistry, but only to those variables differentiating the deep dolines in a dolomitic substrate from the other waters. It was also highly correlated with the third factor extracted with PCA-1 with a coefficient of 0.83. It showed a high positive correlation with depth, which implies a negative correlation with spring temperature.

## Discussion

This study included a wide array of water bodies within a geographic area, of which we knew the different origin and water chemistry. Freshwaters as well as saline ones were considered in order to clarify the possible existence of ubiquitous species, and determine the range of their occurrence in the salinity gradient. It can be inferred from the results of a correlation analysis with the PCA sample scores derived from species distributions that environmental factors related to mineralisation are the most important for determining the species composition in the water bodies of the area. However, we found that in cladocerans, as many other groups of invertebrates (Williams et al., 1990) several taxa have broad tolerances to salinity at intermediate ranges of salinity, implying that factors other than salinity may determine their distribution. Our results agree with the findings of Williams et al. (1990) concerning the relationship between species numbers and salinity. The general model of decreasing species richness with salinity is true over a whole range of salinities, but becomes non-significant over intermediate salinities (Fig. 2). There seem to be two main types of environments, with a discontinuity between fresh and saline waters, with both ends of the groups being poor in species. Furthermore, in a relatively narrow range of conductivities around  $500 \mu\text{S cm}^{-1}$ , we have found high variability in the number of species (between 5 and 17 species). This variability might be related to other factors, such as the size of the lake

Table 4. Correlation coefficients of the main limnological parameters and the sample scores for the first three principal components (F1, F2 & F3), from the species-sites matrix from spring and autumn samples extracted by PCA-1; and F2' & F3' extracted by PCA-2, from the spring samples. Only significant correlation coefficients ( $P < 0.05$ ) are indicated

	PCA-1			PCA-2	
	F1	F2	F3	F2'	F3'
Depth	-0.31	0.46	-0.24	-	0.57
Conductivity	-	-0.68	-	-0.50	-0.37
Temperature	-	-	-	-	-0.42
pH	-	-0.39	-	-0.61	-
Eh	-	0.68	-	0.48	0.32
Alkalinity	-0.28	-	-	-	-
Hardness	-	-0.59	0.24	-0.62	-0.39
Cl <sup>-</sup>	-	-0.71	-	-0.50	-0.37
SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	-	-0.73	-	-0.52	-0.42
Ca <sup>2+</sup>	-	-0.68	0.26	-0.55	-0.48
K <sup>+</sup>	-	-0.59	-	-0.47	-
Mg <sup>2+</sup>	-	-0.70	-	-0.54	-0.33
Na <sup>+</sup>	-	-0.67	-	-0.48	-0.34
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	-	-0.58	-	-0.45	-0.33
NO <sub>2</sub> <sup>-</sup>	-	-	0.43	-	-0.58
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	-0.26	-	-	-	-
P sol.	-	-0.36	-	-	-
P total	-	-0.49	-	-	-
Silica	-	-	0.29	-	-
Mn	-	-0.27	-	-	-
Aerobic bacterial	-	-0.24	0.27	-	-
Suspended solids	-	-0.60	-	-0.37	-0.37
Chlorophyll <i>a</i>	-	-0.31	-	-	-
BOD	-	-0.51	-	-	-0.39
Mg <sup>2+</sup> /Ca <sup>2+</sup>	-	-0.41	-	-	-
Na <sup>+</sup> /K <sup>+</sup>	-	-	0.20	-	-
(Mg <sup>2+</sup> +Ca <sup>2+</sup> )/(Na <sup>+</sup> +K <sup>+</sup> )	-	0.46	0.28	0.30	-
(SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> +Cl <sup>-</sup> )/Alk	-	-0.58	-	-0.40	-0.35

(Fryer, 1985; Armengol & Miracle, 1999), the macrophyte development, the heterogeneity of the shores, the water quality, or the abundance of predators.

Despite the fact that many species are tolerant to low levels of salinity and to temporality or to water level fluctuations, there are clear assemblages of species linked to waters of intermediate salinity and to the different types of freshwaters. They shape the groups I–IV described in the results. Only the species *A. affinis*, *C. sphaericus*, *S. vetulus* were really ubiquitous. The other species were clearly distributed in the above mentioned groups. Even if they were found in several types of environments, there was a clear preference for one of the types. It should be noted that congeneric species inhabited different types of environments,

and they are rarely found together. This is obvious from the arrangement of the species in the PCA space. Congeneric partners separate in the salinity gradient and in other varying features such as temporality or fluctuation of the waters, littoral development and macrophytic cover. This is very apparent in the species of the genera *Alona*, *Pleuroxus*, *Leydigia*, *Macrothrix*, *Ceriodaphnia*, *Moina*, *Diaphanosoma* and *Daphnia* (Table 1, Figs 3–6).

The PCAs clearly separated the different types of freshwater environments, revealing that such factors as temporality and spring water flow, as well as development of the littoral zone are important in explaining the cladoceran distribution patterns. On the other hand, saline lakes from over 6 to 100 mg l<sup>-1</sup>



of salts came all close together forming a compact group. We applied DCA (detrended correspondence analysis) to the same data set in order to corroborate the PCA results or to complement them. The same general pattern emerged with both PCA and DCA, but PCA has been found more effective in summarising community variation. PCA was specifically more informative ecologically in the identification of the freshwater types (I–III) of environments and its associated groups of species. Gauch (1982) indicated that when a data set has little sample variation PCA may be the best analysis to obtain an objective community-centred ordination. The structure of our data is determined by discontinuities in the main gradient (salinity), but with small sample variation within the two main data sets, i.e. saline waters and fresh-low hyposaline waters, therefore PCA yielded better results in grouping the species appearing in salinities below  $6 \text{ mg l}^{-1}$  (Table 1) than DCA. In DCA, assemblages of saline lakes came as a distinctive and compact group and the other groups obtained with PCA were distinguishable as well. Since the DCA ordination was quite similar to the one obtained by PCA and did not add anything to our results we did not include it.

From our results, we can confirm a clear assemblage of species in endorheic saline lakes of Spain, formed by species of a circummediterranean distribution or a distribution linked to steppe species with a East–West disjunction clearly related to the distribution of the accompanying Anostraca species (*Branchinecta orientalis* and *Branchinecta media* and *Branchinecta spinosa* in more chlorurated waters). Such distributions have been observed since Margalef (1947), Miracle (1982), Alonso (1990) and Comin & Alonso (1988) became interested in these lakes as old environments in a non-glacier area, with relict ancient species. These saline lakes come in a compact group in the PCA ordinations. Therefore, most of the species that composed that assemblage are distributed following historic as well as environmental factors. They include *D. mediterranea*, *P. letourneuxi*, *A. salina* and *Dunhevedia crassa*. *Alona salina* (Alonso, 1996) is the species that is most tolerant to high salinity, and it was the only cladoceran species found in the hypersaline lakes sampled in this study. Alonso (1996) considers *A. salina* to be an Iberian endemism, typical from Spanish saline endorheic systems. *Daphnia mediterranea* and *Pleuroxus letourneuxi* are as well typical from Spanish endorheic lakes and are of biogeographical interest because of their restricted circummediterranean distribution. These species are usually accom-

panied by other species of broader distribution, such as *S. exspinosus* and *M. brachiata* and in most cases by the eurioic *D. magna*. This species becomes dominant and reaches high densities in the more heavily polluted lakes. These lakes have deteriorated in recent times because of over-exploitation of the water table and by sewage and agricultural fertilizers pollution. In some cases the water level is maintained by artificial water input consisting of domestic sewage from the neighbouring villages (Table 1). This is the reason that in the PCA analysis the salinity factor is associated with low redox conditions and eutrophication.

The indicator species for soft temporary waters (group III) are of interest: *Ephemeroporus phintonicus* is also considered to be a rare species on a worldwide basis (Alonso, 1996). The specimens of *Phrixura* were found in hard waters with littoral development (group II). According to their taxonomic characters, they correspond clearly to *P. leei* a species considered to be from North America, and not to the European *P. rostrata* (see also Michael & Frey, 1984; Alonso, 1996). *Lathonura rectirostris*, a first record for the Iberian Peninsula, was found in these clean water bodies, rich in aquatic macrophytes, fed by neighbouring water springs: Ojos de Villaverde (site 13, spring collection) and Marquesado lake (site 2, autumn collection). The difference in the time of collection may indicate that this species is found preferably when the water bodies are just flooded after rains, since the first site was flooded just before the spring sampling date and the second just before the autumn sampling date. The two sites come out in very outstanding positions in the PCA site ordinations, specially after floods, not only due to *Lathonura*, but also to the other accompanying species. This means that some species are characteristic of fluctuating littoral zones and, in addition to considering seasonality, it is important to select the sampling time according to days before or after flooding to typify these lake environments. Assemblages of these species may further be used to infer past conditions of wetter years.

#### Acknowledgements

We thank M. Boersma and two anonymous referees for their constructive criticism. The sampling part of this study was supported by Consejería de Agricultura y Medio Ambiente de Castilla-La Mancha to give support to a Natural Resources Management Plan. We are most grateful to all those who have been involved in

this project, E. Vicente, A. Camacho, M.D. Sendra, J.R. Roca, J. Rueda, D. Sanchis, P. Mezquita and J.M. Soria. The study was mainly supported by the CICYT Plan I+D grant CLI96-1103-C02-01.

### References

- Alonso, M., 1990. Anostraca, cladocera and copepoda of Spanish saline lakes. *Hydrobiologia* 197: 221–231.
- Alonso, M., 1996. Crustacea, Branchiopoda. In Ramos, M. A. (ed.), *Fauna Ibérica*, vol. 7. Museo de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid: 486 pp.
- Armengol, X. & M. R. Miracle, 1999. Zooplankton communities in doline lakes and pools, in relation to some bathymetric parameters and physical and chemical variables. *J. Plankton Res.* Vol. 21, 12: 2245–2261.
- Comin F. A. & M. Alonso, 1988. Spanish salt lakes: their chemistry and biota. *Hydrobiologia* 158: 237–245.
- Duigan, C. A. & W. L. Kovach, 1994. Relationships between littoral microcrustacea and aquatic macrophyte communities on the Isle of Skye (Scotland), with implications for the conservation of standing waters. *Aquat. Conserv. Mar. Freshwat. Ecosyst.* 4: 307–331.
- Frey, D. G., 1960. The ecological significance of cladoceran remains in lake sediments. *Ecology* vol. 41, 4: 684–699.
- Fryer, G., 1985. Crustacean diversity in relation to the size of water bodies: some facts and problems. *Freshwat. Biol.* 15: 347–361.
- Gauch H. G. Jr., 1982. *Multivariate Analysis in Community Ecology*. Cambridge University Press, New York.
- Hammer, U. T., 1986. *Saline Lakes Ecosystems of the World*. Monographic Biologicae, vol. 59. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht: 616 pp.
- Hammer, U. T., J. Shames & R. C. Hayness, 1983. The distribution and abundance of algae in saline lakes of Saskatchewan, Canada. *Hydrobiologia* 105: 1–26.
- Hammer, U. T., J. S. Sheard & J. Kranabetter, 1990. Distribution and abundance of littoral benthic fauna in Canadian prairie saline lakes. *Hydrobiologia* 197: 173–192.
- Hann, B. J., 1989. *Methods in Quaternary Ecology* No. 6. Cladocera. *Geosci. Can.* 16: 17–26.
- Kovach, W. L., 1998. *MVSP – A Multivariate Statistical Package for Windows*, ver. 3.0, Kovach Computing Services, Pentraeth, Wales, U.K.
- Lim, R. P., M. F. Abdullah & C. H. Fernando, 1984. Ecological studies of cladocera in the ricefields of Tanjung Karang, Malaysia subjected to pesticide treatment. *Hydrobiologia* 113: 99–103.
- Margalef, R., 1947. Estudios sobre la vida en las aguas dulces de la región endorréica manchega. *Publ. Inst. Biol. Apli.* 4: 5–51.
- Metz, H. & L. Forró, 1989. Contributions to the knowledge of the chemistry and crustacean zooplankton of sodic waters: the Seewinkel pans revisited. *Biologisches Forschungsinstitut für Burgenland, Illmitz* 70: 3–63.
- Michael, R. G. & D. G. Frey, 1984. Separation of *Disparalona leei* (Chien, 1970) in North American from *D. rostrata* (Koch, 1841) in Europe (Cladocera, Chydoridae). *Hydrobiologia* 114: 81–108.
- Miracle, M. R., 1982. Biogeography of the freshwater zooplanktonic communities in Spain. *J. Biogeogr.* 9: 455–467.
- Vicente, E., M. R. Miracle, J. Armengol, A. Camacho, J. R. Roca, J. M. Soria, M. D. Sendra, D. Gisbert, M. D. Boronat, E. Ortega & J. Rueda, 1998. Estudio limnológico de 28 humedales de Castilla-La Mancha como base para la elaboración del Plan de Ordenación de Recursos Naturales (P.O.R.N.) Consejería de Agricultura y Medio Ambiente. Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha. Technical report.
- Whiteside, M. C., 1970. Danish cladocera: modern ecology and core studies. *Ecol. Monogr.* 40: 79–118.
- Williams, W. D., A. J. Boulton & R. G. Taaffe, 1990. Salinity as a determinant of salt lake fauna: a question of scale. *Hydrobiologia* 197: 257–266.

