

Limnetica, 26 (1): 99-113 (2007)
© Asociación Española de Limnología, Madrid. Spain. ISSN: 0213-8409

Comunidades de diatomeas epipélicas en las lagunas de alta montaña de Sierra Nevada (Granada, España)

J. Eduardo Linares Cuesta¹, Leif Olofsson² & Pedro Sánchez Castillo^{2,*}

¹ Herbario de la Universidad de Granada, C/López Argüeta s/n, 18071 Granada.

² Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada, 18071 Granada.

* Autor responsable de la correspondencia: psanchez@ugr.es

RESUMEN

Comunidades de diatomeas epipélicas de las lagunas de alta montaña de Sierra Nevada (Granada, España)

Se aborda el estudio de las diatomeas epipélicas que se desarrollan en la mayoría de las lagunas de alta montaña del Parque Nacional de Sierra Nevada. El catálogo florístico de las diatomeas epipélicas de Sierra Nevada contiene un total de 63 taxones de 29 géneros distintos, entre los que destacan por su mayor abundancia *Encyonema minutum* (Hilse)D.G.Mann, *Nitzschia sublinearis* Hustedt, *Pinnularia microstauron* (Ehrenberg)Cleve, *Tabellaria flocculosa* (Roth)Kutzing, y *Staurosirella pinnata* (Ehrenberg)Williams & Round. Si bien una serie de especies son típicamente epipélicas, tales como *Navicula schoenfeldii* Hustedt y *Pinnularia subcapitata* Greg., otras se desarrollan en este ambiente como hábitat secundario. Los análisis de agrupación y correspondencias llevados a cabo a partir de los inventarios obtenidos de las 25 lagunas estudiadas, nos permiten establecer dos comunidades de diatomeas claramente diferenciadas. La de distribución más general está formada por pequeñas especies fragilaroides, tales como *Staurosirella pinnata*, *Pseudostaurosira pseudoconstruens* y *Tabellaria flocculosa*. Este grupo de especies que se presenta en la mayoría de las lagunas de Sierra Nevada, más o menos someras y generalmente con borreguiles y con niveles de nitrógeno medio-altos y concentraciones de sílice variables. La otra agrupación, constituida por especies rafidiales es presente en las lagunas más profundas y sin borreguiles, las especies más características son *Nitzschia sublinearis* y *Encyonema minutum* de distribución muy general. *Navicula radiosa* está presente también en las lagunas más profundas. Solo una laguna (muy somera y con ricos borreguiles) presenta una comunidad epipelíca constituida exclusivamente por *Pinnularia microstauron*.

Palabras clave: Diatomeas, epipelon, Sierra Nevada, lagunas de alta montaña, algas, limnología.

ABSTRACT

Epipelic diatom communities from the high mountain lakes of Sierra Nevada (Granada, Spain)

We have studied the epipelic diatoms of high mountain lakes in the Sierra Nevada National Park. The floristic list of the epipelic diatoms of Sierra Nevada has a total number of 63 taxa belonging to 29 different genera, of which most abundant are *Encyonema minutum* (Hilse)D.G.Mann, *Nitzschia sublinearis* Hustedt, *Pinnularia microstauron* (Ehrenberg)Cleve, *Tabellaria flocculosa* (Roth)Kutzing, and *Staurosirella pinnata* (Ehrenberg)Williams & Round. Part of the studied species are typically epipelic such as *Navicula schoenfeldii* Hustedt and *Pinnularia subcapitata* Greg., whilst others found in these lakes use this environment as a secondary habitat. The similarity cluster and correspondence analysis made on the inventory obtained from the 25 studied lakes, allow us to establish two different diatom communities. The one with the most general distribution is composed of small fragilariod species such as *Staurosirella pinnata*, *Pseudostaurosira pseudoconstruens* (Marciniak)D.G.Mann and *Tabellaria flocculosa*. This group of species is present in a wide range of lakes, more or less shallow, generally with meadows, with high-medium nitrogen concentration and variable silicon levels. The other assemblage, made up of raphidial species, is present in a more limited group of lakes (mainly closed lakes) which are generally deeper and mainly without meadows, the most characteristic species being *Nitzschia sublinearis* and *Encyonema minutum*. *Navicula radiosa* Kützing is present also in larger deeper lakes. Only one lake (very shallow and with rich meadow vegetation) presents an epipelic community made up of *Pinnularia microstauron*.

Keywords: Diatoms, epipelon, high mountain lakes, Sierra Nevada, algae, limnology.

INTRODUCCIÓN

Las lagunas de alta montaña son unos medios de enorme singularidad y fragilidad, ya que son particularmente sensibles a los cambios ambientales y pueden funcionar como sistemas de alarma temprana (Nauwerck, 1994) para el control de la eutrofización. Por este motivo, a lo largo de las últimas décadas, se está generalizando su estudio, tanto desde un punto de vista abiótico como del estudio de sus distintas comunidades. Un buen ejemplo lo constituyen los sistemas lacustres de Sierra Nevada, que desde los primeros estudios restringidos a la descripción de un solo lago (Martínez, 1975) se han generalizado el estudio limnológico de la mayoría de sus lagunas bajo distintas aproximaciones (Morales *et al.*, 1999, Linares Cuesta, 2003).

La reciente utilización de las comunidades de diatomeas bentónicas como bioindicadores de la calidad ambiental de las cuencas fluviales, ha generado un buen conocimiento taxonómico de estas comunidades frente a las lacustres. Así, cabe destacar el gran desconocimiento de la flora y comunidades de diatomeas epipélicas de las lagunas de España, donde solo existen pocos trabajos específicos que aborden el estudio de la diatomoflora actual (Reed, 1998, Ubierna León y Sánchez Castillo, 1992). La composición de la flora epipélica viene determinada por una serie de factores complejos, de entre los que destacan la composición química de la masa de agua, íntimamente ligada a la naturaleza física y química del sedimento, así como al grado de movimiento al que esté sometido, variables que determinarán la dominancia en ellos de las diatomeas, clorofíceas, euglenofíceas o cianofíceas.

Tradicionalmente se ha considerado que la flora diatomológica que vive en la superficie de los sedimentos está compuesta por un 90 % de especies con capacidad de movimiento, siendo el resto probablemente especies ancladas a los granos de arena por pies de mucílago, o bien especies que sólo están temporalmente en este medio. Entre los géneros de diatomeas rafídeas más frecuentemente citadas en la bibliografía para el epipelón podemos destacar

a *Achnanthes*, *Caloneis*, *Fragilaria*, *Frustulia*, *Navicula*, *Neidium*, *Pinnularia*, *Nitzschia* o *Surirella* (Round, 1973). Las diatomeas epipélicas son consideradas también como buenas indicadoras del nivel trófico de las lagunas en las que se desarrollan, debido a su rápido crecimiento, a sus tasas de inmigración así como a la ausencia de barreras físicas a su difusión (Vinebrooke, 1996, Hall & Smol, 2001). Ya Round (1973) indicaba que la existencia de un buen número de especies denominadas indiferentes debería ser consecuencia de la escasez de estudios realizados al respecto. Por el contrario cada vez se conocen mas especies indicadoras, bien de lagos con un nivel bajo de nutrientes, tales como *Frustulia rhomboides*, *Eucocconeis flexella* y diversas especies de los géneros *Eunotia* y *Fragilaria*, bien de lagos eutróficos donde son frecuentes otros táxones como *Neidium hitchcockii*, *Stauroneis smithii*, *Diploneis ovalis* o diversas especies de los géneros *Cymbella* y *Navicula*, entre otros.