## The life history of *Cyclocypris ovum* (Ostracoda) in a permanent karstic lake

Francesc Mezquita<sup>1</sup>, Maria D. Boronat<sup>1</sup> and Maria R. Miracle<sup>1</sup>

Dep. Microbiologia i Ecologia, Fac. Biologia, Universitat de València

With 4 figures and 2 tables

**Abstract:** We studied the life history of *Cyclocypris ovum*, a small candonid ostracod, in a Spanish mountain karstic lake (Lake La Cruz). Samples were collected from the littoral area of the lake between June 1996 and December 1998 and the relative abundances of all developmental instars were analysed. Hatching took place between November and May and juvenile development lasted around 6 months; adult life-span was 6–8 months. In summer, a sharp decline in adult population densities was observed, and juveniles completely disappeared until the next hatching period. This population decline is probably a result of mortality, and the commencement of dormancy in immature adults, which may move towards the bottom to enter dormancy buried in the sediments. These processes may be triggered by the combined effects of summer whiting and an increase in water temperature above 20 °C. Densities of mature adults progressively increase in autumn, suggesting that the end of dormancy is stimulated by decreasing temperatures and turbulence. In this way, females lay eggs that will hatch mainly during the overturn period. In permanent waters, dormancy of an immature adult stage which optimises reproduction and growth under favourable conditions, could be more adaptive than resting egg production (as commonly occurs in ostracods inhabiting temporary waters). Further research is needed to know to what extent temperature variability and calcium carbonate precipitation affect the life history of this small, nektonic ostracod, which is common in northern Europe but rather rare at low altitudes in the Iberian Peninsula.

**Key words:** Ostracoda, *Cyclocypris*, life history, dormancy, karstic lake, whiting phenomena.

<sup>1</sup> **Authors' address:** Dep. Microbiologia i Ecologia, Fac. Biologia, Universitat de València. 46100 Burjassot, Spain.  
E-mail: mezquita@uv.es, dboronat@uv.es, miracle@uv.es

## Introduction

All reviews of ostracod reproduction and life history (e.g. HORNE 1983, COHEN & MORIN 1990, GEIGER 1998) stress the scarcity of detailed studies from which species' reproductive traits could be properly derived. Indeed, works on ostracod life cycles including information on the first juvenile instars are particularly rare, and even these are usually carried out on the larger species (e.g. FENWICK 1984, MARTENS et al. 1985). Most non-marine species moult eight times to reach adulthood and, after each moulting process, they have to secrete a new calcitic carapace. Therefore, juvenile development consists of eight consecutive larval instars of increasing size.

The small size of ostracods makes collecting, measuring and counting different instars difficult, probably explaining the paucity of detailed studies on the life history of non-marine species (e.g. MCLAY 1978, RANTA 1979, MARTENS et al. 1985, STRAYER 1988). *Cyclocypris ovum* (JURINE, 1820) is one of the smallest members of the epigeal European ostracod fauna but is also one of the most common species (MEISCH 2000). No papers accurately describing its life history have been published to date.

The reproductive mode of *Cyclocypris ovum* is sexual, as is common amongst Candonidae, and more specifically in the Cyclocypridinae to which this species belongs (MARTENS et al. 1998). MATZKE-KARASZ (1995) reviews the morphological variability of *C. ovum* and other members of the genus, but does not include data on life cycles. HORNE (1983) reviews the life-cycles of ostracods (with special attention to marine and brackish water species), and concludes that temperature is the main abiotic factor affecting ostracod population dynamics. The life history of aquatic arthropods can be modified by different factors (WILLIAMS 1991) amongst which the hydrological regime of the water body (seasonal or perennial) or climatic factors such as precipitation or air temperature (often related to altitude and latitude) are most important. COHEN & MORIN (1990) also suggest that environmental factors that could be associated with a latitudinal gradient can affect ostracod life-cycle seasonality.

Ostracod performance (i.e. reproductive success and survival rate) may be drastically affected with the onset of meromictic conditions in lakes (LÖFFLER 1984). Moreover, their morphological and ecological traits may vary throughout their geographical range (e.g. MEZQUITA et al. 2000), as occurs in many other organisms in response to environmental conditions (HENGEVELD 1990). Bearing this in mind, we studied the population ecology of *C. ovum* in Lake La Cruz, in order to describe how this population developed in a habitat that is rather unusual for the species, i.e., a meromictic lake located quite far south of the species' optimal geographical range (northern Europe; MEISCH 2000).

## Materials and methods

Lake La Cruz is a karstic lake with biogenic meromixis. It is a doline with steep walls, a mean diameter of 120 m and a depth of 22 m, and located at an altitude of 1000 m a.s.l. in the Iberian Ranges of central Spain. Various aspects of the lake's ecology have been studied intensively, e.g. water chemistry, annual carbonate precipitation (whiting), microbial and plankton ecology (VICENTE & MIRACLE 1988, DASÍ & MIRACLE 1991, ARMENGOL-DÍAZ et al. 1993, RODRIGO et al. 1993, MIRACLE et al. 2000, RODRIGO et al. 2000) and palaeolimnology (MEZQUITA & MIRACLE 1997, JULIÀ et al. 1998). The Lake La Cruz ostracod fauna (Mezquita et al. 1996) is presently composed of *Cyclocypris ovum* and *Pseudocandona rostrata* (BRADY & NORMAN, 1889), although three further species are known to have inhabited the lake in the past (c. 2000 years B. P.): *Darwinula stevensoni* (BRADY & ROBERTSON, 1870), *Candona candida* (O. F. MÜLLER, 1776) and *Limnocythere inopinata* (BAIRD, 1843). Despite this, *C. ovum* has been the most abundant ostracod species throughout the lake's history (JULIÀ et al. 1998).

Littoral samples were taken with a 75 µm mesh-size, 30 cm wide hand net swept between 0.5–1 m deep and over an approximate area of one m<sup>2</sup>: this was always done at the same point on the southernmost lake edge. The substratum here consisted of boulders and pebbles, which makes the acquisition of quantitative samples almost impossible. The nature of the substrate also made it very difficult to collect any kind of sediment, resulting in a bias towards the collection of swimming species. The sampling period lasted between June 1996 and December 1998, and 29 single (no replicates) samples were taken at intervals of c. 4–6 weeks, and more often (every 1–2 weeks) in summer 1998. Simultaneous in situ measurements of temperature, oxygen and conductivity were taken at the lake centre. Samples were fixed in situ with buffered formalin. At the laboratory, ostracods were hand-picked under a binocular microscope and stored in 70 % ethanol. Because samples were not strictly quantitative and some contained very high densities of animals, we counted all individuals from subsamples until at least 200 individuals had been inspected for the assessment of developmental instar and sex (adults only). We also recorded the maturity of males (i.e. with or without a fully-developed Zenker's organ) and the ovigerous state of females (with or without mature eggs within the carapace). Prior to this, we measured several individuals of each juvenile and adult instar to determine their mean, minimum and maximum sizes. All measurements were made to the nearest 5 µm using a microscope with a micrometric scale.

Additional bottom sediment samples were collected on the 15<sup>th</sup> of September 2000 at the same point by SCUBA divers with a small Van Veen dredge (at 3 and 8 m depth) and a peristaltic pump (at 0.5 and 3 m depth). We also attached migration traps to the bottom at four different depths (1, 2, 3 and 5 m). Each trap consisted of a funnel (14.4 cm diameter) coupled to a 250 ml Erlenmeyer flask (ARMENGOL & MIRACLE 2000). One trap was set parallel to the sediment at each depth, so as to catch epibenthic organisms moving upwards from the centre to the littoral of the lake, whilst a second trap was set perpendicular to the sediment to capture organisms swimming upwards in the open water column. The funnel of those traps set parallel to the bottom was intro-

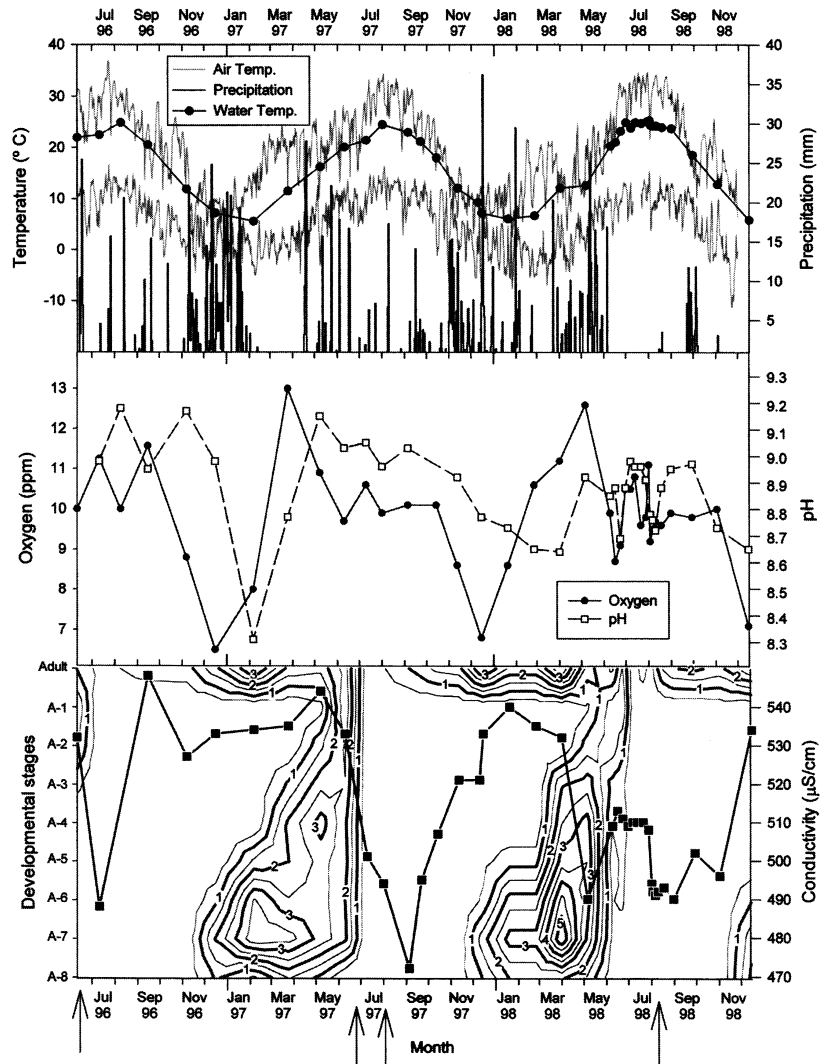
690 Francesc Mezquita, Maria D. Boronat and Maria R. Miracle

duced into the sediment to a depth of one cm, and those set perpendicular to the bottom had the funnel mouth located one cm away from the sediment.

## Results

Figure 1 shows temporal changes in water and air temperatures, precipitation, pH, dissolved oxygen, conductivity and ostracod densities in Lake La Cruz. Surface water temperatures ranged between 5–6 °C in winter and 20–25 °C in summer; temperature changes tracked air temperature variations. Dissolved oxygen content was always >6 ppm, with maximum values (>12 ppm) in spring. Changes in pH roughly, but consistently, followed those observed in oxygen content but with a lag of several weeks. pH values ranged between 8.3 in winter 1997 and 9.2 in spring of the same year, but in 1998 variation in pH was less than in previous years. The reason why pH does not fall to acidic values after whiting is because the lake waters are rich enough in carbonates to maintain the lake strongly buffered. The spring increase in oxygen content and pH indicates a high primary productivity in this period, while their decrease in autumn and winter is due to the mixing of epilimnetic and hypolimnetic waters during the overturn period. Productivity in surface waters declines after the spring maximum due to the decline in nutrient (P, Si) concentration (results not shown) and it is in this period when the density of possible ostracod predators (Tanypodinae, *Gambusia* sp.) increase. Conductivity declined in summer, especially after calcium carbonate precipitation ('summer whiting'), and rose afterwards to attain its highest values in winter and spring. During the three years of study, one whiting event was observed in 1996 (first week of July), two in 1997 (last week of June and first week of September) and one again in 1998 (first week of August). However, the drop in conductivity in mid spring 1998, before whiting occurred, suggests that calcium precipitation also occurred in early spring, but not enough to be visual; this might be related to the much wetter winter in that year.

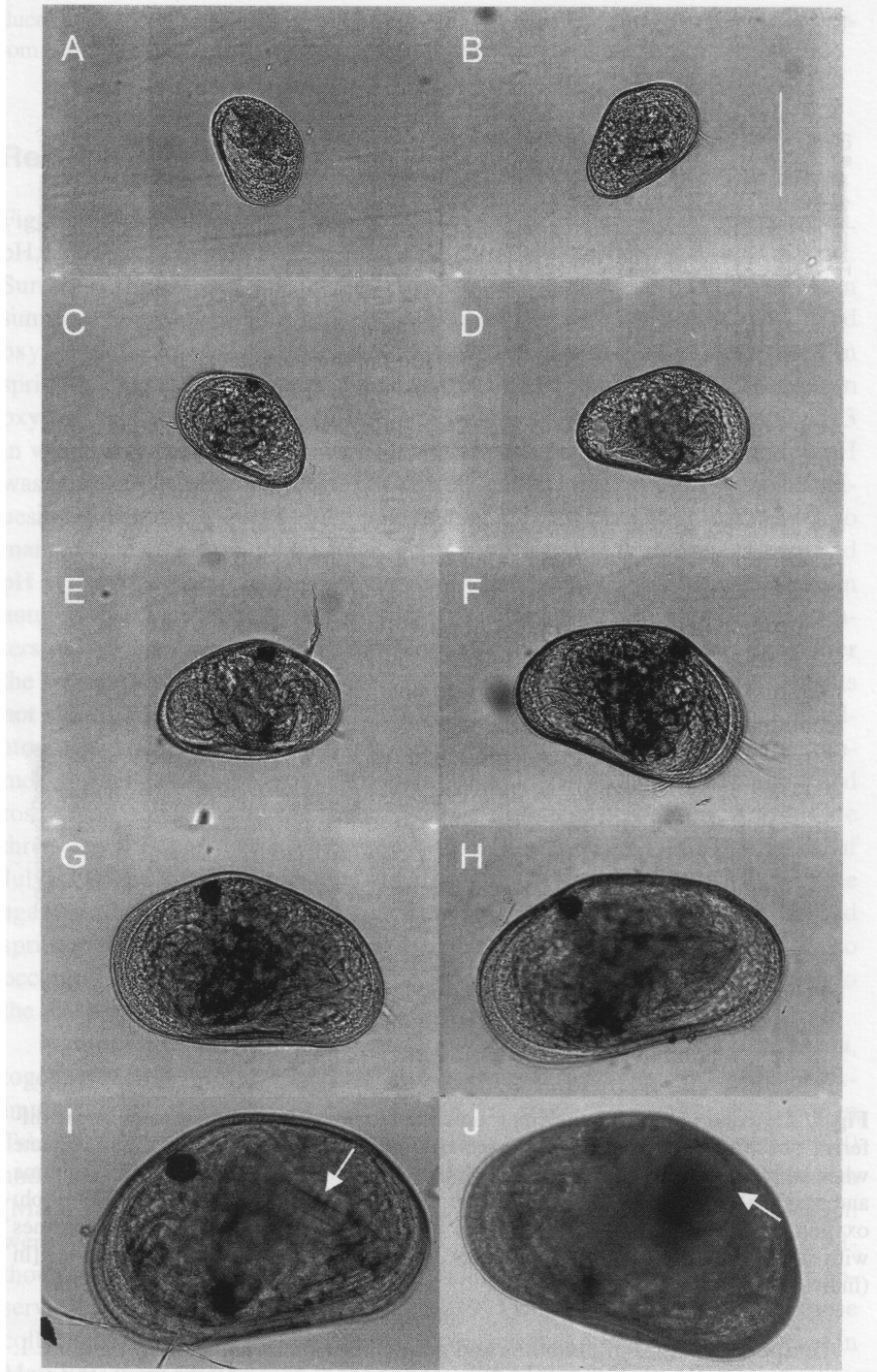
Figure 2 shows light-micrographs for all eight juvenile instars of *C. ovum*, together with a mature male and an ovigerous female. The minimum, maximum and mean sizes for each developmental stage of *C. ovum* are shown in Table 1. The growth ratio between two given instars was always between 1.10 and 1.18. Mature males were significantly smaller than ovigerous females (Mann-Whitney U-test:  $p < 0.001$ ). Mean length and the standard deviation were  $448 \pm 6 \mu\text{m}$  ( $N = 43$ ) (males) and  $456 \pm 8 \mu\text{m}$  ( $N = 28$ ) (females). Although we did not systematically study temporal changes in size, we did observe that A-2 juveniles collected in June 1997 were slightly smaller than those collected in May of the same year ( $p < 0.01$ ) and that A-3 juveniles collected in May 1997 were smaller than those collected in March 1997 ( $p < 0.05$ ).



**Fig. 1.** Temporal changes in the environmental factors and density surfaces of the different developmental stages of *Cyclocypris ovum* in Lake La Cruz. Arrows indicate when whiting phenomena were observed. Upper graph: daily air temperatures (minima and maxima), surface water temperature and daily precipitation (bars). Middle graph: oxygen concentration and pH at surface waters. Bottom graph: Conductivity (lines with squares) and instar-time isolines of transformed *C. ovum* densities [ln (indiv./100 cm<sup>2</sup> + 1)].

Temporal changes in juveniles and adult abundances are shown in Figure 1. The youngest juveniles (A-8) were recorded between November and May,

692 Francesc Mezquita, Maria D. Boronat and Maria R. Miracle





The life history of *Cyclocypris ovum* 693**Table 1.** Mean carapace length ( $\mu\text{m}$ ), standard deviation, minimum and maximum size, number of individuals measured and moult increment for each developmental instar of *C. ovum* in Lake La Cruz.

Instar	Mean	SD	Min.	Max.	N	% moult increment
Egg	117	10.2	95	130	37	–
A-8	149	4.0	140	155	16	14.6
A-7	171	3.2	160	180	96	15.1
A-6	197	3.6	190	205	67	14.7
A-5	226	4.2	220	235	27	16.4
A-4	263	5.0	255	270	22	14.0
A-3	300	5.4	290	310	35	16.1
A-2	348	7.6	330	365	45	17.6
A-1	410	8.1	395	425	54	10.6
Adult	453	8.2	430	480	71	–

with their highest abundances between February and March, which indicates the main hatching period. Following the development of this population, i.e. considering the first appearance of individuals of each developmental instar (Fig. 1), and analysing their abundance shifts through time, we may be able to deduce some vital statistics. Total juvenile development lasted for *c.* 6 months, and adult life-span was 6–8 months. Hence the complete life-cycle of *C. ovum* in the littoral of Lake La Cruz lasts for *c.* one year and is probably shorter for males than for females (see below). Sharp population declines were observed in early summer each year, although with some interannual variability. Thus, in late June – early July 1996 and 1997, the adult and juvenile populations disappeared completely from the littoral of the lake, just after whiting and when water temperatures exceeded 20 °C. In 1998, the situation seems to be more complex. The reduction in juvenile density occurred earlier, and after a sudden decline in conductivity (Fig. 1). That year (1998), the adult population almost completely disappeared in July, but adult densities rose again in August, as they had done in previous years.

New immature adults were incorporated into the population between May and June, simultaneous with, or shortly after, the disappearance of the mature adults of the previous generation. In June, nearly all adults were immature, and after early September all the males collected were mature (Fig. 3). Therefore, male maturation takes less than three months after the last moult. We could not obtain clear sex-ratio data in 1996 (due to low adult densities in win-

**Fig. 2.** Developmental instars of *Cyclocypris ovum*. **A** = A-8 juvenile; **B** = A-7 juv.; **C** = A-6 juv.; **D** = A-5 juv.; **E** = A-4 juv.; **F** = A-3 juv.; **G** = A-2 juv.; **H** = A-1 juv.; **I** = Adult mature male (arrow points to Zenker organ); **J** = Adult ovigerous female (arrow points to a developed egg). Scale bar = 130  $\mu\text{m}$ .

694 Francesc Mezquita, Maria D. Boronat and Maria R. Miracle

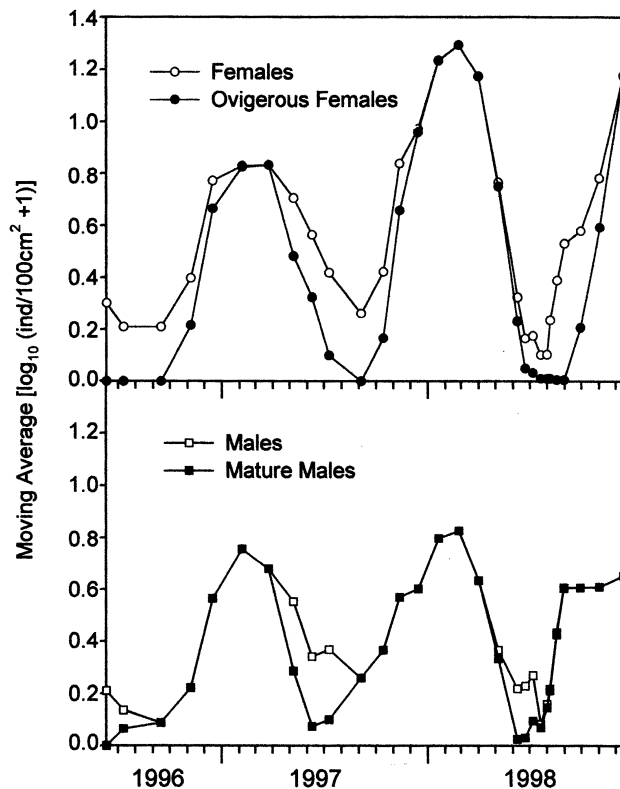


Fig. 3. Temporal changes in the transformed densities of total and mature males and total and ovigerous females of *C. ovum* along the study period in Lake La Cruz.

ter), however, the results obtained in the following years (Table 2) show a pattern of a sex-ratio that is significantly biased towards females between November and April. Our results also suggest that males are slightly more abundant than females during summer (Table 2, Fig. 3). This is more difficult to assess because of low adult densities in that period, but more detailed sampling in 1998 supports this result (Fig. 3).

Females carrying eggs were collected almost throughout the year, with minimum frequency in summer. Maximum abundances of ovigerous females occurred between December and March (Fig. 3). These animals usually contained only two eggs plus an average of 44 oocytes (potential eggs). In addition, changes in the relative abundances of ovigerous females seemed to follow those of the abundance of mature males, with a delay of about one month (Fig. 3).

**Table 2.** Changes in Male : Female sex ratio (and its statistical significance for the deviation from 1 using chi-square tests) of the adult population of *C. ovum* in the littoral of Lake La Cruz during the study period. N = total numbers of adults.