El estudio de la flora de diatomeas de las lagunas de Sierra Nevada aporta, además del conocimiento estricto de las mismas, datos sobre unas comunidades que probablemente hayan permanecido alejadas de la influencia humana desde su génesis, ya que como indica Battarbee (2005) los sistemas montañosos del centro y sur de la Península Ibérica han sufrido una escasa acidificación. La posición geográfica de Sierra Nevada hace que los efectos de la circulación atmosférica (Morales Baquero *et al.*, 1999) jueguen un papel más determinante en la composición de sus aguas que los procesos de acidificación, por lo que cabría esperar una mayor influencia en la composición de sus comunidades.

El objetivo del presente trabajo es analizar la flora de diatomeas epipélicas de las lagunas del Parque Nacional de Sierra Nevada, así como tratar de establecer los diferentes tipos de comunidades que pueblan el fondo de las lagunas de alta montaña de Sierra Nevada. Del estudio de los materiales recogidos hemos obtenido el catálogo de las diatomeas epipélicas de Sierra Nevada, que completa la información ya existente sobre otras comunidades de diatomeas

nevadenses, como son las las riparias (Sánchez Castillo, 1984) las que se encuentran en el plancton (Sánchez Castillo, 1988), y las epilíticas (Linares Cuesta, 2003).

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

Las lagunas de alta montaña de Sierra Nevada se sitúan por encima de los 2900 m de altitud y constituyen los sistemas lacustres de alta montaña más meridionales de Europa. En la Tabla 1 se recogen las principales características morfométricas de las lagunas, así como su localización geográfica y altitudinal, destacando su escasa extensión, su carácter somero, así como su estrecho rango altitudinal, entre 2800 y 3000 m. La mayoría de las lagunas aquí

consideradas se encuentran rodeadas total o parcialmente por pastizales de alta montaña, conocidos localmente como borreguiles, de una elevada humedad edáfica y que suelen agostarse con el final del verano. Se trata de formaciones ricas en elementos vegetales como *Nardus stricta* L., *Carex fusca* All., *Agrostis nevadensis* Boiss., *Festuca iberica* (Hackel) K.Richter, *Leontodon microcephalus* (Boiss. ex DC.) Boiss., *Ranunculus acetosellifolius* Boiss., *Plantago nivalis* Boiss. y *Pinguicula nevadensis* (Lindb.) Casper, entre otras. En la época del deshielo las lagunas suelen inundar el borreguil, recuperando su nivel de cubeta habitual con el transcurso del verano. A esos niveles el borde del borreguil en contacto con el agua suele estar formado principalmente por briófitos hidrofíticos, tales como *Drepanocladus exannulatus* (Bruch & Schimper) Warnstorf, *Philonotis seriata* Mitt. o *Cratoneuron filicinum* (Hedw.) Spruce.

Tabla 1. Principales datos morfométricos y de localización de las lagunas de Sierra Nevada incluidas en el presente trabajo.
Location and main morfometric features of the lakes of Sierra Nevada included in this study.

Laguna	Valle	UTM	Altitud	Cubeta (Ha)	Prof. Máx. (m)	Borreguiles	Afluentes	Efluentes
Juntillas	Trevélez	30SVG766074	2.940	0.34	3.5	X	X	X
La Caldereta-1	Trevélez	30SVG743033	2.920	0.23	3	X		X
La Caldereta-2	Trevélez	30SVG745032	2.900	0.59	2	X	X	X
Segunda (S. Lagunas)	Trevélez	30SVG735014	3.020	0.34	3.5	X	X	X
Cuarta (Siete Lagunas)	Trevélez	30SVG737012	2.970	0.19	0.6	X	X	X
Quinta (Siete Lagunas)	Trevélez	30SVG734009	2.980	0.18	2	X	X	X
Hondera (S. Lagunas)	Trevélez	30SVG739004	2.890	0.53	1.5	X	X	X
Peñón Negro	Trevélez	30SVF738983	2.820	0.67	2	X		
La Caldera	Poqueira	30SVG708012	3.050	2.10	15			
Gemela	Poqueira	30SVG714004	2.900	0.07	1	X	X	X
Majano	Poqueira	30SVG712003	2.900	0.27	1.2	X	X	X
Río Seco Superior	Poqueira	30SVG692008	3.040	0.07	2			X
Río Seco	Poqueira	30SVG694009	3.020	0.42	3	X	X	X
Mirador	Poqueira	30SVG691002	2.870	0.07	0.4	X	X	X
Aguas Verdes	Poqueira	30SVG674006	3.050	0.19	2.8	X	X	X
Virgen Superior	Dílar	30SVG665008	2.950	0.08	2	X		X
Virgen Media	Dílar	30SVG664009	2.940	0.01	0.8	X	X	X
Dílar-2	Dílar	30SVG658006	2.860	0.02	0.8	X		
La Mosca	Genil	30SVG723017	2.920	0.44	2	X		X
Larga	Genil	30SVG704017	2.790	1.77	7			X
Lanjarón	Lanjarón	30SVF646993	2.980	0.29	3.5	X		X
Lanjarón-2	Lanjarón	30SVF641991	2.940	0.05	1	X	X	X
Lanjarón-3	Lanjarón	30SVF636985	2.900	0.11	1.5	X	X	X
Cuadrada	Lanjarón	30SVF618975	2.840	0.24	5			X
Caballo	Lanjarón	30SVF612968	2.840	0.48	4	X		X

Recolección de las muestras

Las muestras se obtuvieron de las zonas que se consideraron más representativas del conjunto de la laguna. La profundidad de muestreo estuvo comprendida entre 0.5 y 1 metro, desarrollándose por lo general desde la orilla. La toma de muestras se realizó a lo largo del verano de 1991 mediante dos series de muestreos realizados en los meses de julio y agosto. Los resultados mostrados proceden de la integración de ambas muestras.

Las muestras se obtuvieron por succión, mediante una bomba peristáltica a la que se le acopló un embudo de cristal de 10 cm de diámetro. La succión de agua se realizó en varias zonas de la laguna hasta conseguir un volumen entre 1 y 2 litros de mezcla agua-sedimento, la cual se dejó sedimentar, separando posteriormente ambas fracciones. Las muestras de sedimento se guardaron "in vivo" hasta su transporte al laboratorio (en frío y en oscuridad). Ya en el laboratorio se procedió a la separación de las fracciones viva e inerte. Para ello se llenaron varias placas de Petri en las que se dejó decantar el sedimento el tiempo suficiente para su total separación, retirando el agua del sobrenadante con una pipeta Pasteur. Se pusieron varios cubre-objetos en la superficie del sedimento, donde, debido a la capacidad fototáctica de estos organismos, se adhieren durante las primeras horas de luz del día siguiente, cuando se retiraron. Dichos cubre-objetos se fijaron con formaldehido al 4 %.

Las muestras se sometieron a un tratamiento de limpieza de materia orgánica mediante oxidación con agua oxigenada de 30 volúmenes. Una vez finalizado el proceso se procedió al lavado mediante centrifugación y posterior montaje en un medio de alta refracción (Naphrax). Se contaron un mínimo de 50 campos de objetivo (100 ×), los cuales fueron seleccionados al azar a lo largo de toda la preparación. Las preparaciones montadas se han depositado en la colección de diatomeas de la ficoteca del herbario de la Universidad de Granada. Se utilizó un microscopio invertido Axiovert 35 de la marca Zeiss. Cuando fue necesario, la observación a micro-

copía óptica se complementó con la observación a microscopía electrónica de barrido, la cual se llevó a cabo en el Centro de Instrumentación Científica de la Universidad de Granada. Para la elaboración de los análisis de agrupación y de correspondencias se ha utilizado el paquete informático "Statistica" (data analysis software system) versión 6.0 (StatSoft, 2001). Las claves utilizadas para la determinación de las especies fueron básicamente las floras centroeuropeas (Germlein, 1981, Hustedt, 1959, Krammer & Lange-Bertalot, 1986, 1991) así como Patrick & Reimer (1966). Para la actualización nomenclatural se han utilizado básicamente las obras de Aboal *et al.* (2003) y Round *et al.* (1990).