Date	N	Sex ratio	Date	N	Sex ratio
11/6/96	13	0.63	25/2/98	54	0.35**
11/7/96	3	0.50	1/4/98	53	0.20**
15/9/96	11	0.57	6/5/98	5	–
7/11/96	7	0.17	9/6/98	4	1.00
16/12/96	65	0.51**	23/6/98	60	2.33**
6/2/67	71	0.65	7/7/98	7	0.40
25/3/97	16	1.67	21/7/98	32	1.91
8/5/97	13	0.18	1/8/98	4	–
10/6/97	41	0.64	6/8/98	16	4.33
10/7/97	1	–	18/8/98	92	0.64*
5/9/97	17	1.43	31/8/98	147	1.26
14/10/97	50	0.92	29/9/98	43	2.31**
12/11/97	42	0.45*	2/11/98	41	0.41**
15/12/97	182	0.25**	15/12/98	140	0.25**
20/1/98	39	0.39**			

$\chi^2$  significance: \*P<0.05; \*\*P<0.01

Sediment samples obtained by SCUBA diving in September 2000 contained higher adult densities than those obtained with hand nets swept through the water over the stony littoral at the same sampling date. Moreover, the complete absence of juveniles was a common trait of all types of samples from all depths at that time of the year (see Materials and methods). We did not collect any ostracods with the migration traps, but these traps' performance in capturing small benthic invertebrates was validated by catches of Cladocera (mainly Chydoridae) and Insecta (Ephemeroptera, Chironomidae amongst others). The behaviour of immature adults of *C. ovum* collected by SCUBA diving was inspected in the laboratory immediately after collection. We observed in most individuals a pattern of low activity, with unusual residual movements for such an active swimming species.

## Discussion

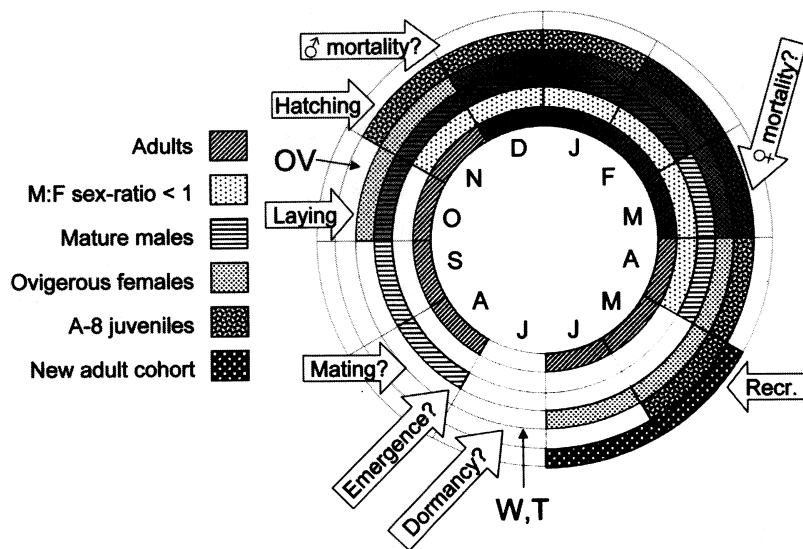
### The life history of *Cyclocypris ovum*: context and general aspects

Lake La Cruz is subject to wide fluctuations in temperature and primary production, as indicated by the early spring rise in oxygen and pH. Because it is a highly stratified lake with a high alkalinity (VICENTE & MIRACLE 1988, RODRIGO et al. 2000), nutrient concentrations in surface waters are very low after the development of spring primary producers, and primary productivity de-

696 Francesc Mezquita, Maria D. Boronat and Maria R. Miracle

clines in the summer epilimnion. All these changes may strongly affect the life cycle of ostracod populations within the lake.

When compared with the life histories of other ostracods, *C. ovum* has an intermediate life-span and development time, growing faster and with a shorter adult life than other lacustrine species (RANTA 1979, GEIGER 1990), but with slower development and a longer adult life than species from seasonal or fluctuating water bodies (e.g. MARÍN 1984, MARTENS et al. 1985, LATIFA 1987). *Cyclocypris ovum* produces only one generation per year in the littoral of La Cruz, with individuals reaching adulthood in late spring and summer (Fig. 4), i.e. univoltine reproduction, but with a hatching period extended through several months (Dec–April). Although we would need laboratory experiments to establish the total number of broods and eggs laid per female, our field results suggest that *C. ovum* is an iteroparous annual (BEGON et al. 1996) with continuous reproduction (COHEN & MORIN 1990) – ovigerous females laying groups of 1–3 eggs repeatedly during their life time. STRAYER (1988) studied the life history of the closely-related and ecologically similar *Cypria turneri* HOFF, 1942, and hypothesised low mortality rates as an explanation of the population density, given the low fecundity of the species (no more than eight eggs per female). However, a more parsimonious explanation would be



**Fig. 4.** Summary of the life history of *Cyclocypris ovum* in Lake La Cruz. Darker areas indicate higher densities or ratios. W = whiting phenomenon; T = water temperatures rising over 20 °C; OV = initiation of the overturn period; Recr. = recruitment of immature adults of the new generation; J–D = January to December.

continuous reproduction in *C. turneri*, as we also suggest for *C. ovum*. The densities of ovigerous females of *C. ovum* in L. La Cruz are considerably lower than those of young juveniles and, if we only take into account the number of eggs per female at a given time (always <4) and not the number of oocytes (>40), we need to consider external sources of eggs or juveniles to sustain the population at this station in the littoral of the lake. Finally, because of their relatively large egg size, energetic constraints may be involved in the small numbers of egg produced at a time by female *C. ovum*. This is in agreement with MAIER (1994), who showed that small species of freshwater copepods usually produce small egg clutches with a greater relative egg size.

#### **Size and development: intra- and interpopulation variability**

*Cyclocypris ovum* is one of the smallest free-living non-marine ostracods, which is possibly why measurements of all the different juvenile instars from a living population had not been reported to date. The smaller size of juveniles from the warmest months than of those from earlier, cooler months is of interest for palaeolimnological studies, especially if a strong relationship between water temperature and instar size can be established and validated in laboratory culture. We show that males of *C. ovum* are significantly smaller than females. Sexual size dimorphism is common in podocopid ostracods with sexual reproduction; female carapaces are usually larger in Cypridoidea (COHEN & MORIN 1990). However, this dimorphism is normally much clearer in larger species than in *C. ovum*. Here, small adult size, combined with large egg size (i.e. low adult/egg size ratio), probably constrains the achievement of a marked sexual size dimorphism, a phenomenon previously reported by MAIER (1994) for copepods.

ALM (1915) observed that male *C. ovum* mature earlier than females, so that they outnumber females at the beginning of the reproductive period; but they die also earlier than females. Our results confirm these findings and the most likely explanation is that males invest greatly in sperm production and mating, thus shortening their life-span and dying earlier than females, which invest high amount of energy on eggs, but later than males do on sperm.

The average size of *C. ovum* adults in Lake La Cruz is close to the minimum adult size reported elsewhere (see ALM 1915, BRONSHTEIN 1947, JANZ 1983). These studies, however, were undertaken at higher latitudes and, consequently, lower average temperatures than the present survey. This latitudinal or climatic effect, which produces smaller adults in the same species under conditions of higher temperatures, was also reported in *Cyprideis torosa* (JONES, 1850) by MEZQUITA et al. (2000). Other works also corroborate the negative relationship between habitat temperature and ostracod carapace size (e.g. SZCZUCHURA 1971, MARTENS 1985). However, other intrinsic or extrinsic fac-

---

698 Francesc Mezquita, Maria D. Boronat and Maria R. Miracle

---

tors such as photoperiod or salinity, might also be involved in size variability in *C. ovum*, as demonstrated for other ostracod taxa (ALCORLO et al. 1999, BALTANÁS et al. 2000).

The life history of *Cyclocypris ovum* in Lake La Cruz apparently follows a pronounced seasonal pattern (Fig. 4), with only one generation being produced per year. Hatching occurs between November and May and the first adults of this cohort appear in June. Seasonality in the reproductive biology of freshwater ostracods has been commonly observed, usually in populations living at intermediate latitudes (COHEN & MORIN 1990). Even though detailed studies of the life cycle of *C. ovum* are not known to us, a certain variability is appreciated when we compare our results with previous studies on its reproductive biology (e.g. ALM 1915, JANZ 1988, GRIFFITHS 1995). In Lake La Cruz, hatching occurs mainly during winter when temperatures are lowest, whilst in northern Europe hatching starts in spring. This variability might be due to genetic or environmental effects (ecophysiological plasticity), or both. Nevertheless, the warmer conditions at lower latitudes are probably the most likely explanation of these contrasting life histories, for ostracod egg hatching strongly depends on water temperature (ALM 1915).

Within Europe, *Cyclocypris* has its maximum species richness in northern areas (JANCARÍK 1949), with *C. ovum* being one of the most frequently reported non-marine ostracod species (MEISCH 2000), but this genus is not common in the Iberian Peninsula, where it appears mainly in the northern areas or at relatively high altitudes (MARGALEF 1953, ROCA & BALTANÁS 1993, MEZQUITA et al. 1999 a, ROCA et al. 2000). This is probably due to temperature constraints affecting the life-history of the species, which would not be able to readily colonise lowland habitats at low latitudes. Further laboratory experiments and biogeographical analysis would clarify this aspect of the ecology of *C. ovum*.

#### **Summer sharp population declines: mortality, migration or dormancy?**

A drastic event affected the Lake La Cruz *C. ovum* population between June and July in all years, when all juveniles disappeared and the adult population suffered a marked density decline. This sudden reduction in population numbers appears to coincide with 'summer whiting' and the increase of water temperatures over 20 °C. Later, adults progressively reappear over the following months, but juveniles do not until the next hatching period.

Two possible explanations for the sudden decrease in population numbers are mortality and avoidance behaviour. This change of behaviour could comprise either emigration to other lacustrine habitats, or a decrease in swimming activity and seeking refuge in the sediment.

MEZQUITA et al. (1999b) experimental work on *Herpetocypris intermedia* KAUFFMANN, an ostracod living in climatic conditions and water chemistries very similar to those in which *C. ovum* can be found (MEZQUITA et al. 1999a), showed that unusually high water temperatures (c. 24 °C) reduce survival time and increase moult rate. Moreover, the combination of high temperature with a type of water chemistry to which the species is not adapted can produce the highest mortality and moult failure rates. Therefore, it is expected that the reduction of calcium and carbonate produced by precipitation, coupled with high temperatures, might also be unsuitable conditions for an active population of *C. ovum* in Lake La Cruz, and may promote increased mortality or escape or torpid behaviour. Furthermore, the whiting phenomena may also affect ostracod food availability through effects on organic matter and planktonic and benthic algal communities.

It is possible that most juveniles die under these stressful conditions, for they are not found again in the samples. However, adults reappear after a few weeks and the population is restored. The lack of ostracods in the migration traps, and the higher ostracod densities in the sediment than above it, suggests that the active population of adults found after summer had remained in arrested development within the sediment; their ability to colonise the interstitial environment has been reported elsewhere (MARMONIER & CREUZÉ DES CHÂTELLIERS 1992). These adults mature and become active before lake overturn in November. When autumn overturn starts, *C. ovum* females have already started laying eggs, and these hatch when epilimnetic waters are nutrient enriched and algae proliferate. Therefore, juvenile ostracod growth is coupled to increasing concentrations of phyto- and zooplankton.

The results obtained from migration traps and SCUBA diving samples in October 2000 (i.e. an absence of ostracod migration, absence of juveniles in the sediments, higher densities in the sediments than in the water layer above the littoral stones, together with unusually low motility of immature adults) also suggest that the adult population is restored after its summer decline with individuals emerging from the sediments, where they have been in arrested development.

We thus hypothesise that immature adults from the new generation appearing in late spring-early summer enter dormancy or quiescence (a reversible cessation of development induced by environmental factors; ANDREWARTHA & BIRCH 1954) in summer. The reduced activity pattern of immature adults from sediment samples support our hypothesis of adult dormancy, consisting of an arrested development instar that is protected by the calcitic carapace. Ostracods, unlike some cyclopoid or harpacticoid copepods that exhibit encysted diapause (HAIRSTON & CÁCERES 1996), do not need to build a protective cyst around their bodies, for they just have to close their valves tightly. Ostracod torpid behaviour has been described for juveniles of *Candona patzcuaro*

700 Francesc Mezquita, Maria D. Boronat and Maria R. Miracle

TRESSLER, 1954, as a survival strategy to escape desiccation in playa lake soils for several months (HORNE 1993). Similarly, HEIP (1976) found that the last juvenile instars of the population of *Cyprideis torosa* (JONES, 1850) resisted winter conditions apparently in arrested growth. We postulate torpid behaviour of *C. ovum* immature adults following whiting phenomena in Lake La Cruz in summer.