Para la realización de los análisis estadísticos (análisis de agrupación y análisis de correspondencias) se ha utilizado el programa informático Statistica versión 6.0 de StatSoft Inc. (2001).

RESULTADOS

Catálogo florístico

A partir de las muestras de sedimento estudiadas se han catalogado un total de 63 taxones, pertenecientes a 29 géneros. En el anexo 1 se detalla el listado de taxones determinados, indicando sus principales sinonimias, el número de lagunas en el que aparecen así como la representación máxima conseguida para cada especie.

Estudio de las comunidades

El análisis de agrupación realizado (Fig. 1) nos permite establecer las posibles afinidades entre las lagunas estudiadas a partir de la flora de diatomeas. Destacan las siguientes agrupaciones:

- Se define un grupo de lagunas, formado por aquellas que han presentado una escasa riqueza específica de diatomeas y que desarrollan comunidades dominadas por *Staurosirella pinnata*, mostrando además una escasa representación de *Encyonema minutum* y *Nitzschia sublinearis*. Las lagunas que presentan estas características son Virgen Superior, Hondera de Siete Lagunas, Río Seco y Gemela,

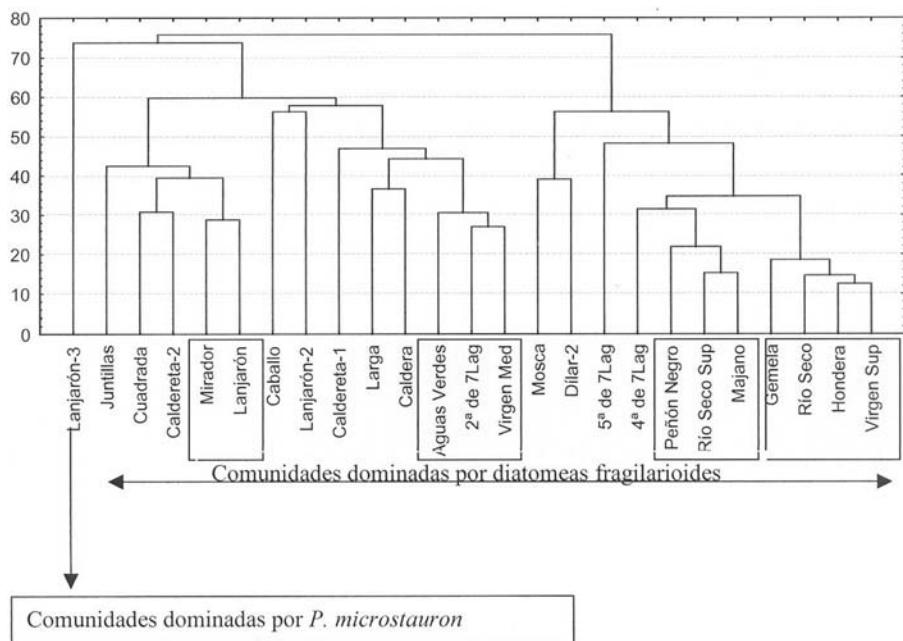


Figura 1. Análisis de agrupación de las lagunas de Sierra Nevada según la composición de su diatomoflora epipélica. La mayoría de las lagunas desarrollan comunidades dominadas por especies fragilarioídes, mientras que el epipelon de Lanjarón-3 está dominado por *P. microstauron*. *Cluster analysis of Sierra Nevada lakes according to its epipelic diatom flora. Most of the lakes develop communities dominated by fragilarioids species, while the epipelon of Lanjarón-3 is dominated by P. microstauron.*

que, además, desde un punto de vista morfométrico, presentan amplios borreguiles en su litoral, escasa profundidad media (menos de 2 metros) y un considerable flujo de agua. Con un menor grado de afinidad, y presentando el mismo tipo de comunidad epipélica, se unen a este grupo las lagunas de Majano, Río Seco Superior y Peñón Negro, caracterizadas igualmente por una baja riqueza específica e idénticas características morfométricas. Este primer grupo queda completado, además, por las lagunas Cuarta y Quinta de Siete Lagunas, Dílar-2 y La Mosca, si bien estas últimas muestran una mayor riqueza específica y una mayor profundidad. Estas lagunas presentan un menor grado de afinidad que las anteriores, y su unión a este grupo se realiza fundamentalmente por sus altos porcentajes de *Staurosirella pinnata*. En la figura 2 se han representado las especies de mas amplia distribución y mayor abundancia en las lagunas estudiadas (excepto Lanjarón 3), observándose como este primer

grupo se encuentra claramente definido por la dominancia de *S. pinnata*.

- En el resto de lagunas podemos caracterizar otro subgrupo formado por las lagunas de Vírgen Media, Aguas Verdes y Segunda de Siete Lagunas. Su comunidad epipélica se caracteriza, contrariamente a lo que ocurre con el primer grupo, por una mayor riqueza específica (de 6 a 8 táxones), y una mayor equitabilidad en la representación de las especies mayoritarias *Encyonema minutum*, *Staurosirella pinnata*, *Pseudostaurosira pseudoconstruens* y *Nitzschia sublinearis*, ya que presentan proporciones semejantes (11-26 %). La principal característica morfométrica de dichas lagunas está relacionada con un intenso y constante flujo de agua durante todo el verano. A este grupo se unen, con un apreciable menor grado de afinidad, aquellas lagunas que podemos considerar cerradas, ya que no poseen entradas o salidas de agua importantes, o bien éstas

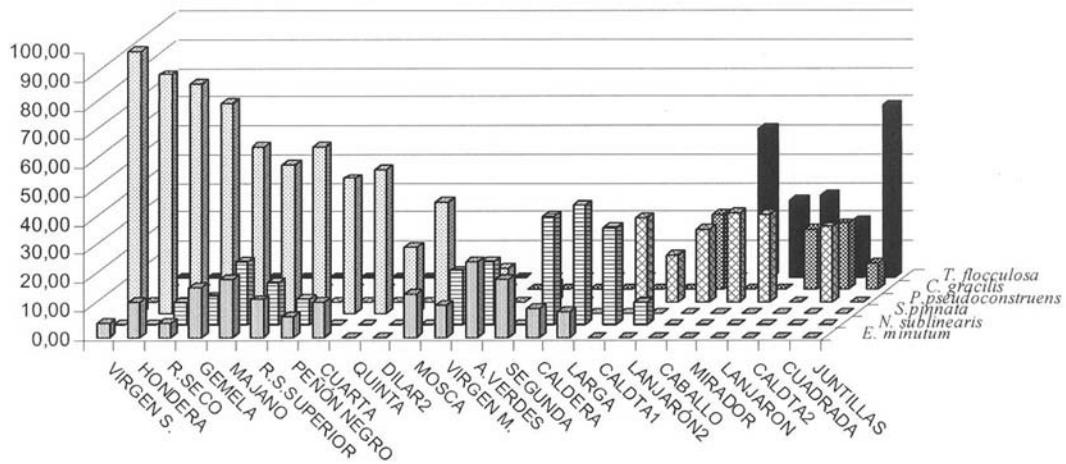


Figura 2. Distribución de los porcentajes de las especies dominantes (*S. pinnata*, *T. flocculosa*), así como otras de amplia distribución en el epipelón de las lagunas de Sierra Nevada. *Percentage distribution of the dominant species (S. pinnata, T. flocculosa) as well as other wide distribution species in epipelagic communities from the Sierra Nevada lakes.*

sólo se producen en los primeros momentos del período libre de hielo: La Caldera y Larga (de mayor superficie y profundidad, sin borreguiles, con la mayores proporciones de *N. sublinearis* y *N. radiosa*), La Caldereta-2 y el grupo Lanjarón-2 y Caballo (esta última igualmente de apreciables superficie y profundidad, pero con una franja litoral de borreguil escasamente desarrollada). Estas últimas lagunas se caracterizan por la presencia de *Psammothidium subatomoides*.