### Conclusions

1. The study of the population dynamics of *Cyclocypris ovum* suggests that this species has univoltine reproduction in the littoral zone of Lake La Cruz, with the main hatching periods occurring in winter-early spring and coupled to lake overturn. The first new adults of this generation appear in May (juvenile development ~6 months). According to changes in population density, adult life span seems to be ~6–8 months, but this should be checked in laboratory cultures.
2. Differences in adult size and reproductive period from those reported in northern European studies suggest that temperature plays an important role in growth, development and phenology of *C. ovum*.
3. Adult sex ratio is biased towards females during the hatching period, possibly because of a post-copulatory male mortality.
4. A sharp decline in population numbers occurs in summer, when water temperature exceeds 20 °C, productivity and nutrient concentration decrease, predator pressure increases and massive calcium carbonate precipitation events occur. The combination of these processes is probably responsible for increased mortality rates of (particularly juvenile) *C. ovum* inhabiting the littoral of the lake, and entry into dormancy or quiescence of the new generation of immature adults. Shortly later, the depopulated areas above the sediments are progressively re-colonised by actively swimming mature adults, which probably emerge from the sediments to reproduce.
5. In a permanent water body, the achievement of a dormant immature adult stage that is able to resist extreme temperatures, changes in water chemistry, food shortages or increased predation in stratified lakes, might represent a more adaptive life history strategy than does resting egg production as seen in temporary waters.

This is the first detailed field study (to include information on all developmental instars) of the life history of *C. ovum*, one of the smallest epigeal non-marine ostracod species of the Holarctic region. Its development time is intermediate in comparison with other ostracods, and its reproductive strategy has similarities to those of other small crustacean species with determinate growth, e.g. copepods. The life history of *C. ovum* in the littoral of Lake La Cruz be-



comes truncated in summer, but the species is able to successfully recolonise this habitat shortly after disturbance and autumn overturn. To improve our knowledge of the life history and reproductive strategy of *C. ovum*, future research should focus on its migratory and anti-predatory behaviour, interstitial habits and induction of dormancy, reproductive effort, egg production and growth under different environmental conditions and its tolerance of temperature and hydrochemical variability.

### Acknowledgements

We want to thank the comments and support of A. CAMACHO, R. JULIÀ, J. R. ROCA, J. RUEDA, A. SANZ, E. VICENTE and all the colleagues of the Ecology Department of the Univ. of València who assisted in the field work. Special thanks to HUW I. GRIFFITHS who kindly corrected the English. We are also indebted to KOEN MARTENS and an anonymous referee for their suggestions to a previous version of the manuscript. This work received financial support from the Spanish Government (CICYT project CLI96-1103-CO2-01). F.M. held a postdoctoral fellowship funded by the Spanish Ministry of Education and Culture (MEC, EX99-20796537).

### References

- ALCORLO, P., BALTANÁS, A. & ARQUEROS, L. (1999): Intra-clonal shape variability in the non-marine ostracod *Heterocypris barbara* (Crustacea, Ostracoda). – *Geosound* **35**: 1–11.
- ALM, G. (1915): Monographie der Schwedischen Süßwasserostacoden nebst Systematischen Besprechung der Tribus Podocopa. – *Zoologiska Bidrag från Uppsala* **4**: 1–246.
- ANDREWARTHA, H. G. & BIRCH, L. C. (1954): The distribution and abundance of animals. – The University of Chicago Press, Chicago, 782 pp.
- ARMENGOL, X. & MIRACLE, M. R. (2000): Diel vertical movements of zooplankton in lake La Cruz (Cuenca, Spain). – *J. Plankton Res.* **22**: 1683–1703.
- ARMENGOL-DÍAZ, J., ESPARCIA, A., VICENTE, E. & MIRACLE, M. R. (1993): Vertical distribution of planktonic rotifers in a karstic meromictic lake. – *Hydrobiologia* **255/256**: 381–388.
- BALTANÁS, A., OTERO, M., ARQUEROS, L., ROSSETTI, G. & ROSSI, V. (2000): Ontogenetic changes in the carapace of the non-marine ostracod *Eucypris virens* (JURINE). – *Hydrobiologia* **419**: 65–72.
- BEGON, J. M., HARPER, J. L. & TOWNSEND, C. R. (1996): Ecology: individuals, populations and communities. 3rd ed. – Blackwell Science Ltd., Oxford, 1068 pp.
- BRONSHTEN, Z. S. (1947): Freshwater Ostracoda. Fauna of the USSR, Crustacean, Vol. II, No. 1. – Russian Translations Series No. 64. – A. A. Balkema, Rotterdam.
- COHEN, A. C. & MORIN, J. G. (1990): Patterns of reproduction in ostracodes: a review. – *J. Crust. Biol.* **10**: 184–211.
- DASÍ, M. J. & MIRACLE, M. R. (1991): Distribución vertical y variación estacional del fitoplancton de una laguna cársica meromíctica, la Laguna de La Cruz (Cuenca, España). – *Limnética* **7**: 37–59.

## 702 Francesc Mezquita, María D. Boronat and María R. Miracle

- FENWICK, G. D. (1984): Life history and population biology of the giant ostracod *Leuroleberis zealandica* (BAIRD, 1850) (Myodocopida). – J. Exp. Mar. Biol. Ecol. **77**: 255–289.
- GEIGER, W. (1990): Field and laboratory studies on the life cycle of *Cytherissa lacustris* (SARS) (Crustacea, Ostracoda) with special emphasis on the role of temperature. – Bull. Inst. Géol. Bass. Aquit. **47**: 191–208.
- (1998): Population dynamics, life histories and reproductive modes. – In: MARTENS, K. (ed.): Sex and Parthenogenesis. Evolutionary Ecology of Reproductive Modes in Non-Marine Ostracods. – Backhuys Publ., Leiden (The Netherlands), pp. 215–228.
- GRIFFITHS, H. I. (1995): The application of freshwater ostracods to the study of late Quaternary palaeoenvironments in North-Western Europe. – PhD Thesis, Univ. Wales (Cardiff).
- HAIRSTON, N. G., Jr. & CÁCERES, C. E. (1996): Distribution of crustacean diapause: micro- and macroevolutionary pattern and process. – Hydrobiologia **320**: 27–44.
- HEIP, C. (1976): The life-cycle of *Cyprideis torosa* (Crustacea, Ostracoda). – Oecologia **24**: 229–245.
- HENGEVELD, R. (1990): Dynamic biogeography. – Cambridge University Press, Cambridge, 249 pp.
- HORNE, D. J. (1983): Life-cycles of podocopid Ostracoda – a review (with particular reference to marine and brackish-water species). – In: MADDOCKS, R. F. (ed.): Applications of Ostracoda. – Univ. Houston, Houston, pp. 238–249.
- HORNE, F. R. (1993): Survival strategy to escape desiccation in a freshwater ostracod. – Crustaceana **65**: 53–61.
- JANCAŘÍK, A. (1949): Príspevek k poznání rodu *Cyclocypris* (Ostracoda) s popisem nového druhu. – Přírodovědecký sborník ostravského kraje **10**: 1–26.
- JANZ, H. (1983): Die Ostracoden (Crustacea) des Schönbuschs bei Tübingen. – Jh. Ges. Naturkunde Württemberg **138**: 245–259.
- (1988): Untersuchung über die Zusammensetzung der Bodenfauna von Fallaubtümpeln im Naturpark Schönbusch in Abhängigkeit vom Zersetzungsgrad des Rotbuchenlaubs. – PhD Thesis, Univ. Tübingen.
- JULIÀ, R., BURJACHS, F., DASÍ, M. J., MEZQUITA, F., MIRACLE, M. R., ROCA, J. R., SERRA, G. & VICENTE, E. (1998): Meromixis origin and recent trophic evolution in the Spanish mountain lake La Cruz. – Aquat. Sci. **60**: 270–299.
- LATIFA, G. A. (1987): Effect of temperature on the development of embryonic and post-embryonic stages of *Heterocypris incongruens* (RAMDOHR, 1808) (Ostracoda). – Crustaceana **52**: 95–100.
- LÖFFLER, H. (1984): The paleolimnology of Lake Bled (Blejsko Jerezo). – Verh. Int. Verein. Limnol. **22**: 1409–1413.
- MAIER, G. (1994): Patterns of life history among cyclopoid copepods of central Europe. – Freshwat. Biol. **31**: 77–86.
- MARGALEF, R. (1953): Los crustáceos de las aguas continentales ibéricas. – Instituto Forestal de Investigaciones y Experiencias, Madrid.
- MARÍN, J. A. (1984): Estudio del desarrollo de los ostrácodos *Eucypris aragonica* y *Heterocypris salina* en cultivo de barro. – Limnética **1**: 345–354.
- MARMONIER, P. & CREUZÉ DES CHÂTELLIERS, M. (1992): Biogeography of the benthic and interstitial living ostracods (Crustacea) of the Rhône River (France). – J. Biogeogr. **19**: 693–704.

- MARTENS, K. (1985): Effects of temperature and salinity on postembryonic growth in *Mytilocypris henricae* (CHAPMAN) (Crustacea, Ostracoda). – J. Crust. Biol. **5**: 258–272.
- MARTENS, K., DE DECKKER, P. & MARPLES, T. G. (1985): Life History of *Mytilocypris henricae* (CHAPMAN) (Crustacea: Ostracoda) in Lake Bathurst, New South Wales. – Aust. J. Mar. Freshwat. Res. **36**: 807–819.
- MARTENS, K., HORNE, D. J. & GRIFFITHS, H. I. (1998): Age and diversity of non-marine ostracods – In: MARTENS, K. (ed.): Sex and Parthenogenesis. Evolutionary Ecology of Reproductive Modes in Non-Marine Ostracods. – Backhuys Publ., Leiden (The Netherlands), pp. 37–55.
- MATZKE-KARASZ, R. (1995): Aktuelle Gattungs- und Artmerkmale bei *Scottia*, *Cyclocypris*, *Psychrodromus* und *Mesocypris* (Ostracoda). – Sonderveröff. Geol. Inst. Univ. Köln 97. Geologisches Institut, Universität zu Köln, Köln.
- MCLAY, C. L. (1978): The population biology of *Cyprinotus carolinensis* and *Herpetocypris reptans*. – Can. J. Zool. **56**: 1170–1179.
- MEISCH, C. (2000): Freshwater Ostracoda of Western and Central Europe. – Süßwasserfauna von Mitteleuropa. – Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- MEZQUITA, F. & MIRACLE, M. R. (1997): Chydorid assemblages in the sedimentary sequence of Lake La Cruz (Spain) subject to water level changes. – Hydrobiologia **360**: 277–285.
- MEZQUITA, F., OLMOS, V. & OLTRA, R. (2000): Population ecology of *Cyprideis torosa* (JONES, 1850) in a hypersaline environment of the Western Mediterranean (Santa Pola, Alacant) (Crustacea: Ostracoda). – Ophelia **53**: 119–130.
- MEZQUITA, F., ROCA, J. R. & WANSARD, G. (1999b): Moulting, survival and calcification: the effects of temperature and water chemistry on an ostracod crustacean (*Herpetocypris intermedia*) under experimental conditions. – Arch. Hydrobiol. **146**: 219–238.
- MEZQUITA, F., SANZ-BRAU, A. & MIRACLE, M. R. (1996): New data on freshwater ostracod assemblages (Crustacea, Ostracoda) from Cuenca (Central Spain). – Bull. Soc. Nat. lux. **97**: 239–247.
- MEZQUITA, F., TAPIA, G. & ROCA, J. R. (1999a): Ostracoda from springs on the eastern Iberian Peninsula: ecology, biogeography and palaeolimnological implications. – Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. **148**: 65–85.
- MIRACLE, M. R., CAMACHO, A., JULIÀ, R. & VICENTE, E. (2000): Sinking processes and their effect on the sedimentary record in the meromictic Lake La Cruz (Spain). – Verh. Int. Verein. Limnol. **27**: 1209–1213.
- RANTA, E. (1979): Population biology of *Darwinula stevensoni* (Crustacea, Ostracoda) in an oligotrophic lake. – Ann. Zool. Fenn. **16**: 28–35.
- ROCA, J. R. & BALTANÁS, A. (1993): Ecology and distribution of ostracoda in Pyrenean springs. – J. Crust. Biol. **13**: 165–174.
- ROCA, J. R., MEZQUITA, F., RUEDA, J., CAMACHO, A. & MIRACLE, M. R. (2000): Endorheic versus karstic lakes: patterns of ostracod distributions and lake typology in a Mediterranean landscape (Castilla – La Mancha, Spain). – Mar. Freshwat. Res. **51**: 311–319.
- RODRIGO, M. A., VICENTE, E. & MIRACLE, M. R. (1993): Short term calcite precipitation in the karstic meromictic Lake La Cruz (Cuenca, Spain). – Verh. Int. Verein. Limnol. **25**: 711–719.

**704** Francesc Mezquita, Maria D. Boronat and Maria R. Miracle

---

- – – (2000): The role of light and concentration gradients in the vertical stratification and seasonal development of phototrophic bacteria in a meromictic lake. – Arch. Hydrobiol. **148**: 533–548.
- STRAYER, D. (1988): Life history of a lacustrine ostracod. – Hydrobiologia **160**: 189–191.
- SZCZETCHURA, J. (1971): Seasonal changes in a reared fresh-water species, *Cyprinotus (Heterocypris) incongruens* (Ostracoda), and their importance in the interpretation of variability in fossil ostracodes. – Bull. Centre Rech. Pau-SNPA **5**: 191–205.
- VICENTE, E. & MIRACLE, M. R. (1988): Physicochemical and microbial stratification in a meromictic karstic lake of Spain. – Verh. Int. Verein. Limnol. **23**: 522–529.
- WILLIAMS, D. D. (1991): Life history traits of aquatic arthropods in springs. – Mem. Entomol. Soc. Can. **155**: 63–87.

Submitted: 7 December 2001; accepted: 14 August 2002.

## Current ecology and sedimentation of the littoral Cladocera in the meromictic lake La Cruz (Spain).

Boronat, L. and Miracle, M. R.

Departamento de Ecología. Universidad de Valencia. 46100 Burjassot, (Valencia). Spain. (e-mail: dboronat@uv.es, miracle@uv.es)

Key words: Chydoridae, paleolimnology, sedimentation traps, seasonal patterns, kastic lake

### Summary

1. Littoral cladoceran populations are followed during two annual cycles in Lake La Cruz, a small doline lake. Five points, which included all the different habitats types, were sampled in the littoral zone using a hand-held net. The steep bathymetry of the basin restricts macrophyte growth, with the most abundant *Myriophyllum spicatum* confined to small, dispersed clumps.
2. The seasonal variations of littoral cladocerans are related to lacustrine processes, especially the tumultuous carbonate precipitation, which occurs every summer. *Acroperus neglectus*, the dominant littoral species, has its maximum development in late autumn, showing secondary growth in spring, shows a drastic decline in summer especially after the whittings, which is more pronounced at the macrophyte sites.
3. At the same time the material from sedimentation traps suspended in the centre of the lake was collected monthly. Traps with and without formaline were used indicating that chydorid remains are quite permanent, but planktonic cladoceran remains (*Diaphanosoma*, *Daphnia* and *Ceriodaphnia*) decompose and were scarce in traps without formaline. The deposition of the chydorid remains peaks in the traps at the end of autumn, at the time of their littoral population maxima.
4. A hypothesis based on the transportation of the littoral remains via lake pycnoclines is presented. The apparent accumulation rates of chydorid remains in the traps increases as summer stratification advances, when the thermocline coincident with the oxycline constitutes a sharper plane separating the two layers of different density and promotes water flow along it. Then it presents a peak after the tumultuous calcium carbonate precipitation and it is minimum there after until autumn. The present littoral cladoceran assemblage is compared with the lake sedimentary record described in a previous paper.

### Introduction

The ecology of littoral cladocera has been less studied than that of planktonic cladocera, however in sediments of lakes, fossil remains of the former are often more abundant. As a general rule the central sediments of deep lakes contain paradoxically a greater amount of littoral remains than those from the zooplankton, especially when the genus *Bosmina* is not frequent in the plankton (Hofmann, 1987; Hann *et al.*, 1994). This results from the re-suspension and circulation of the more resistant littoral remains and the frailty of the zooplankton rest. This paper compares limnological contemporaneous records of the littoral

cladoceran communities with the remains collected with sedimentation traps in the centre of the lake, to contribute to the knowledge of sedimentation processes and the reliability of sedimentary records. The results are further discussed in relation to the cladoceran remains described, in a previous paper (Mezquita & Miracle, 1997), from a sediment core taken at the centre of the same lake. The paper describes also the seasonal pattern of abundance of littoral cladocera in different sites of the shore and the effect of calcite precipitation on its populations. Furthermore, most existing literature describe seasonal patterns only in the ice-free period (spring-summer) (Goulden, 1971; Whiteside, 1974, 1988; Ham & Zrum, 1997) and very seldom descriptions of the complete annual cycle (Keen, 1973) can be found. Here we describe the whole annual cycle in a lake that does not freeze, but has low winter temperatures down to 5° C.

## Materials and methods

### *Study site*

Lake La Cruz (UTM 30 SWK 962272) is an iron meromictic lake formed by the dissolution of cretacic dolomites. It is a closed circular lake that fills approximately half height of the doline basin (170 m diameter). The water level has decreased a few meters since its first description by Vicente & Miracle (1988). At the time of this study, it had a mean diameter of 120 m and a maximum depth of 22 m, varying slightly with the seasons (less than 1 m). Its feeding is subterranean, probably from small water sources a few meters above the bottom. A tumultuous precipitation of calcium carbonate occurs each summer resulting in a complete whitening of the lake surface (Rodrigo *et al.*, 1993). The littoral is very steep, consisting on big blocks of dolomite with very scarce and disperse vegetation amongst them. The slope, calculated as  $\tan \alpha$  is usually around 1 (Armengol & Miracle, 1999). Further information on this lake can be found in Rodrigo *et al.* (2000).

### *Littoral sampling methods*

Semi-quantitative samples were taken monthly in 5 sampling sites along the shore (Fig.1). Sampling points 1 and 5 were the sites with more submersed vegetation, in sampling point 4 only emergent vegetation was conspicuous and sampling points 2 and 3 had a bared bottom in the zone that can be visualised from the surface. Collections were made using a hand-held net (75  $\mu\text{m}$  mesh with a trapezoidal base of 35 cm, attached to a 2 m metal rod). The net was moved over the substrate and throughout the vegetation present at the sampling side, down to a depth of about 1 m. Samplings were taken always the same way, filtering along a distance of 1.5 m, ten times. Cladocerans were counted from successive aliquots under an inverted microscope and identified using mainly Alonso (1996). Cladoceran species diversity was calculated using the Shannon-Wiener index.

### *Sediment traps*

Sediment traps consisting on a heavy platform supporting 8 test tubes (16 mm diameter and 200 mm long) were hung near the bottom (19.5 m deep) in the permanent anoxic layer. Additional traps were hung at other depths, but the records are incomplete because they were repeatedly taken mischievously by unknown people. The bottom trap was also taken once during 1996.

The traps were similar to those described in Pedrós-Alió *et al.* (1989) and they were simultaneously used to study mineral and organic matter sedimentation (Miracle *et al.*, *in press*). At the time of deployment, the tubes were filled with water taken from the corresponding depth where the traps were going to be lowered. Since autumn 1996, a saline solution of dilute formaline, buffered with sodium borate, was added to the bottom of some of these filled tubes with a Pasteur pipette assembled to a thin silicone tube. The traps were collected approximately monthly (except two winter traps with intervals of one and a half months). Two of the tubes were used for counting cladoceran remains; one of the tubes had the formaline treatment, when collected (Table 2). The tubes without treatment were fixed with formaline or HgNO<sub>3</sub> immediately after collection. Each chydorid remain whether head shield, carapaces or postabdomen or a combination of them attached together, was counted as one animal. For *Daphnia*, *Ceriodaphnia* and *Diaphanosoma*, each remain consisting on whole abdominal claws, heads or carapaces or a combination of them attached together, were considered as one animal, fragments of the just mentioned remains and antennal segments were also considered but only as proportions corresponding to individual fragments. (Thoracic limbs were also counted but only used as verification of the abundance trends found with the former remains). We did not use Frey (1986) formulae because the probability that the remains were coming from the same animal is very low and to have a better comparison between samples and species is preferable to count all remains than just considering the maximum, although knowing that one animal gives several parts, but in the same number for each species and sample.

## Results

In Table 1 we show the variation of temperature, conductivity and pH at the surface water in the sampling dates. In Figure 2 we want to summarise lake stratification in the study period (March 1996-December 1997). The environmental conditions during two studied annual cycles were slightly different (Fig. 2). The winter of 1996 was colder and the mixing depth was greater than 1997, therefore spring chlorophyll *a* was larger in 1996. The metalimnion was shallower and steeper in 1996 and spring rains were scarce, whereas in 1997 spring was slightly wetter. Epilimnetic conductivity was around 0.55 mS cm<sup>-1</sup> and the superficial pH was in the range 8.5-9. The monthly evolution of epilimnetic phytoplankton chlorophyll, during the same study period can be found in Miracle *et al.* (*in press*). The same paper includes a description of the calcite precipitation phenomena during that study period: the main whiting occurred at the end of June-beginning of July in both years, but in 1997, a secondary whiting also took place in the first week of September.

## Littoral populations

*Acroperus neglectus* (Lilljeborg, 1900) is by far the most dominant species of the littoral zone of lake La Cruz. The annual population dynamics of this species (Fig. 3) shows a growth period in spring, followed by a drastic decline in summer, which appears to be triggered by the whiting phenomena, which results in noticeable carbonate precipitation covering the macrophytes, in association with large amounts of gelatinous material. This seems to have a detrimental effect on the littoral cladocerans, especially *Acroperus neglectus*. Low numbers are found after the

whittings in early summer and persist until late autumn, especially in the second year, when a secondary whiting occurred in the beginning of September, which produced a further clearance. By the end of the autumn the species has accomplished its main growth period, reaching its maximum population density in December, which coincides with the peak of ephippial egg production. This is very similar to that found in *Acroperus* in a hardwater lake of southern Michigan (Keen, 1973), one of the few existing studies on whole annual cycles of littoral chydorids, that is including autumn and winter. These eggs, with reducing frequency, can be found until February, when the population drops to a minimum again, until the next spring growth period.

*Alona guttata* (Sars, 1890) is the second most abundant species becoming so after the diminution of the dominant *A. neglectus* (Fig. 4), especially in early autumn. *A. guttata* occurred at higher numbers in the zones with macrophytes and had its highest percentages and numbers when the macrophytes were still covered with calcium carbonate and the densities of *A. neglectus* were still low. Therefore, it presented relative maxima in early autumn just before the maxima of *A. neglectus*.

*Graptoleberis testudinaria* (Fischer, 1848) is the third most important species which attains its highest densities in the zones with macrophytes, in spring and autumn, however its percentage occurrence becomes more important when *A. neglectus* numbers have decreased, especially in late summer and early autumn.

In Fig. 4, the proportions of the different littoral cladocerans are presented for the three main types of littoral zones. The shores are typical for a sink hole, with very steep slopes consisting of big dolomite blocks. However there are clumps of *Myriophyllum spicatum* in association with *Potamogeton lucens* and *Potamogeton pectinatus* in smaller proportions, they are represented by sites 1 and 5 (Fig. 1) which correspond to the zones that had the highest macrophyte cover, least abruptness and most sandy soil. All other zones are very steep with big stones. The *Scirpus* zone is characterised by patches of emerging *Scirpus lacustris* from the water, with scarce and small *Chara* growths amongst the rocks and it is represented by site 4 (Fig. 1). Collections from sites 2 and 3 (Fig. 1) were grouped to characterise the without visible macrophyte growth. There are no large differences in the population dynamics of *A. neglectus* between these zones (Fig. 3) except for slight variations in the zone without macrophytes, where it shows a decreased population in spring and no negative effect from the secondary whiting of 1997. Diversity of strict littoral species of cladocera (chydorids plus *Simocephalus vetulus*) was low, never reaching more than 1.7 bits (Table 1). Here, a comparison is shown between the average diversity amongst the 5 sampling points and that of the pooled 5 samples indicating that spatial heterogeneity is important, although the community is dominated every when by *A. neglectus*.