- El resto de las lagunas, fundamentalmente de tipo abierto, aparecen agrupadas con un nivel de afinidad algo mayor que el grupo anterior (Fig. 1): Mirador y Lanjarón (con elevada población de *Tabellaria flocculosa* –más del 50 %– y *Pseudostaurosira pseudoconstruens*, caracterizadas morfométricamente por ser someras y rodeadas por una rica comunidad de borreguiles). Las lagunas Caldereta-2 y Cuadrada (con elevada proporción de *Tabellaria flocculosa* –hasta el 30 %– y *Cymbella gracilis* –más del 20 %–, un litoral mixto de borreguiles y rocas, y una profundidad media en torno a 2-3 metros) y la Laguna de Juntillas (igualmente con una alta proporción de *Tabellaria flocculosa*). Estas lagunas parecen desarrollar una comunidad epipélrica poco definida

donde dominan especies fragilaroides trionduladas que pueden desempeñar un papel similar.

Es destacable en este caso el aislamiento de la Laguna Lanjarón-3, con un elevado porcentaje de *Pinnularia microstauron* (62.1 %) y sin el resto de táxones que han caracterizado los otros grupos de lagunas.

Relación con los parámetros ambientales

Para establecer la relación entre las comunidades de diatomeas epipélicas y los parámetros ambientales de las lagunas de Sierra Nevada se ha realizado un análisis de correspondencias, utilizando para ello las proporciones de especies mayoritarias, así como los parámetros morfométricos y químicos de las lagunas de Sierra Nevada (Morales *et al.*, 1999), cuyos datos se obtuvieron de forma simultánea al de las comunidades de diatomeas aquí estudiadas (Tablas 1 y 3). La figura 3 muestra la distribución y agrupación de las lagunas según dichos ejes y la ubicación de las especies determinantes sobre los ejes definidos.

Caracteres morfométricos como la profundidad y el perímetro, y otros químicos como la pobreza en sílice de sus aguas parecen ser los que mas influyen en la ordenación de las lagunas

Tabla 2. Definición de los ejes del análisis de correspondencias, mostrando porcentaje de inercia y coeficiente de las variables (Per: perímetro de área de captación, Pm: profundidad media, VI: vegetación litoral). *Definition of the Correspondence Analysis axis, showing inertia percentages and variable's coefficients (Per: watershed perimeter, Pm: mean depth, VI: Littoral vegetation).*

Porcentaje de inercia		Coeficientes de las variables.							
EJE I	48.28 %	Per: 0.30 Pm: 0.26 Ni/Pi: 0.24 NO ₃ : 0.24 Si: -0.67 Si/Pi: -0.49 NH ₃ : -0.22 SO ₄ : -0.21							
EJE II	8.32 %	Ni/Pi: 0.56 NO ₃ : 0.48 PRS: 0.16 PH: -0.15 T: -0.14 VI: -0.13							

a lo largo del eje I. La interpretación ecológica del eje II estaría relacionada con aguas ricas en nitrógeno inorgánico y pobres en fósforo, por lo que ordenaría las lagunas según su naturaleza trófica, desde las de mayor relación Ni/Pi (La Caldera) hasta la que presenta los menores valores de la relación (Lanjarón-3). La Tabla 2 muestra los coeficientes de las variables y su correlación con los parámetros que definen los dos ejes del análisis. En la Tabla 3 se muestran los valores

de los parámetros físicos y químicos utilizados para el análisis de correspondencias.

La ordenación mas clara de las lagunas se establece a lo largo del eje I, situándose en la parte mas positiva aquellas que son más profundas y presentar mayor extensión del área de captación. Las comunidades epipélicas se encuentran dominadas por las especies *Staurosirella pinnata*, *Encyonema minutum* y *Nitzschia sublinearis*. Entre ellas destaca la laguna de La Caldera, que mues-

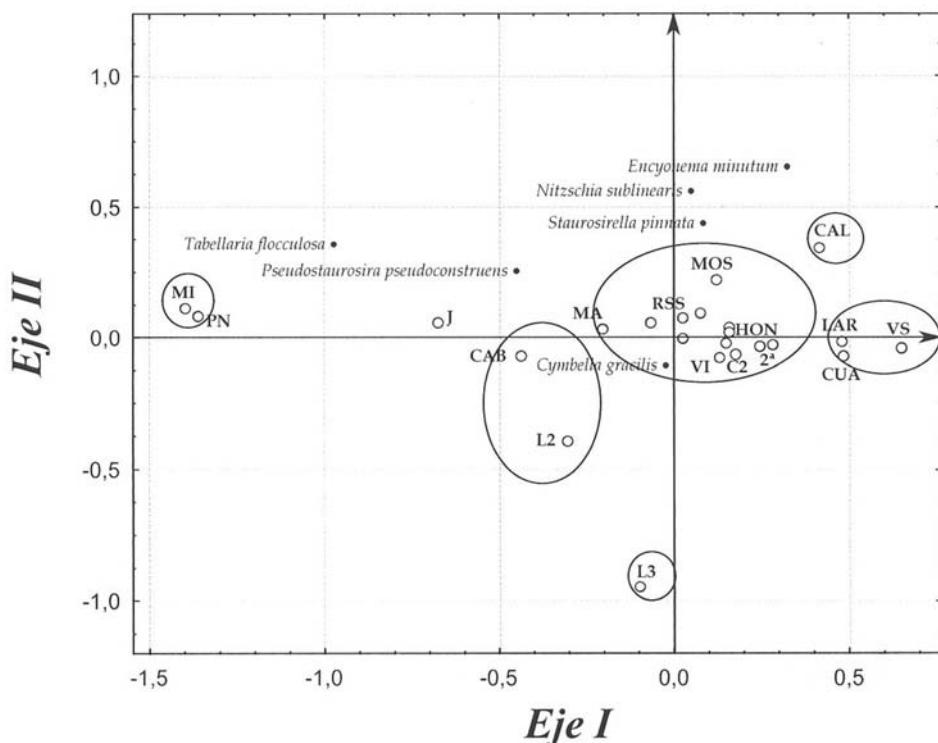


Figura 3. Análisis de correspondencias de las lagunas estudiadas, con la presencia de las especies consideradas mayoritarias. *Correspondence analysis of studied lakes showing the species considered as dominant. (AV: Aguas Verdes, CAB: Caballo, CAL: Caldera, C1: Caldereta 1, C2: Caldereta 2, CUA: Cuadrada, 4: Cuarta, HON: Hondera, GE: Gemela, J: Juntillas, L2: Lanjarón 2, L3: Lanjarón 3, LAR: Larga, MA: Majano, MI: Mirador, MOS: Mosca, PN: Peñón Negro, 5: Quinta, RS: Río Seco Superior, 2: Segunda, VM: Virgen Media, VS: Virgen Superior.*

Tabla 3. Valores de los parámetros físicos y químicos utilizados en el análisis de correspondencias. Alcalinidad (AT) en $\text{meq} \cdot \text{L}^{-1}$, Conductividad (K) en $\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$, NO_3 , NH_4 , PO_4 en $\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$, SiO_3 en $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$. *Values of physical and chemical parameters used in the correspondence analysis. Alkalinity (AT) in $\text{meq} \cdot \text{L}^{-1}$, Conductivity (K) in $\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$, NO_3 , NH_4 , PO_4 in $\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$, SiO_3 in $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$.*

	T	pH	K	AT	NO_3	NH_4	PO_4	SiO_3
V. superior	8.20	7.30	62.50	0.30	—	0.00	5.94	—
V. media	23.00	7.00	46.00	0.22	22.90	12.53	4.74	0.63
Lanjarón2	12.40	8.90	10.20	0.11	9.92	2.34	3.39	0.67
Lanjarón3	16.00	9.00	5.70	0.07	6.00	0.00	5.19	0.46
Mosca	7.10	7.50	26.50	0.27	196.32	0.00	5.63	0.88
Majano	20.10	7.90	33.40	0.30	52.72	2.60	1.89	2.06
Gemelas	20.80	7.80	35.30	0.35	30.23	10.49	1.74	1.04
Caldera	15.90	8.37	32.50	0.30	137.95	3.87	2.19	0.19
A. verdes	14.10	7.23	29.60	0.23	56.18	0.00	11.19	0.53
Larga	9.30	8.70	16.70	0.17	76.94	5.65	2.63	0.15
R.S. sup	14.90	7.80	16.80	0.14	14.66	29.08	3.39	0.33
R. Seco	16.70	7.60	11.20	0.10	6.00	11.51	2.49	0.33
Segunda	14.90	9.50	8.80	0.07	71.75	0.00	4.59	0.50
Cuarta	23.70	8.90	22.10	0.19	80.40	4.89	3.39	0.83
Quinta	15.40	9.30	12.70	0.10	52.72	0.00	3.24	0.57
Hondera	14.70	9.02	21.60	0.13	119.78	0.00	7.29	1.64
Caldta.1	18.40	8.60	16.20	0.13	97.70	0.00	6.69	1.27
Caldta.2	19.00	8.90	12.60	0.11	11.20	5.91	7.74	0.69
Juntillas	19.00	7.80	23.20	0.13	25.04	16.60	2.34	1.55
Mirador	18.40	9.40	15.70	0.13	12.92	0.00	5.04	0.85
Peñón N.	12.60	9.50	19.10	0.13	19.84	6.67	3.98	2.50
Caballo	17.10	7.45	11.20	0.11	6.00	0.00	4.14	1.12
Cuadrada	18.00	8.30	8.80	0.09	23.30	0.00	6.24	0.25

tra los mayores valores de profundidad máxima, concentración de nitratos y relación Ni/Pi, propiedades que la hacen ser una de las lagunas más peculiares de Sierra Nevada. En cuanto a los táxones característicos destaca *Navicula radiosa*, que presenta en esta laguna su mayor abundancia. Además, dentro de este grupo cabría mencionar las siguientes lagunas:

Las lagunas Larga, Cuadrada y Virgen Superior, que se sitúan en la parte más positiva del eje I. Cuadrada y Larga son, junto a La Caldera, las lagunas más profundas de las estudiadas, separándose de ésta básicamente por su menor concentración de nitrógeno inorgánico. Desde el punto de vista florístico sólo comparten la presencia de *Encyonema minutum* y *Nitzschia sublinearis*, si bien el segundo de estos táxones no aparece en la Laguna de Virgen Superior. Existen, por tanto, otros factores ambientales no considerados en este análisis que deben condicionar la flora de estas lagunas.

La mayor parte de lagunas (Virgen Media,

Mosca, Majano, Gemela, Aguas Verdes, Río Seco, Río Seco Superior, Las Calderetas y el conjunto de Siete Lagunas) se encuentran muy cercanas al punto de unión de los dos ejes del análisis, por lo que es patente su similitud frente a los parámetros utilizados en este análisis.

El resto se disponen en la parte más negativa del eje I, y se sitúan en un espacio definido fundamentalmente por las mayores concentraciones de sílice y unos elevados valores de la relación Si/P. Las comunidades que se establecen en estas lagunas son más heterogéneas que las anteriores. Del resto de las lagunas cabe destacar a Lanjarón-3, situada en la zona más negativa del eje II, caracterizada por su vegetación litoral. La especie dominante es *Pinnularia microstauron*, que presenta sus valores de abundancia más elevados. Igualmente destacables son las lagunas de Mirador, Peñón Negro y Juntillas, situadas en la parte más negativa del eje I y caracterizadas por su alto contenido en sílice. El taxón *Nitzschia sublinearis* es el único común a las tres lagunas. Juntillas

y Mirador presentan muy elevados porcentajes de *Tabellaria flocculosa*.

DISCUSIÓN

Diatomeas dominantes en el epipelón

Las especies birrafídeas constituyen el 65 % del total de las especies epipélicas catalogadas (ver apéndice), sin embargo las especies dominantes pertenecen mayoritariamente a diatomeas arrafídeas. *Staurosirella pinnata*, de ecología probablemente epifítica, epilítica o episammica domina en 10 de las lagunas estudiadas, pudiendo calificar su presencia en el epipelón como un hábitat secundario (Round, 1998). Esta especie aparece citada en el epipelón de lagos árticos, siendo considerada en algunos casos como una especie exclusiva de estas comunidades (Douglas & Smol, 1995), mientras que en otros ambientes presenta un espectro ecológico más amplio (Lim *et al.*, 2001). En nuestro caso está presente tanto en comunidades epipélicas como epilíticas (Linares Cuesta, 2003). *Pseudostaurosira pseudoconstruens* aparece en lagos de características muy similares a los de *S. pinnata*, pero no suele alcanzar proporciones tan elevadas, habiéndose encontrado valores máximos en las lagunas de Lanjarón y Mirador en torno al 30 %. En ocasiones ambos taxones (*P. pseudoconstruens* y *S. pinnata*) se encuentran formando parte de la misma comunidad, de esta forma aparecen en las lagunas con más borreguiles y mayor flujo de Sierra Nevada, tales como Dilar, Mosca, Cuarta, Virgen Superior y Virgen Media. Son escasas las referencias a comunidades actuales dominadas por *P. pseudoconstruens*, aunque Bouchard *et al.* (2004) la encuentran dominando las comunidades de lagos árticos con aguas más cálidas. Si bien las temperaturas de nuestras lagunas son claramente superiores a las registradas en el verano ártico, si hemos constatado que esta especie tiene menor representación en las lagunas de aguas más frías.

Tabellaria flocculosa es otra especie en torno a la que se estructura la comunidad de diatomeas de las lagunas abiertas. Las características que definen los lagos donde se presenta de forma

mayoritaria están marcadas por máximos valores de sílice y elevadas razones Si/P, escasa profundidad y la presencia de afluentes. A diferencia de lo comentado por Anderson *et al.* (1993), en nuestro caso este taxon no se desarrolla en lagos profundos, sino que por el contrario, prefiere ambientes someros (lagunas como Juntillas y Mirador, donde constituye mas del 50 % de la comunidad). Esta especie es común y abundante en aguas ricas en oxígeno, oligotróficas y de pH próximo a la neutralidad (Denys & Beyens, 1987), como también ocurre en todas las lagunas de Sierra Nevada, donde su presencia parece estar ligada a lagunas claramente abiertas y con ricos borreguiles. Probablemente el flujo de agua pueda constituir un factor determinante para explicar la presencia de esta especie, la cual ha sido encontrada de forma abundante en fuentes de escaso flujo de agua en un estudio extensivo llevado a cabo en los Pirineos (Sabater & Roca, 1990).

Entre las especies birrafidiales, solo *Pinnularia microstauron* consigue dominar y solo en una laguna (Lanjarón 3). Si bien es una especie cosmopolita, prefiere aguas oligotróficas y débilmente ácidas, características que coinciden con las de las lagunas de Sierra Nevada en las que se desarrolla. Si bien *P. microstauron* no es una especie considerada típica de suelos (como ocurre con otros táxones: *Hantzschia amphioxys*, *Luticula mutica* o *Pinnularia borealis*, que también aparecen en nuestras muestras, aunque nunca en elevadas proporciones), bien es cierto que aparece en ocasiones ligada a la diatomoflora edáfica, tal y como describen Grondin & Johansen (1995) y Van de Vijver & Beyens (1997). Estas consideraciones ayudan a comprender la presencia de este taxon en aquellas situaciones de marcada inestabilidad hídrica como las de la laguna Lanjarón-3, donde domina.