#### *Sedimentation traps*

The remains of all cladocerans in the sedimentation traps were counted to establish a rate of deposition per day, which corresponded roughly to a monthly average. Number are given for the bottom hung at 19.5 m was always far below the oxygen extinction depth (Fig. 1 and 2) where no living cladocera can be found. We observed a large bias in the numbers of the



planktonic cladocerans (*Daphnia longispina* group, *Ceriodaphnia dubia* and *Diaphanosoma brachyurum*) when they were collected in traps with or without formaline. Table 2 shows that the number of these planktonic cladocerans are invariably higher in the tubes treated with formaline, therefore the littoral/planktonic ratio (in percentages, Fig. 1) is quite different depending on whether the collecting tube of the trap was treated with formaline or contained plain water from the respective depth. This is because the littoral cladoceran remains especially those of chydorids are very resistant to decay whereas that is not the case for *Diaphanosoma*, *Daphnia* and *Ceriodaphnia* remains.

Fig. 5 show the temporal variation of the dominant *A. neglectus* compared with the remains collected in the traps. There is a concordance with the growth of its littoral populations and the accumulation of remains in the sedimentation traps. The small size, circular shape and steep slopes of the lake, altogether with its stratification properties leads to a relatively rapid transportation of littoral particles to the centre of the lake. However there is also a component of relevance derived from lacustrine processes, i. e. whittings and vertical mixing, in the re-suspension and sedimentation processes.

The whittings have a marked effect on the sedimentation rate of total organic matter (Fig. 6, Miracle *et al*, in press), which is mainly planktonic in origin, since it occurs in periods of high water stability. Moreover, the lake basin consists of a water filled sink hole with a superficial reception zone limited to not much more than the area of the hole, formed by a collapse in the top of a dolomitic "mesa" where the vegetation consists of sparse *Pinus-Juniperus* forest. However, the whittings have also a small effect on sedimenting littoral material that could be more or less coming from accumulations in the pycnoclines of the lake, i.e. the thermocline and most probably at the oxygen extinction depth where a sharp conductivity gradient is formed (Vicente & Miracle, 1988; Rodrigo *et al*, 2000). This is true for the remains of *A. neglectus* (Fig. 5) and total Chydoridae (Fig. 6) which show an increase in abundance in the bottom trap tubes collected after the whittings. Chydorid remains were not found in significant numbers in additional traps suspended during the stratification period at 12.5 m in the water column, at the lower part of the thermocline, but they showed similar or slightly higher abundances in the additional traps at 15 m of depth in the hypolimnion, more or less below the oxygen extinction depth, than in the bottom trap (19.5 m) from which the results are presented in this paper.

Another important pulse of organic matter deposition was collected in the trap tubes suspended from 16-December 1996 to 6-February 1997, which corresponds with the mixing period. Furthermore it is the main rain period in the zone (Fig. 2), and influences the subterranean inflow in the lake and affects the re-suspension of sediment in the water. Chydorid remains were also high in this trap collection indicating some influence, although their late autumn maximum was clearly placed in the earlier collection (7 November-16 December 1996), corresponding to the peak of abundance of their living populations in the littoral (Figs. 5 and 6). In the year 1998 chydorid remains also increase in November-December.

The presence of pelagic cladocerans in the traps (Table 2) is in agreement with their seasonal occurrence in the lake (Armengol & Miracle, 2000). Since all of them occur mainly in spring and summer, these data shows that the remains of planktonic cladoceran in the traps follow the main pattern of organic matter sedimentation shown in Fig. 6, with a marked maximum during

the whiting.

### Discussion

In a previous study (Mezquita and Miracle, 1997) of a sediment core from the centre of Lake La Cruz, *A. neglectus* was found to be the dominant species through this lake is history. On the other hand the remainder of littoral cladocerans were grouped in two assemblages which were found in alternation in the sedimentary sequence. The littoral cladoceran fauna described in this paper corresponds to one of the reported assemblages, constituted by *Alona guttata*, *Graptoleberis testudinaria*, *Pleuroxus laevis* and *Alona rectangula*. This assemblage was assigned to relatively warmer episodes, with more or less fluctuating water levels and primarily when those water levels create a littoral without a substantial benthic sublittoral infralittoral area or transitional zone to the profundal. None of the species characteristic of the other assemblage (*Chydorus sphaericus*, *Alona affinis* and *Alona quadrangularis*) thought to be favoured by opposite conditions (lower temperatures and a more developed infralittoral environment) was found in the study period. This confirms the relation of the present cladoceran assemblage to the above mentioned conditions, since at present, the littoral zone is confined to a thin strip, as the lake rapidly reaches the 2-3 m of depth and from then on the slopes are quite vertical leading to the anoxic waters, just a few meters from the shore.

The littoral zones of this lake do not exhibit sufficient heterogeneity to support different cladoceran assemblages and very little differences were found between the distinct sampling points. Species composition was the same and the only important feature observed is the expected a higher diversity in the sites with macrophytes compared to the sites without them.

Lacustrine processes such as vertical mixing, which enhances fertilization in the epilimnion, affect positively the growth of littoral cladocerans, which peak in late autumn and spring. On the other hand stratification and carbonate precipitation are detrimental. The marked decrease in the chydorid abundance in summer as shown by our results, is the population dynamics pattern of this group in many lakes (Whiteside, 1974 & 1988; Williams, 1982). This pattern seems to be a response to changes in periphyton or food conditions, in our case enhanced by calcium carbonate precipitation, however other factors could be also involved such as invertebrate (Goulden, 1971; Williams, 1983) and fish predation (Whiteside, 1988). Larva of *Chaoborus*, of Tanytopodinae and other insects were observed in the littoral and also *Gambusia*, this fish was introduced recently, prior to our study. There are also other introduced fishes in the lake, from which the young of the year may eat littoral cladocera.

The preservation of the remains of the different cladoceran species in the sediment is variable. In particular, littoral / planktonic cladocera ratios can vary a lot, because of the vulnerability of the remains of the later. In this paper we clearly demonstrate that for daphnids and *Diaphanosoma* populations, the remains (all fragments except mandibles, see methods) found in the bottom traps without fixatives are unreliable estimations of their abundances. The trap was always at the bottom of the anoxic monimolimnion of this meromictic lake, for below the water layers where cladocerans migrate. Some authors (Matveev, 1986) have demonstrated that sample treatments (e.g. heating the sediment in a KOH solution) can lead to considerable underestimation. Here we showed that decay, which will depend on the depositional

environment, could alter significantly the proportions of remains in the sedimentary record. In this lake, littoral cladocerans were transported to the sediment trap at the centre of the lake quite rapidly and the accumulation rates of their remains in them are well related to their density in the littoral. The transport to the centre occurs in the deep water layer just at the lower part of the metalimnion, because remains were almost missing in the additional traps located in the middle of the metalimnion, whereas similar or slightly higher amounts of remains to those of the near bottom trap, were obtained from additional traps located just below the metalimnion, approximately coincident with the oxycline. The stratification of the waters in this meromictic lake must be quite important in the transport of the remains of littoral organisms, via picnoclines, to the deepest part in the centre of the lake. The picnoclines are sharp density gradients either thermic or chemical. In summer (Fig. 2) the oxygen extinction depth coincides with the thermocline and there is both a drastic change of temperature and conductivity water currents are favoured at this depth and a water flow from the shore to the centre is expected and has been observed to occur at this depth (by diving experience, Paco Mezquita personal communication). We have shown that as summer advance, accumulation rates increased constantly. On the other hand the whittings or tumultuous calcium carbonate precipitation, show an additional quite important effect on the deposition of chydorid remains, because quickens the sedimentation of floating materials from the picnoclines. Thus a maximum was found in the trap collected after the main whitening event in summer and from then on, the accumulation rates decreased until the end of autumn. Chydorids show peak depositions in the traps at the end of autumn, at the time of their littoral maxima and although are influenced by the main deposition pulses after mixing and winter rains our result show that this is a superimposed secondary effect. Therefore, the yearly sedimentary records of chydorid remains must be quite correlated with the yearly abundance of their populations, its sedimentation being favoured also by the yearly calcium carbonate precipitation pulse.

### Acknowledgements

We thank Antonio Camacho, M<sup>a</sup> Dolores Sendra, Daniel Sanchis, Antonio Picazo and Lidia Romero for their assistance in the field. This study was funded by a CICYT Plan I+D grant n<sup>o</sup> CLI 96-1103-C02-01 to M. R. Miracle.

### References

- Alonso M. (1996) Crustacea, Branchiopoda. In Fauna Ibérica, vol. 7. Ramos, M. A. (ed.), Museo de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid. 486 pp.
- Armengol X. & Miracle M.R. (1999) Zooplankton communities in doline lakes and pools, in relation to some bathymetric parameters and physical and chemical variables. *Journal of Plankton Research*, **21** (12), 2245-2261.
- Armengol X. & Miracle M.R. (2000) Diel vertical movements of zooplankton in lake La Cruz (Cuenca, Spain). *Journal of Plankton Research*, **22** (9), 1683-1703.
- Frey D.G. (1986) Cladocera analysis. *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*. (ed. B.E. Berglund ), pp 667-692. John Wiley & Sons Ltd, Toronto.
- Goulden C. E. (1971) Environmental control of the abundance and distribution of the chydorid

- Cladocera. *Limnology and Oceanography*, **16**, 320-331.
- Hann B. J., Leavitt P. R. & Chang P. S.S. (1994) Cladocera community response to experimental eutrophication in Lake 227 as recorded in laminated sediments. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **51**, 2312-2321.
- Hofmann W. (1987) Cladocera in space and time: Analysis of lake sediments. *Hydrobiologia*, **145**, 315-321.
- Ham B. J. & Zrum L. (1997) Littoral microcrustaceans (Cladocera, Copepoda) in a prairie coastal wetland: seasonal abundance and community structure. *Hydrobiologia*, **357**: 37-52.
- Keen R. (1973). A probabilistic approach to the dynamics of natural populations of the chydoridae. *Ecology*, **54**: 524-534.
- Matveev V. F. (1986) History of the community of planktonic Cladocera in Lake Glubokoe (Moscow Region). *Hydrobiologia*, **141**, 145-152.
- Mezquita F. & Miracle M. R. (1997) Chydorid assemblages in the sedimentary sequence of Lake La Cruz (Spain) subject to water level changes. *Hydrobiologia*, **360**, 277-285.
- Miracle M. R., Camacho A., Juliá R. & Vicente E. (*in press*) Sinking processes and their effect on the sedimentary record in the meromictic Lake La Cruz (Spain). *Verhandlung der Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*
- Pedrós-Alió C., Mas J., Gasol J. M. & Guerrero R. (1989) Sinking speeds of free-living phototrophic bacteria determined with covered and uncovered traps. *Journal of Plankton Research*, **11**, 887-905.
- Rodrigo M. A., Vicente E. & Miracle M. R. (1993) Short-term calcite precipitation in the karstic meromictic lake La Cruz (Cuenca, Spain). *Verhandlung der Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, **25**, 711-719.
- Rodrigo M.A., Vicente E. & Miracle M.R. (2000) The role of light and concentration gradients in the vertical stratification and seasonal development of phototrophic bacteria in a meromictic lake. *Archiv für Hydrobiologie*, **148**, 533-548.
- Rodrigo M.A., Vicente E. & Miracle M.R. (2001) The meromictic lake La Cruz (Central, Spain) pattern of stratification. *Aquatic Sciences*, 63:406-416.
- Vicente E. & Miracle M. R. (1988) Physico-chemical and microbial stratification in a meromictic karstic lake of Spain. *Verhandlung der Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, **23**, 522-529.
- Whiteside M. C. (1974) Chydorid (Cladocera) ecology: Seasonal patterns and abundance of populations in Elk Lake, Minnesota. *Ecology*, **55**, 538-550.
- Whiteside M. C. (1988) 0+ fish as major factors affecting abundance patterns of littoral zooplankton. *Verhandlung der Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, **23**, 1710-1714.
- Williams J. B. (1982) Temporal and spatial patterns of abundance of the Chydoridae (Cladocera) in Lake Itasca, Minnesota. *Ecology*, **63**, 345-353.
- Williams J. B. (1983) A study of summer mortality factors for natural populations of Chydoridae (Cladocera). *Hydrobiologia*, 107, 131-139.

Table 1. Show the variation of temperature, pH and conductivity at the surface water and the diversity among the points with macrophytes (1, 4 & 5), without macrophytes (2 & 3), the mean diversity among the five points, and the ratio between pooled five samples and the mean, in the sampling dates.