Estudio de las comunidades y su relación con los parámetros ambientales

La comparación de las comunidades y los parámetros fisico-químicos estudiados en cada laguna, establece una diferenciación de las lagunas de La Caldera, Larga, Cuadrada y Virgen Superior, entre las que se encuentran

las de mayor tamaño y más profundas, como laguna de La Caldera y laguna Larga. Su situación en la zona mas positiva del eje I, en el análisis de correspondencias, las cataloga como sistemas ricos en nitrógeno inorgánico y con una baja relación Ni/Pi. Ambas lagunas muestran una comunidad constituida fundamentalmente por *Nitzschia sublinearis*, *Navicula radiosa* y *Encyonema minutum*, los dos primeros táxones propios de medios epipélicos, mientras que la última menos específica y más propia de lagos de mayor tamaño. Ambas son lagunas cerradas y sin borreguiles, por lo que cabe esperar una menor diversidad de hábitat que en los otros sistemas estudiados.

El resto de las lagunas desarrollan borreguiles a lo largo de una porción considerable de su litoral y presentan flujo de agua en algún momento del periodo de deshielo. De forma general podemos definir la mayor parte de las comunidades de diatomeas epipélicas de estas lagunas como formadas por pequeñas diatomeas fragilaroides, siendo las especies más abundantes *Staurosirella pinnata* y *Pseudostaurosira pseudocostruens*. La primera de ellas es la más ampliamente distribuida en el conjunto de las lagunas de Sierra Nevada, mostrando este taxon sus máximos valores de abundancia en lagunas de carácter netamente abierto, donde llega a constituir hasta el 90 % de la comunidad (Laguna de Virgen Superior). *Encyonema minutum* y *Nitzschia sublinearis* son las especies que con mayor abundancia y frecuencia acompañan a este taxon en las lagunas estudiadas. La mayoría de las lagunas donde se desarrolla esta comunidad (*S. pinnata*) se agrupan en la parte positiva de los ejes I y II, por lo que podemos considerar que se trata de una comunidad de diatomeas frecuente en aquellas lagunas de Sierra Nevada que presentan mayor concentración de nitratos y mayores valores de conductividad y alcalinidad.

Las lagunas del Caballo y Lanjarón-2, muestran una comunidad epipélica claramente diferenciada, si bien ambas comparten la presencia de *Psammothidium subatomoides* y *Cymbella gracilis*, siendo el primero el más abundante. Su localización es opuesta al factor alcalinidad, situación que confirma la afirmación de Lim *et al.*

(2001), que consideran este taxón característico de aguas con bajos valores de alcalinidad. Su valor como indicador trófico, aun no está bien definido, ya que si bien Krammer & Lange-Bertalot (1989) lo sitúan en ambientes oligotróficos, Wasell & Hakansson (1992) apuntan su presencia en ambientes eutróficos. Su localización en la parte negativa del eje I (Fig. 3) sitúa a estas lagunas en la zona de mayor concentración de fósforo de nuestros ambientes oligotróficos, lo que apoyaría la observación de Wasell & Hakansson (1992), si bien el nivel de eutrofización de estas lagunas es muy moderado. La zona mas negativa del eje I lo ocupan Juntillas, Mirador y Peñón Negro, posiblemente por sus elevados valores de sílice, desarrollándose en las dos primeras los máximos poblacionales de *Tabellaria flocculosa*.

Por último, la laguna de Lanjarón-3 se sitúa más aislada del resto y en la parte más negativa del eje II, por lo que su comunidad se caracterizaría por desarrollarse en ambientes más ricos en fósforo del conjunto de las lagunas de Sierra Nevada, dentro de la oligotrofia de las aguas de todas nuestras lagunas, y por la presencia de una amplia cubierta de vegetación litoral. Su comunidad se encuentra dominada por *Pinularia microstauron*. Además de en Lanjarón-3, esta especie se encuentra bien representada en otras lagunas tales como Larga, Virgen Media, Segunda de Siete Lagunas, Lanjarón, Lanjarón-2 y Peñón Negro, lagunas todas ellas cerradas o que quedan rápidamente aisladas tras el deshielo, por lo que el proceso de desecación ha de condicionar considerablemente su flora.

Las agrupaciones de diatomeas fragilaroides de pequeño tamaño dominan de forma casi total el epipelon de los lagos de Sierra Nevada. Esta gran homogeneidad no es frecuente en otras regiones (Bouchard *et al.*, 2004), donde se producen grandes diferencias en la composición taxonómica de diatomeas de lagos próximos. La marcada inestabilidad hídrica de buena parte de las lagunas de Sierra Nevada (abiertas a lo largo del deshielo, cerradas desde mediados de verano, y en pleno proceso de desecación hacia final de su periodo vegetativo) podría explicar la dominancia de estos pequeños táxones formadores de cadenas, ya que como indican Lotter & Bigleer

(2000) presentan una alta tasa de reproducción, carácter por el que son considerados unos buenos colonizadores pioneros (Bouchard *et al.*, 2004), razones a las que podemos atribuir la considerable estabilidad que alcanzan sus poblaciones en sistemas tan inestables como las lagunas de Sierra Nevada.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido financiado parcialmente por dos proyectos del Ministerio de Ciencia y Tecnología (NAT89-1111, REN2002-04397-C03-01/GLO)

APÉNDICE TAXONÓMICO

Orden *Pennales*

Suborden *Araphidineae*

Familia *Fragiliaceae*

Género *Tabellaria*

Tabellaria flocculosa (Roth) Kützing

Especie bentónica en sentido amplio, encontrada en 18 lagunas. Mayor abundancia en el epipelón de Juntillas (59.7 %).

Género *Diatoma*

Diatoma mesodon (Ehrenberg) Kützing

Aparece en 13 lagunas, mayor representación en la laguna Segunda (Siete Lagunas), donde representa el 14.2 %.

Género *Meridion*

Meridion circulare (Greville) C.A. Agardh var. *circulare*

Especie poco frecuente, solo en 5 lagunas. La mayor representación se obtiene en las lagunas de Gemela y Majano con 1.2 %.

Meridion circulare (Greville) C.A. Agardh var. *constrictum* (Ralfs) Van Heurck

Más frecuente que la variedad tipo, aparece en 15 lagunas, representando un 15.6 % en la laguna Segunda de Siete Lagunas.

Género *Ctenophora*

Ctenophora pulchella (Ralfs ex Kütz.) Mann

Syn.: *Fragilaria pulchella* (Ralfs ex Kütz.) Lange-Bertalot

Exclusivamente epipélica, solo en muestras cualitativas de la laguna de Juntillas.

Género *Fragilaria*

Fragilaria arcus (Ehrenberg) Cleve

Syn.: *Hannaea arcus* (Ehrenberg) Patrick

Solo en tres lagunas y fundamentalmente epilítico.

Fragilaria capucina Desmazières subsp. *rumpens* (Kützing) Lange-Bertalot

Syn.: *Synedra rumpens* Kütz.

Especie bentónica localizada en 19 lagunas.

Fragilaria parasitica (W. Sm.) Grun in Van Heurck

Syn.: *Synedra parasitica* (W. Smith) Hustedt

Taxon exclusivamente epipélico, solo en la laguna de La Mosca (19.6 %).

Género *Fragilariforma*

Fragilariforma virescens (Ralfs) Williams & Round

Syn.: *Fragilaria virescens* Ralfs

Taxon bentónico, presente en 13 lagunas. Su mayor porcentaje aparece en el epipelón de la laguna de Lanjarón (8.5 %).