		Temp	pH	Conduc	Diversity (bits)			
		(°C)		( $\mu\text{S cm}^{-1}$ )	With	Without	Mean	Tot/Mean
1996	Jn	22,0	9,00	530	1,00	0,49	0,79	1,07
	Jl	22,5	8,85	488	0,57	0,25	0,25	2,50
	Sp	20,6	8,95	548	0,27	0,27	0,22	1,25
	Nv	11,9	9,17	527	0,38	0,35	0,22	1,68
	Dc	7,1	8,98	527	0,16	0,03	0,11	1,20
1997	Fb	5,6	8,31	532	0,51	0,24	0,38	1,19
	Mz	11,4	8,77	526	0,14	0,59	0,29	0,56
	My	16,3	9,15	544	0,55	0,74	0,67	1,01
	Jn	20,2	9,13	534	1,23	1,26	1,32	1,00
	Jl	21,4	9,05	501	0,62	0,72	0,38	2,09
	Ag	24,5	8,96	499	0,41	1,50	0,44	2,28
	Sp	23,0	8,98	472	1,00	0,99	0,50	2,33
	Oc	18,0	8,95	507	1,68	1,01	0,95	1,77
	Nv	12,1	8,92	521	1,30	0,92	1,07	1,36
Dc	7,3	8,77	533	1,38	0,32	0,83	1,41	

Table 2. Apparent accumulation rates ( $\text{ind cm}^{-2} \text{ day}^{-1}$ ) during 1997, of the main planktonic cladocerans in the deep sediment traps with and without formaline treatment and comparison of the ratios in percentages of littoral to planktonic cladoceran remains in the sedimentation traps treated and untreated with formaline. Note that the biogenic decay affects considerably the amount of planktonic remains, but not that of chydorids. The trap collection corresponding to the main whitening is indicated by a bold format.

<i>Daphnia longispina</i>		<i>Ceriodaphnia dubia</i>		% littoral / planktonic	
With formaline	Without	With formaline	Without	With formaline	Without
0,41	0,10	0,05	0	55,56	200,04
0,09	0,40	0,06	0	258,80	171,43
0,45	0,30	1,13	0,08	18,52	68,07
<b>1,05</b>	<b>0,50</b>	<b>3,48</b>	<b>0,50</b>	<b>4,65</b>	<b>25,00</b>
0,23	0,45	0	0	1,55	11,43
0	0	0	0	2,63	25,39
0	0	0	0	0	8,07
0	0	0	0	200,07	533,37
1,36	0,45	0	0	26,67	116,68

## Figures

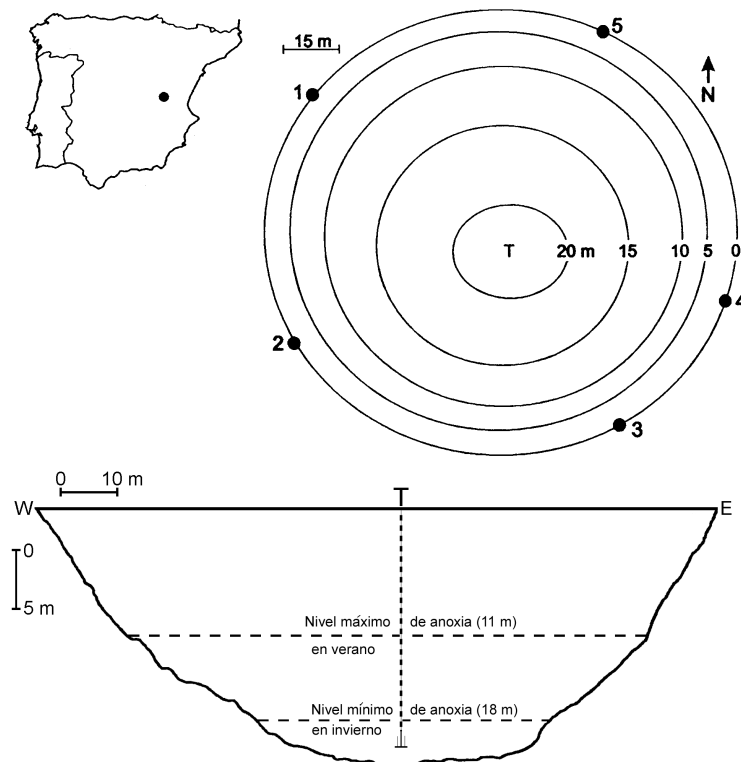


Figure 1. Bathymetric map of Lake La Cruz indicating the littoral sampling points (1 to 5) and the position of the sediment trap (T). The lower figure indicates the maximum and minimum anoxic level in the lake.

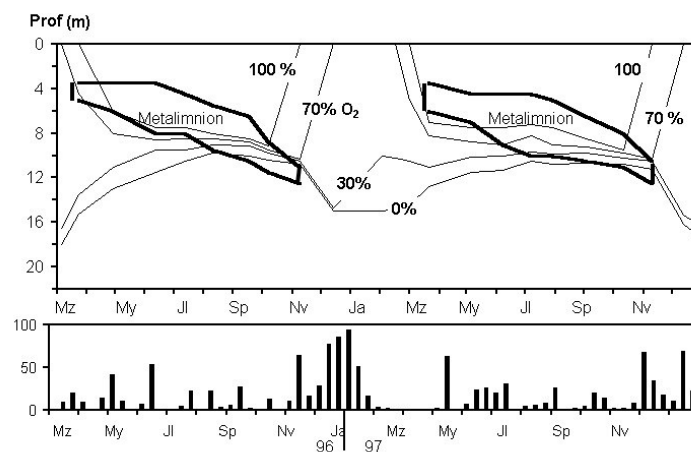


Figure 2. Thermal stratification and oxygen distribution during two consecutive annual cycles in lake La Cruz. Closed area of metalimnion encloses those depths that have a temperature gradient over  $1^{\circ}\text{C m}^{-1}$ . Oxygen isopleths for the lower percentage saturation to indicate the oxycline position. Rainfall is indicated in the bottom graph, as  $\text{mm m}^{-1}$  accumulated for ten days intervals.

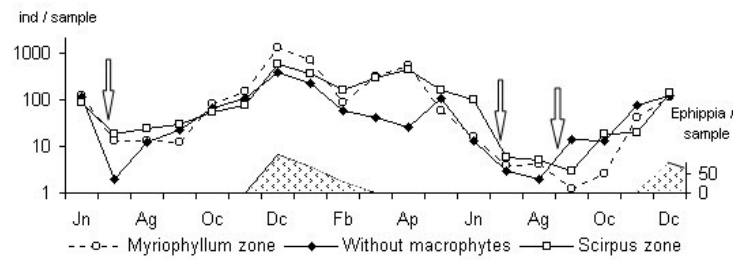


Figure 3. Monthly changes in semi-quantitative abundance (individuals and resting eggs per sample, see methods) of *A. neglectus*, the main species found in the littoral of Lake La Cruz in the three different zones. Arrows indicate the time of the whitings, during the studied period.

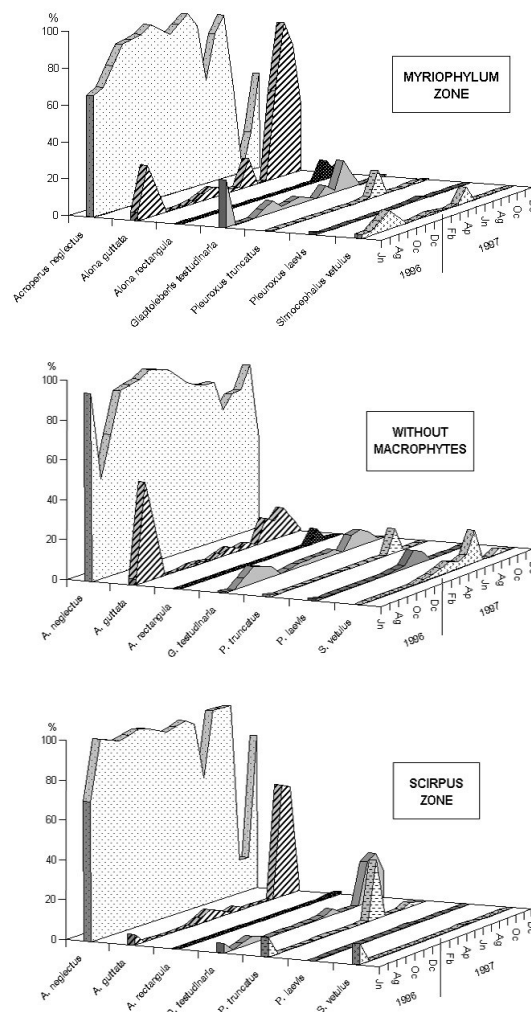


Figure 4. Monthly changes in relative abundances of the main littoral cladoceran species in three zones of Lake La Cruz: *Myriophyllum* zone and *Scirpus* zone are the averages from two sampling points where *M. spicatum* and *S. lacustris* respectively dominate. *Alonella exigua* was also found, but its occurrence is not plotted because it was limited to few individuals found only in October and November of 1997 samples. Data for the *Myriophyllum* zone and the zones without macrophytes are the averages of two sampling sites.

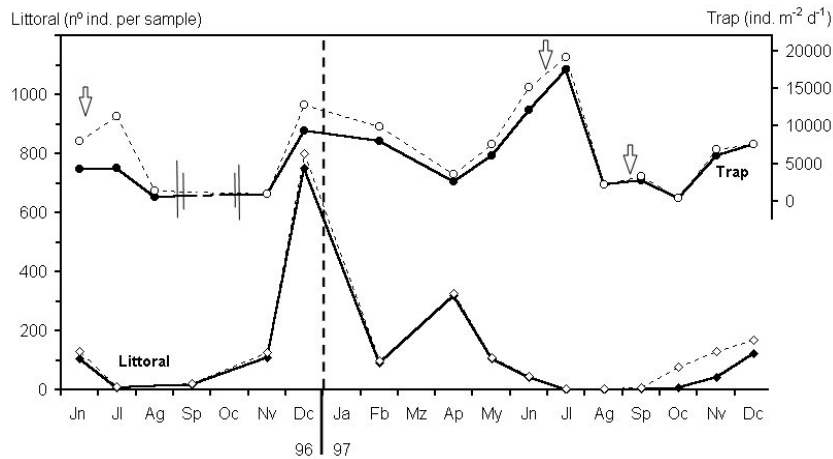


Figure 5. Comparison of semi-quantitative abundances of *Acroperus neglectus* (line with solid diamonds) and total chydorids (dotted line with open diamonds) as living organisms in the littoral (averaged from samples collected in 5 points) and accumulation rates in  $\text{ind. m}^{-2} \text{ day}^{-1}$  of remains of *A. neglectus* (line with solid circles) and total chydorids (dotted line with open circles) in a deep sedimentation trap. Points from trap data correspond to the date of collection and the accumulation rates were estimated from material collected between that date and the former. (Broken line in 1996 indicates missing data, because trap was stolen). Arrows indicate the time of the whitings.

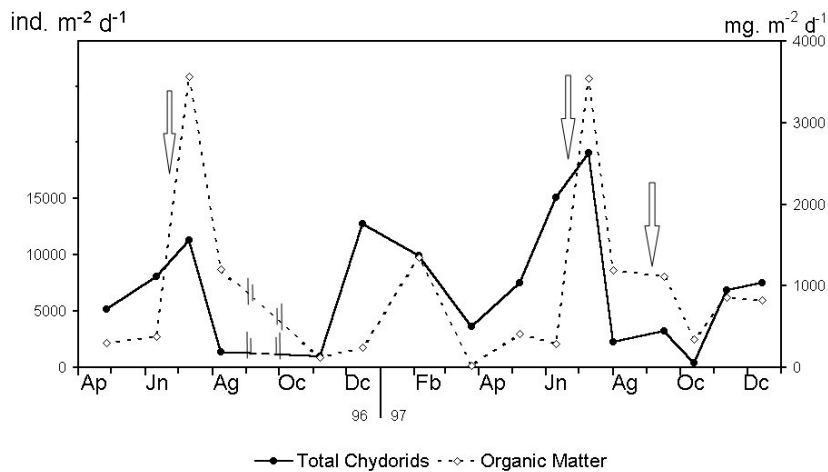


Figure 6. Comparison of the monthly accumulation rates of total chydorid remains, in  $\text{ind. m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ , and of organic matter dry weight (loss on ignition for 24 hours at 450°C) in  $\text{mg m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ , in a deep sedimentation trap. Arrows indicate the time of the whitings. Other details as in Fig. 5.