Género *Pseudostaurosira*

Pseudostaurosira brevistriata (Grunow in Van Heurck) Williams & Round

Syn.: *Fragilaria brevistriata* Grunow

Especie bentónica encontrada en 7 lagunas, mostrando su mayor proporción en el epipelón de la laguna Dilar-2.

Pseudostaurosira pseudoconstruens (Marciniak) D.G. Mann

Syn.: *Fragilaria pseudoconstruens* Marciniak

Encontrada en 17 lagunas y presentando su mayor proporción en el epipelón de la laguna Virgen Superior (33.6 %).

Género *Staurosira*

Staurosira construens (Ehrenberg) Mann forma *venter* (Ehrenberg) Bukhtiyarova

Syn.: *Fragilaria construens* (Ehrenberg) Grunow

Solo encontrada en 3 lagunas y en bajas proporciones.

Género *Staurosirella*

Staurosirella pinnata (Ehrenberg) Williams & Round var. *pinnata*

Syn.: *Fragilaria pinnata* Ehrenberg

Muy frecuente, apareciendo en 21 lagunas, mayor proporción en el epipelon de la laguna Virgen Superior (90.5 %).

Staurosirella pinnata (Ehrenberg) Williams & Round var. *trigona* (Brun & Héribaud) Aboal

Syn.: *Fragilaria pinnata* Ehrenberg var. *trigona* Brun & Héribaud

Solo en tres lagunas, con 13.3 % en el epipelon de la laguna Cuarta de Siete Lagunas.

Género *Tabularia*

Tabularia fasciculata (C.A. Agardh) Williams & Round

Syn.: *Synedra fasciculata* (C.A. Agardh) Kützing
Eminentemente epipélica, solo en muestras cuantitativas y restringida a la laguna de Juntillas.

Suborden *Raphidineae*

Familia *Eunotiaceae*

Género *Eunotia*

Eunotia diodon Ehrenberg

Presente en 13 lagunas, fundamentalmente epilítica.

Eunotia glacialis Meister

Presente en 7 lagunas, fundamentalmente epilítica.

Eunotia incisa Gregory

Presente en 8 lagunas, fundamentalmente epilítica.

Eunotia pseudopectinalis Hustedt

Presente en 3 lagunas, fundamentalmente epilítica.

Familia *Achnanthaceae*

Género *Achnanthidium*

Achnanthidium minutissimum (Kützing) Czarnecki (Syn.: *Achnanthes minutissima* Kützing)

Frecuente y abundante, mayor representación en Laguna Gemela.

Género *Planothidium*

Planothidium lanceolatum (Brébisson ex Kützing) Lange-Bertalot (Syn.: *Achnanthes lanceolata* (Brébisson) Grunow). Presente en 13

lagunas, en el epipelon de Aguas Verdes alcanza el 12 %.

Género *Psammothidium*

Psammothidium helveticum (Hustedt) Bukhtiyarova & Round (Syn.: *Achnanthes helvetica* (Hustedt) Lange-Bertalot). Aparece en 12 lagunas, eminentemente epilitico.

Psammothidium marginulatum (Grunow) Bukhtiyarova & Round (Syn.: *Achnanthes marginulata* Grunow). Solo presente en dos lagunas (Caldera y Juntillas).

Psammothidium subatomoides (Hustedt) Bukhtiyarova & Round (Syn.: *Achnanthes subatomoides* (Hustedt) Lange-Bertalot & Archibald). Frecuente y abundante en las lagunas de Sierra Nevada, importante representación en el epipelon, alcanzando valores proximos al 25 % en la laguna de El Caballo.

Familia *Naviculaceae***Género *Brachysira***

Brachysira brebissonii Ross in Hartley (Syn.: *Anomoneis brachysira* (Brebisson) Grunow). Aparece en ocho lagunas, alcanza su mayor representación en la laguna de Lanjarón (10 %).

Género *Caloneis*

Caloneis bacillum (Grunow) Cleve. Eminentemente epilítica, localizada en cinco lagunas.

Género *Frustulia*

Frustulia rhomboides (Ehrenberg) De Toni. Localizada en catorce lagunas con una mayor presencia en el epipelon de la lagunas del Mirador con 10 %

Género *Neidium*

Neidium affine (Ehrenberg) Pfitzer. Presente en doce lagunas, alcanza un 9.5 % en el epipelon de Lanjarón 3.

Género *Stauroneis*

Stauroneis anceps Ehrenberg. Aparece en diez lagunas, fundamentalmente epilítica.

Stauroneis smithii Grunow. En cuatro lagunas y de ecología básicamente epilítica.

Género *Adlafia*

Adlafia minuscula (Grunow) Lange-Bertalot in Lange-Bertalot & Genkal (Syn.: *Navicula minuscula* Grunow). Localizada en diecisiete de las lagunas estudiadas, su mayor representación se registró en el epipelon de la laguna Quinta (Siete Lagunas) alcanzando un 11.5 %

Género *Cavinula*

Cavinula pseudoscutiformis (Hustedt) D.G. Mann & A.J. Stickle (Syn.: *Navicula pseudoscutiformis* Hustedt). Localizada en siete de las lagunas estudiadas, máxima representación en el epipelon de la laguna de La Mosca (26 %).

Género *Navicula*

Navicula pupula Kützing. Frecuente en las lagunas de Sierra Nevada aunque fundamentalmente epilítico.

Navicula radiosa Kützing. Aparece en quince de las lagunas estudiadas y llega a constituir el 30 % de la comunidad epipélita de la laguna de La Caldera.

Navicula schoenfeldii Hust. Exclusivamente epipélita, presente en cinco de las lagunas estudiadas alcanzando un 5.5 % en la laguna de La Caldera.

Género *Cymbella*

Cymbella aspera (Ehrenberg) Perigallo. Localizada en cuatro de las lagunas estudiadas.

Cymbella gracilis (Ehrenberg) Kützing. Encuentra en diez de las lagunas estudiadas, alcanzando un 26 % en el epipelon de la laguna de El Caballo.

Cymbella naviculiformis (Auerswald) Cleve. De amplia distribución, presente en once lagunas.

Cymbella parva (W. Sm.) Kirchn. Localizada en seis lagunas, siendo en el epipelon de La Caldera donde alcanza su máxima proporción (5.6 %).

Género *Encyonema*

Encyonema minutum (Hilse ex Rabenhorst) D.G. Mann (Syn.: *Cymbella minuta* Hilse ex Rabenhorst). Especie de amplia distribución, apareciendo en veintiuna de las lagunas estudiadas.

Encyonema reichardtii (Krammer) Mann (Syn.:

Cymbella reichardtii Krammer). Aparece solo en tres lagunas y en escasa proporción.

Género *Amphora*

Amphora lybica Ehrenberg. Localizado en siete de las lagunas estudiadas con escasa presencia.

Género *Gomphonema*

Gomphonema acuminatum Ehrenberg. Solo en tres lagunas y fundamentalmente epilítica.

Gomphonema clavatum Ehrenberg. Aparece en doce de las lagunas estudiadas.

Gomphonema gracile Ehrenberg. Localizada en diecisiete lagunas y fundamentalmente epilítica.

Gomphonema parvulum (Kützing) Kützing. Presente en dieciocho lagunas, de preferencia epilítica.

Gomphonema truncatum Ehrenberg. Solo en dos lagunas.

Género *Pinnularia*

Pinnularia borealis Ehrenberg var. *borealis*. Presente en diecinueve lagunas

Pinnularia borealis Ehrenberg var. *rectangularis* Carlson. Localizada solo en tres lagunas

Pinnularia divergens W.Smith. Presente en 5 lagunas, mayoritariamente epipélita.

Pinnularia hemiptera (Kützing) Rabenhorst. Localizada en siete de las lagunas estudiadas, siempre en baja proporción, fundamentalmente epipélita

Pinnularia microstauron (Ehrenberg) Cleve. Aparece en casi todas las lagunas estudiadas (veinticuatro), tanto en el epiliton como en el epipelon.

Pinnularia nodosa (Ehrenberg) W.Smith. Solo en dos lagunas y con escasa presencia.

Pinnularia subcapitata Greg. Localizada en siete de las lagunas estudiadas únicamente en el epipelon, alcanzando su máxima abundancia (6 %) en la laguna Segunda (Siete Lagunas).

Pinnularia viridis (Nitzsch) Ehrenberg. Presente en trece de las lagunas estudiadas, tanto en el epipelon como en el epiliton.

Familia *Bacillariaceae*Género *Nitzschia*

Nitzschia alpina Hustedt emend. Lange-Bertalot. Aparece en siete de las lagunas.

Nitzschia sublinearis Hustedt. Presente en la mayoría de las lagunas estudiadas (veinticuatro).

Familia *Surirellaceae*

Género *Surirella*

Surirella angusta Kützing. Localizada en trece de las lagunas estudiadas, alcanzando su mayor representación en el epípelen de la laguna Lanjarón 2 (36 %).

Surirella linearis W. Smith. Presente en siete de las lagunas estudiadas.

Surirella tenera Gregory. En el bentos de ocho de las lagunas estudiadas.

BIBLIOGRAFA

- ABOAL, M., M. ALVAREZ-COBELAS, J. CAMPBRA & L. ECTOR. 2003. *Floristic list of the non marine diatoms (Bacillariophyceae) of Iberian Peninsula, Balearic Islands and Canary Islands. Updated taxonomy and bibliographic review*. Diatom Monographs 5. Koeltz Scientific Books, Koenigstein (Germany). 639 pp.
- ANDERSON, D. S., R. B. DAVIS & M. S. FORD. 1993. Relationships of sediment diatom species (*Bacillariophyceae*) to environmental gradients in dilute northern New England lakes. *J. Phycol.*, 29 (3): 264-277.
- BATARBEE, R. W. 2005. Mountain lakes, pristine or polluted? *Limnetica*, 24 (1-2): 1-8.
- BEYENS, L. & B. VAN DE VIJVER, 2000. First contribution to the diatom flora of high Arctic Hopen Island (Svalbard). *Nova Hedwigia*, 70: 409-424.
- BOUCHARD, G., K. GJEWSKI & P. B. HAMILTON. 2004. Freshwater diatom biogeography in the Canadian Arctic Archipelago. *J. Biogeogr.*, 31: 1955-1973.
- DENIS, L. & L. BEYENS. 1987. Some diatoms and their assemblages from the Angmagssalik region, south-east Greenland. *Nova Hedwigia*, 45: 389-413.
- DOUGLAS, M. S. V. & J. P. SMOL. 1995. Periphytic diatom assemblages from high artic ponds. *J. Phycol.*, 31 (1): 60-69.
- GERMAIN, H. 1981. *Flore des Diatomées*. Société Nouvelle des Éditions Boubée, Paris. 444 pp.
- GRONDIN, A. E. & J. R. JOHANSSEN. 1995. Seasonal succesion in a soil algal community associated with a beech-maple forest in northeastern Ohio, USA. *Nova Hedwigia*, 60 (1-2): 1-12.
- HALL, R. I. & J. P. SMOL. 2001. Diatoms as indicators of lake eutrophication. In: *The diatoms: applications for the environmental and earth sciences*. F. Stoermer & P. Smol (eds.): 128-157. Cambridge University Press.
- KRAMMER, K. & H. LANGE-BERTALOT. 1986. *Bacillariophyceae 1. Teil: Naviculaceae*. In: *Sübwasserflora von Mitteleuropa*. H. Ettl, G. Gärtner, H. Heyning & D. Mollenhauer (eds.). Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. 876 pp.
- KRAMMER, K. & H. LANGE-BERTALOT. 1991. *Bacillariophyceae 3 Teil. Centrales, Fragilariaeae, Eunotiaceae*. In: *Sübwasserflora von Mitteleuropa*. H. Ettl, G. Gärtner, H. Heyning & D. Mollenhauer (eds.). Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. 576 pp.
- LIM, D. S. S., C. KWAN & M. S. V. DOUGLAS. 2001. Periphytic diatom assemblages from Bathurst Island, Nunavut, Canadian High Artic: an examination of community relationships and habitat preferences. *J. Phycol.*, 37: 379-392.
- LINARES CUESTA, J. E. 2003. *Las diatomeas bentónicas de las lagunas del Parque Nacional de Sierra Nevada. Estudio comparado con las colecciones del Herbario de la Universidad de Granada (GDA)*. Tesis Doctoral. Universidad de Granada. 327 pp.
- LOTTER, A. F. & C. BIGLER. 2000. Do diatoms in the Swiss Alps reflect the length of ice-cover? *Aquat. Sci.*, 62: 125-141.
- MARTÍNEZ, R. 1975. First report on the limnology of the alpine lake La Caldera in the Penibetic mountains (S. Nevada, Granada, Spain). *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19: 1133-1139.
- MORALES, R.; P. CARRILLO; I. RECHE & P. SÁNCHEZ-CASTILLO. 1999. Nitrogen-phosphorus relationship in high mountain lakes: effects of the size of catchment basins. *Can. J. Fish. Aquat. Sc.*, 56 (10): 1809-1817.
- NAUWERCK, A. 1994. A survey on the water chemistry and plankton in high mountain lakes in northern swedish lapland. *Hydrobiologia*, 274: 91-100.
- PATRICK, R. & C. W. REIMER. 1966. *The diatoms of the United States* (2 vols.). Lititz, Philadelphia. 688 pp.
- REED, J. M. 1998. A diatom conductivity transfer function for Spanish salt lakes. *J. Paleolimnol.*, 19: 399-416.
- ROUND, F. E. 1973. *The biology of the Algae*. Arnold. London. 288 pp.

- ROUND, F. E., R. CRAWFORD & D. G. MANN. 1990. *The diatoms: Biology & morphology of the genera*. Cambridge University Press, Cambridge. 747 pp.
- ROUND, F. E. 1998. A problem in algal ecology: contamination of habitats from adjacent communities. *Cryptogam. Algol.*, 19 (1-2): 49-55.
- SABATER, S. & J. R. ROCA. 1990. Some factors affecting distribution of diatom assemblages in pyrenean springs. *Freshwat. Biol.*, 24(3): 493-507.
- SÁNCHEZ-CASTILLO, P. M. 1984. Estudio fitológico de la vegetación reófila de Sierra Nevada (Granada). *Limnetica*, 1: 136-140.
- SÁNCHEZ-CASTILLO, P. M. 1988. Algas de las lagunas de alta montaña de Sierra Nevada (Granada, España). *Acta Botánica Malacitana*, 13: 21-52.
- STATSOFT, INC. 2001. *Electronic Statistics Textbook*. Tulsa, OK: StatSoft. WEB: <http://www.statsoft.com/textbook/stathome.html>.
- UBIERNA LEÓN, M. A. & P. M. SÁNCHEZ CASTILLO. 1992. Diatomoflora de varias lagunas de aguas mineralizadas de las provincias de Málaga y Granada. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 49: 171-185.
- VAN DE VIJVER, B. & L. BEYENS 1997. Freshwater diatoms from some islands in the maritime Antarctic region. *Antarct. Sci.*, 9 (4): 418-425.
- WASELL, A. & H. HAKANSSON 1992. Diatom stratigraphy in a lake on Horseshoe Island, Antarctica: a marine-brackish-fresh water transition with comments on the systematics and ecology of the most common diatoms. *Diatom Research*, 7: 157-194.

